На правах рукописи

ФУКС ГЕННАДИЙ ВАЛЕРИЕВИЧ

# ОТОЛИТОМЕТРИЯ ПОЛЯРНОЙ КАМБАЛЫ (*LIOPSETTA GLACIALIS*) ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНОВ МОРЕЙ СЕВЕРНОГО РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОГО БАССЕЙНА

03.02.06 Ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Архангельск – 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) (Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО», «ПИНРО им. Н.М. Книповича»)

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор
**Шибаев Сергей Вадимович**

**Официальные оппоненты:**

**Герасимов Юрий Викторович**, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук» (ФГБУН ИБВВ РАН), заместитель директора по научной работе.

**Лукин Анатолий Александрович,** доктор биологических наук, профессор, Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства (ФСГЦР) филиал Федерального государственного бюджетного учреждения «Главрыбвод», начальник.

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Российской академии наук» (ФГБУН ФИЦКИА РАН)

Защита состоится «21» мая 2020 г. в 11.00 часов на заседании диссертационного совета Д 307.007.01 на базе Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Калининградский государственный технический университет» по адресу: 236022, Калининград, Советский проспект, д.1, ауд. 255.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет».
http://www.klgtu.ru/science/diss/soviets/dissertatsii/
E-mail: olga,anohina@klgtu.ru
Факс: 8 (4012) 99-53-46

Автореферат разослан «____» _____ 2020 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат технических наук, доцент Анохина Ольга Николаевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** В настоящее время научное обоснование общего допустимого улова и рекомендуемого вылова водных биологических ресурсов требует получения достоверной информации о состоянии популяций промысловых рыб. Вместе с тем получение достоверных данных, необходимых для оценки основных популяционных параметров требует проведения достаточно масштабных исследований, которые оказываются возможными только для некоторых наиболее важных промысловых объектов. Для второстепенных видов, имеющих меньшее промысловой, обычно местное значение, применяется экспертная оценка, которая носит субъективный характер и не обеспечивает надежное управление запасами. В этой связи актуальным становится поиск альтернативных методов получения данных о биологии рыб, к числу которых относится отолитометрия.

Полярная камбала, является видом традиционного прибрежного промысла у коренных малочисленных народов Севера и постоянным компонентом прилова при промысле наваги, беломорской и чёшско-печорской сельди, азиатской корюшки на всех исследуемых акваториях; доля в уловах, в отдельные годы, достигает 50 %. Вместе с тем исследование биологии полярной камбалы часто бывает затруднено в связи с необходимостью сбора материала в труднодоступных участках прибрежных акваторий, в течение полевых командировок в зимний период.

**Степень ее разработанности.** Термин отолитометрия, хотя и широко используется в публикациях (Варкентин, 1998; Винников, 1998; Легенькая, 1999; Мягких, 2001; Чешева, 2004; Орлов, 2013), однако ни в одной из них нет определения этого термина. В настоящей работе автор предлагает следующую трактовку: отолитометрия рыб – раздел методов рыбохозяйственных исследований, посвященный использованию отолитов для видовой идентификации рыб, изучения морфометрических параметров отолитов (длина, ширина, масса, толщина) и их связи с морфологией рыбы (длина, масса, возраст), а также условиями ее существования.

Исследования в данном направлении ведутся с середины прошлого столетия на видах рыб, имеющим большое промысловое значение, таких как атлантическая треска, пикша (Мина, 1967; Trouth 1954; Templemana, 1956). До настоящего времени исследований по отолитометрии камбаловых рыб в бассейнах арктических морей не проводили.

**Цели и задачи** – совершенствование методики отолитометрии как способа оценки основных биологических параметров полярной камбалы в условиях дефицита информации.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- исследовать размерно-возрастную структуру полярной камбалы;
- выполнить измерения пластических признаков отолита полярной камбалы: длину, ширину, толщину, массу;
- изучить закономерности темпа роста отолитов полярной камбалы в районах исследований, провести сравнительный анализ полученных данных;

- построить ключи для определения возраста полярной камбалы по параметрам отолитов;

- определить области применения результатов отолитометрии.

**Научная новизна**. В работе впервые оценены пластические параметры отолитов полярной камбалы Белого, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей. Совершенствована методика проведения отолитометрии. Получены данные о скорости и особенностям роста отолитов полярной камбалы в исследованных районах. Доказана возможность использования уравнений Форда-Уолфорда и Берталанфи для описания роста отолитов и определены коэффициенты. Разработаны методические приемы построения схемы роста отолита. Предложена методика выявления пропусков нереста по приростам на отолитах.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Впервые представлены подробные данные о биологии полярной камбалы юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей.

Результаты исследований могут быть использованы:

- для изучения роста рыб;

- для обратных расчислений роста отолита при отсутствии эмпирических данных в различных районах работ;

- для построения схемы роста отолита полярной камбалы как одного из методов изучения роста рыб, в том числе выявления популяционных группировок;

- при реконструкции длины, массы и возраста рыб при различных повреждениях особи морскими млекопитающими (в том числе при изучении питания), хищными видами рыб и ракообразными, а также при сборе биологических данных в зимний период, когда у мороженной рыбы повреждаются плавники и измерение зоологической длины становится невозможным;

- в математических моделях при анализе структуры популяции в целом, построении размерно-возрастных ключей;

- для реконструкции размеров рыбы в палеонтологических исследованиях.

**Методология и методы исследования.** В процессе работ применялись стандартные и разработанные автором методики. Для статистических оценок результатов применен математический анализ.

**Положения, выносимые на защиту:**

- корреляционная зависимость пластических параметров отолитов полярной камбалы и биологических показателей рыб в районах исследований;

- возможность описания роста отолитов с помощью уравнений Форда-Уолфорда и Берталанфи;

- изменчивость длины, ширины, толщины и массы отолита от длины, массы и возраста особи;

- географическая изменчивость размеров отолитов полярной камбалы в направлении с запада на восток.

**Степень достоверности и апробация результатов** подтверждается значительным объемом как собственных, так и ретроспективных данных за много-

летний период времени. Для оценки полученных количественных характеристик использованы инструменты математического анализа.

Основные результаты диссертации изложены и обсуждались на ученом совете Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО», докладывались на следующих конференциях: XXIX Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Мурманск, 2013 г.); «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов» (Калининград, 2013 г.); Вторая международная научно-практическая конференция «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов» (Калининград, 2014 г.); «Научно-практическая конференция по водным ресурсам, включая биологические ресурсы Соловецкого архипелага» (2014 г.); Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Морские биологические исследования: достижения и перспективы» (Севастополь, 2016 г.); XIII Всероссийская конференция с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря» (Санкт-Петербург, 2017 г.); Международная конференция «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем» (Архангельск, 2017 г.); V Международная науч.-техн. Конференция «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана» (Владивосток, 2018 г.).

**Публикации результатов исследований**. По теме диссертации опубликовано 17 работ, из них в журналах ВАК – 6, SCOPUS – 1, РИНЦ – 10, монографии в соавторстве – 2.

**Личное участие автора**. Автор принимал участие в полевых исследованиях в период 2002-2018 г.; проводил камеральную обработку, отолитометрию, математические расчеты за период 1981-2018 г.; автором разработаны и построены схемы роста отолитов.

**Объем и структура диссертации**. Диссертация изложена на 169 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, заключения, списка литературы, который включает в себя 206 источников, 82 из которых на иностранном языке. Работа содержит 125 рисунков, 38 таблиц.

## 1 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования, в том числе по фондовым материалам, проводились с 1981 по 2018 г. в прибрежных и морских акваториях Белого, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей. Количество исследуемых районов: по Белому морю – 11, юго-восточной части Баренцева – 6, юго-западной части Карского – 3. При выполнении отолитометрии исследовано не менее 100 правых отолитов особей каждого пола из большинства района. В Белом море проведена отолитометрия полярной камбалы у 1038 самок и 790 у самцов, в юго-восточной части Баренцева моря – 772 и 591, в юго-западной части Карского моря – 383 и 312 соответственно. Возраст определен у 7749 экз. полярной камбалы. За основу отолитометрии взята методика Барановой (1984). Все работы по отолитометрии и определению возраста выполнены автором.

Материал собран в ходе регулярных научно-исследовательских рейсов (использован придонный трал проекта ББГЛ с горизонтальным раскрытием 14 м, вертикальным – 5 м и шагом ячеи в кутовой части 16 мм) и прибрежных экспедиций (использовали рюжи с шагом ячеи в кутовой части 12-24 мм и разноячейные порядки ставных жаберных сетей с шагом ячеи 20-60 мм) Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» в период 2001-2018 г. Сбор ихтиологических материалов проводили по общепринятым методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Брюзгин, 1969; Инструкции и методические рекомендации…, 2000, 2004). Сбор материала на морских участках проходил в навигационный период, в основном в июле – октябре; на прибрежных участках, круглый год в соответствии с планом работ института.

## 2 КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АКВАТОРИЙ

В главе дана характеристика абиотических условий Белого, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей. Представлены значения важнейших компонент гидрологического режима для жизни рыб: температуры и солености, которые в последующем использовались для

- изучения скорости роста рыбы и отолитов в разных морских бассейнах
- анализа географической изменчивости параметров роста отолитов,
- влияния на темп роста отолитов рыб первого года жизни,
- воздействие на период растянутости выклева предличинок полярной камбалы.

Белое море относится к группе бореально-арктических морей. Площадь моря около 91 тыс. км$^2$. Максимальная глубина 340 м, средняя глубина 67 м, объем 5,4 тыс. км$^3$. Среднегодовая соленость поверхностных вод не превышает 26. Летом вода прогревается у поверхности до +10-15°С, а в отдельных закрытых районах до +20-25°С. Зимой они охлаждаются до минус 1,5°С.

Юго-восточная часть Баренцева моря расположена севернее полярного круга, и по природным условиям этот район относится к морям арктического типа. На бóльшей части моря его глубина не превышает 100 м, а на значительной акватории она менее 50 метров. Поверхностный слой воды прогревается до 10-12°С, соленость моря достаточно велика – 32,5-36,0.

Юго-западная часть Карского моря относится к окраинному морю Северного Ледовитого океана. Температура поверхностных вод в наиболее теплые месяцы достигает 4-5 °С, соленость поверхностных вод колеблется от 20 до 25.

## 3 БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛЯРНОЙ КАМБАЛЫ

Полярная камбала – арктический, циркумполярно распространенный вид. Обитает от Белого до Охотского морей. Длина до 25 см, как исключение – до 35 см (Есипов, 1949; Андрияшев, 1954). По нашим данным в 2006 г. в устьевой части р. Северная Двина была поймана самка полярной камбалы с максимальной

зоологической длиной тела 31,6 см. Средняя длина полярной камбалы, без учета типа орудия лова, незначительно отличается в различных районах сбора материала в трех исследуемых морях: самки в Белом море - 16,4 см, в юго-восточной части Баренцева – 17,5 см, юго-западной части Карского – 16,8 см, самцы соответственно – 12,5, 12,6, 12,5 см. Несмотря на почти одинаковую среднюю длину в пределах одного моря, этот показатель по заливам и губам может существенно отличаться. Максимальная масса тела, по нашим данным, составляет 437 г. Единичные особи с массой более 400 г отмечены во всех исследованных морях.

Максимальный определенный нами возраст полярной камбалы составляет 22 года в Белом, 28 лет в юго-восточной части Баренцева и 23 года в юго-западной части Карского моря (Фукс, 2017). Самки полярной камбалы крупнее самцов, они достигают значительно большей длины и возраста, это характерно для рыбы во всех исследуемых акваториях (Кобелев, 1989; Семушин, 2015).

Полярная камбала образует различные внутрипопуляционные группировки, различающиеся темпом роста, размерами, скоростью созревания в пределах их ареалов. Некоторые исследователи отмечают подобные различия у полярной камбалы (Шубников, 1970; Семушин, 2015; Орлов, 2013), другие, наоборот, их не видят (Николаев, 1955). В работе представлены особенности биологических параметров камбалы. Статистическая обработка данных проводилась с применением критерия «хи-квадрат», для сравнения выборок разного объема (Урбах, 1964). Анализ подтвердил достоверные различия для уровня значимости $\alpha$=0,05 в длине тела особей полярной камбалы для всех возрастных групп во всех исследованных районах.

**Белое море.** Размерный ряд представлен особями длиной 3-31 см. Во всех районах самцы мельче самок, причем в Мезенском заливе и Воронке Белого моря размерный ряд имеет четкую двухвершинную форму. Средние размеры полярной камбалы несколько больше в восточных районах моря. Модальная группа у самцов составляет 12-16 см, у самок – 17-22 см, за исключением Онежского залива – 8-11 и 10-12 см, соответственно.

Возрастной состав представлен особями 1-22 лет. Выборки из Двинского и Онежского заливов сходны между собой и отличаются от таковых из Мезенского залива и Воронки Белого моря менее растянутым рядом, а также модальными группами меньшего возраста, в восточных районах средний возраст полярной камбалы больше на 3-4 года у обоих полов (Рисунок 1).

**Юго-восточная часть Баренцева моря.** Полярная камбала представлена особями длиной 4-30 см, во всех районах размерный ряд имеет четкую двухвершинную форму, за исключением Вайгачского, в котором размерные классы самок распределены более равномерно и не превышают уровень 10 % от общего количества экземпляров по каждому классу. Закономерности в изменении средних размеров полярной камбалы по районам не выявлено. Модальная группа у самцов составляет 12-15 см, у самок – 17-22 см. Возрастной состав представлен особями 1-28 лет. Выборки из Чёшской губы и Поморского пролива сходны между собой. В Печорском море и Вайгачском районе распределение

доминантных групп обоих полов равномернее. Средний возраст самок полярной камбалы составляет 7-9, самцов – 6-7 лет в исследованных районах моря.

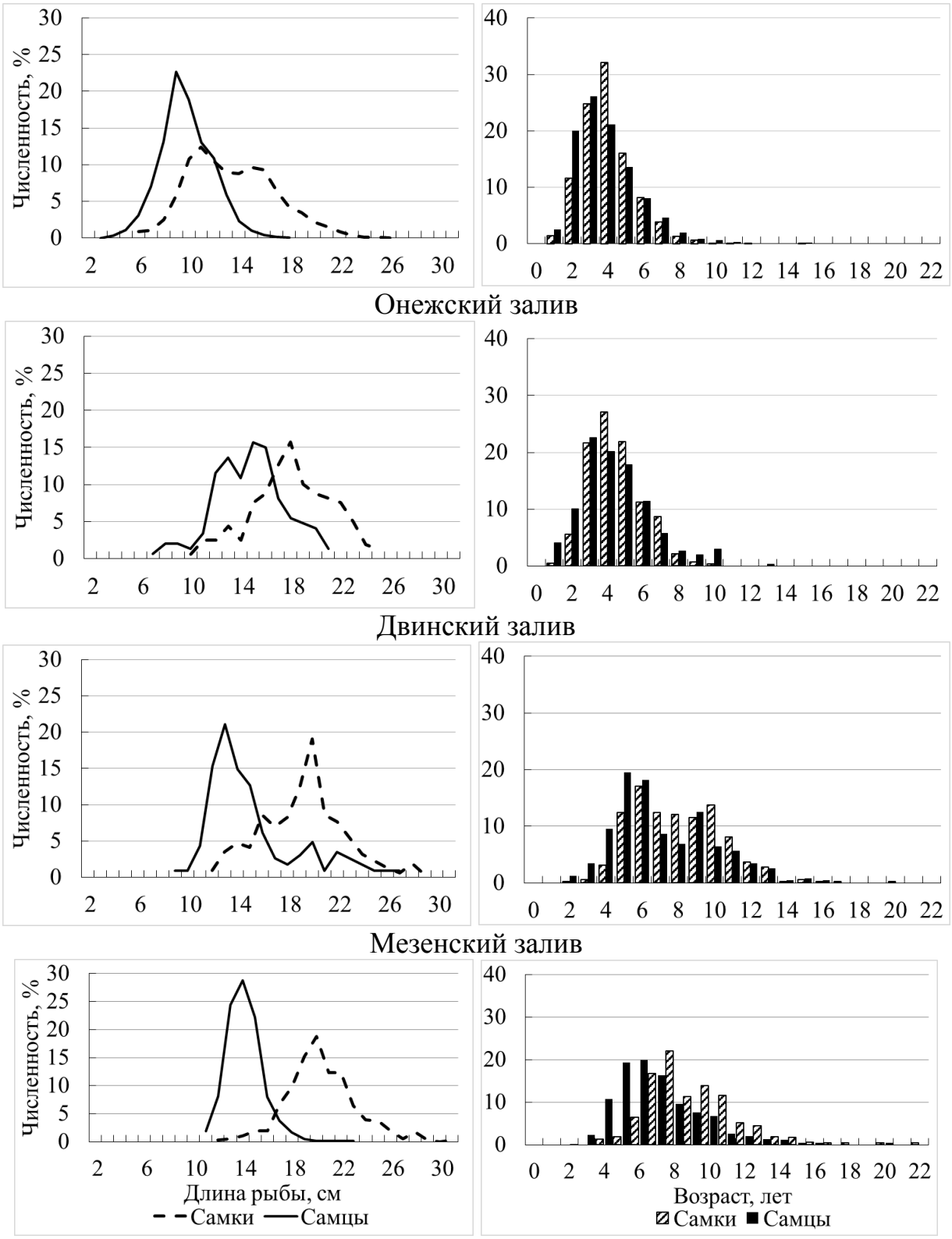



Рисунок 1 – Размерно-возрастная структура полярной камбалы в различных районах Белого моря

**Юго-западная часть Карского моря.** Размерный ряд представлен особями длиной 5-30 см. В Карской губе и акватории западного побережья п-ова

Ямал у самцов вершина графика размерного ряда смещена в левую сторону, в Байдарацкой губе – четкая двухвершинная форма. Закономерности в изменении средних размеров самок полярной камбалы по районам не выявлено, размерные ряды длинные и не превышают уровень 12 % от общего количества экземпляров по каждому классу. Самцы в Байдарацкой губе несколько мельче (модальная группа – 9-10 см), чем в других исследованных районах моря.

Возрастной состав представлен особями 1-23 лет. Самцы и самки из Карской губы имеет сходный возрастной состав, модальная группа составляет 4-5 лет. В Байдарацкой губе – двухвершинная структура с модальными группами у самцов 3-4, у самок – 7-8 лет. В акватории западного побережья п-ова Ямал у самцов доминировали особи в возрасте 4 лет, у самок возрастной ряд растянут и редко превышает уровень 10 % от общего количества экземпляров по каждому классу.

Данные особенности пространственной изменчивости биологических параметров полярной камбалы были использованы в дальнейшем для изучения корреляционных связей с морфометрией отолитов.

# 4 СОВЕРШЕНСТОВАНИЕ МЕТОДИКИ ОТОЛИТОМЕТРИИ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОТОЛИТОВ

Совершенствование методики отолитометрии полярной камбалы осуществлялась по следующим направлениям:

- выбор морфометрических параметров отолита и установление их связи с морфометрическими параметрами рыбы;
- отработка измерения, длины, ширины, толщины и массы отолита полярной камбалы;
- определение возраста по отолитам;
- изучение роста отолитов и его математическое описание;
- выявление закономерностей роста отолитов на первом году жизни рыбы;
- применение параметров отолитометрии для реконструкции длины, массы и возраста рыбы;
- оценка пропусков нереста по приростам на отолитах.

Согласно литературным данным известно об отсутствии различий правых и левых отолитов рыб (Мина, 1967; Руселло, 1998; Орлов, 2013; Munk, 2002), в том числе у камбаловых (Hunt, 1992; Harvey, 2000) для сохранения единообразия при проведении исследований по отолитометрии использованы правые отолиты полярной камбалы. В целях получения данных об изменчивости их параметров в течение жизни, отолиты взяты у особей всех размерных групп с шагом 1 см. Представленные в диссертации методики впервые отработаны на отолитах полярной камбалы морей Северного рыбохозяйственного бассейна.

Еще в прошлом веке установлено, что значимыми морфометрическими параметрами отолитов являются длина, ширина, масса, отношение длины отолита к ширине (Мина, 1967; Баранова, 1984; Легенькая, 1999). Эти параметры имеют линейную связь с длиной и массой рыбы, характеризующейся коэффициентом

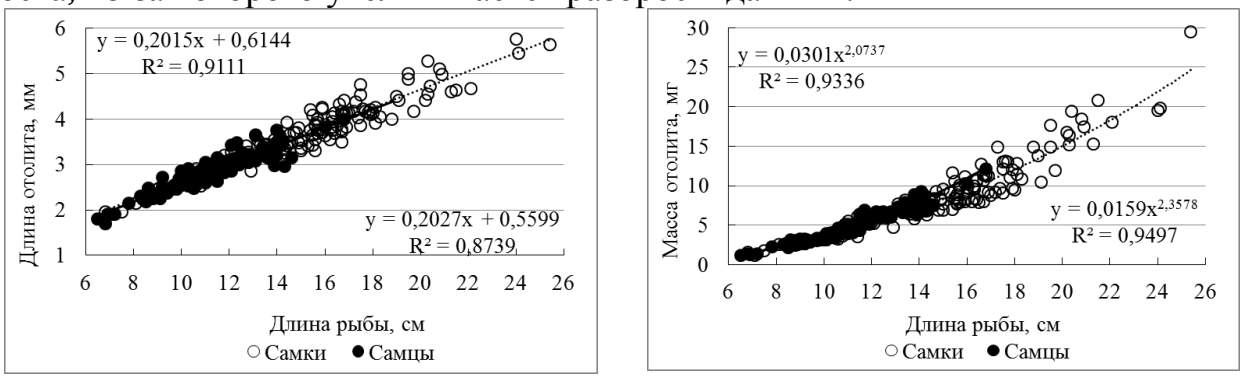
корреляции не ниже 0,9 (Фукс, 2016). Нами добавлен такой параметр, как толщина отолита, он встречается в публикациях некоторых авторов (в ходе исследований он показал тесную связь с возрастом полярной камбалы).

Возраст определяли по годовым кольцам методом слома и обжига («*break and burn*») отолита (Christensen, 1964; Фукс, 2017). Рекомендовано разламывать отолит так, чтобы линия разлома проходила через ядро, затем его прокаливают в пламени горелки докрасна, убирают от пламени горелки, чтобы не перекаливать, иначе край отолита иногда становится белым и колец становится не видно. Время прокаливания отолита зависит от его размера и подбирается исследователем опытным путем. В процессе определения возраста под бинокуляром на слом рекомендуется добавлять каплю воды для более четкого проявления годовых колец, что очень важно при наличии дополнительных колец, трещин и работе с рыбами в возрасте более 10 лет. В отличие от применявшихся раннее спиртов или других жидкостей, нами установлено, что вода дает такой же эффект «проявления» колец.

В ходе определения возраста выявлены различные детали отолита полярной камбалы и приоритетные оси. Этот процесс позволяет точнее определить возраст и правильно идентифицировать дополнительные кольца и расколы, которые не являются годовыми кольцами.

В Белом, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей установлены значения корреляционных зависимостей выше 0,8 в большинстве районов. Зависимость длины отолита от длины тела полярной камбалы имеет вид линейной (интервал коэффициента – 0,73-0,93 у самок и 0,55-0,96 у самцов), а зависимость массы отолита от длины тела – вид степенной функции (интервал коэффициента – 0,85-0,98 у самок и 0,70-0,97 у самцов) (Рисунок 2).

Причем значения коэффициентов выше для связи: длина рыбы – масса отолита. При сравнении этих зависимостей по половому признаку оказалось, что в большинстве случаев коэффициент детерминации выше у самок, более низкие значения коэффициентов у самцов связаны с явлением низкой скорости роста, из-за которого увеличивается разброс в данных.



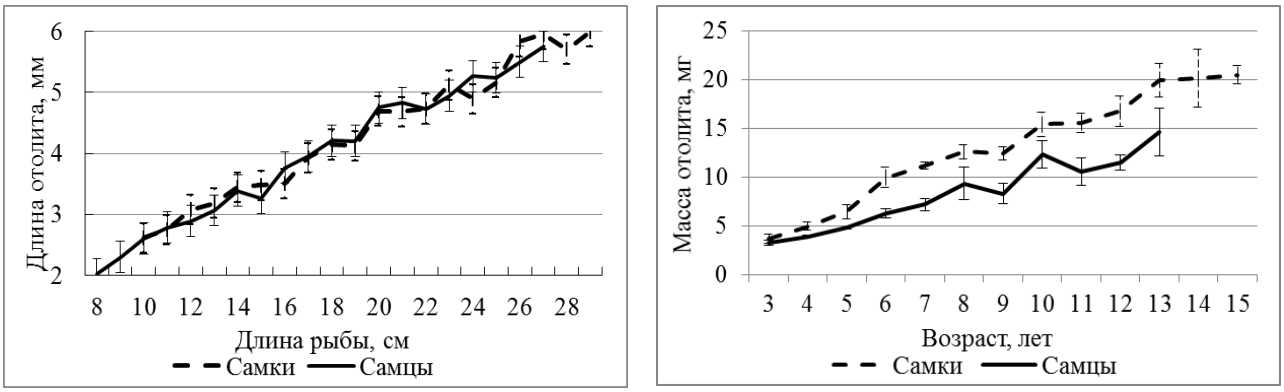

а б

Рисунок 2 – Зависимость длины (а) и массы (б) отолита от зоологической длины тела полярной камбалы на акватории о-ва Кий Онежского залива

Полученные регрессионные зависимости положены в основу изучения роста методом обратного расчисления. Для этого использовали формулу прямой пропорциональности Э. Леа (Чугунова, 1959) на основе линейной зависимости длины рыбы и отолитов.

Во всех районах Белого, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей, в ходе исследований параметров отолита выявлена тенденция – отолиты самок и самцов с одинаковой длиной имеют одинаковые размеры по отношению к длине рыбы, а по отношению к возрасту, с начала созревания (с 2-4 лет) (Рисунок 3), у самок они становятся крупнее, чем у самцов, в зависимости от района моря.

В ходе проведения работ проведены расчеты отношения длина/ширина отолита во всех исследованных акваториях, которое в большинстве районов находится в диапазоне 1,2-1,6, это отношение не зависит от пола, возраста рыб и района их обитания, и его значения имеют случайный характер.




а б

Рисунок 3 – Диапазон средних значений длины и массы отолита по отношению к длине тела (а) и возрасту (б) рыбы у полярной камбалы в Мезенском заливе Белого моря

Сравнительный анализ расчетных данных из трех морских бассейнов показал, что наиболее тесно связаны между собой признаки, характеризующие длину тела рыб и длину, ширину и массу их отолитов, в то же время толщина и масса – с возрастом рыб. Поскольку толщина отолитов имеет большие вариации в течение жизни, мы предлагаем для определения возраста как экспресс метод, использовать их массу, что подтверждается исследованиями в последние десятилетия (Руселло, 1998; Pawson, 1990; Cardinale, 2000, 2004; Pino, 2004) по другим видам рыб. Кроме этого, Кардинале (Cardinale et al., 2000) пишет о том, что использование массы отолита достаточно, чтобы оценить популяционную структуру вида с той же степенью точности, как и подсчет колец. Традиционные методы определения возраста, как правило, наиболее эффективны при работе со старшими возрастными группами, в то время как использование массы отолита дает точную оценку возраста младших возрастных групп (Worthington et al., 1995). Таким образом, для реконструкции длины рыбы рекомендуется применять длину или массу отолита в зависимости от района обитания; массы и

возраста рыбы – массу отолита. Причем для вычисления массы тела более точный результат дает пересчет на массу тела без внутренностей, в то время как на полную массу тела точность уменьшается до 6 %, в этом случае разница зависит от наполнения желудочно-кишечного тракта и стадии зрелости гонад. В большинстве исследованных районов коэффициент корреляции длины и массы рыбы к длине и массе отолита близок или выше 0,9.

Этот способ представляется нам объективным, поскольку позволяет сравнивать не только бассейны и районы различных морей, а более мелкие (локальные) области, например, рыбопромысловые участки. Для большей точности необходимо использовать методику построения размерно-весового ключа (Чугунова, 1959), что также гораздо легче и быстрее, чем определение возраста методом обжига, этот способ применяют при экспресс определении возраста. При построении этого ключа нужно помнить, что чем больше измеренных отолитов (величина выборки), тем меньше ошибок в определении возраста. Для примера, приведен размерно-возрастной ключ для особей полярной камбалы акватории о-ва Кий Онежского залива по длине отолита (рассчитан еще по массе) (Таблица 1).

Таблица 1 - Размерно-возрастной ключ по массе отолита для самок полярной камбалы акватории о-ва Кий Онежского залива Белого моря, %

| Длина отолита, мм | Возраст, лет | | | | | | | | | | | % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | |
| 2,0 | 100,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 100,0 |
| 2,5 | - | 83,3 | 16,7 | - | - | - | - | - | - | - | - | 100,0 |
| 3,0 | - | 43,8 | 37,5 | 18,8 | - | - | - | - | - | - | - | 100,0 |
| 3,5 | - | 2,9 | 28,6 | 51,4 | 11,4 | - | - | - | - | - | - | 100,0 |
| 4,0 | - | - | 8,3 | 61,1 | 22,2 | 5,6 | 2,8 | - | - | - | - | 100,0 |
| 4,5 | - | - | - | 35,7 | 32,1 | 7,1 | 21,4 | 3,6 | - | - | - | 100,0 |
| 5,0 | - | - | - | - | 7,7 | 23,1 | 23,1 | 7,7 | 23,1 | 15,4 | - | 100,0 |
| 5,5 | - | - | - | - | - | 33,3 | 33,3 | - | 33,4 | - | - | 100,0 |
| 6,0 | - | - | - | - | - | - | - | 50,0 | - | - | 50,0 | 100,0 |

Метод используется в Европе, например, при определении возраста в ходе промысла балтийской трески и морской камбалы (Cardinale, 2000) однако для полярной камбалы он применен впервые.

## 5 РОСТ ОТОЛИТОВ

Одним из специфических признаков популяции является закономерность роста отолитов составляющих ее особей. Рост рыбы и чешуи (а также костей и отолитов) связаны между собой и продолжаются всю жизнь (Чугунова 1959). Отолиты служат источником сведений истории жизни рыбы (ICES, 2004), они являются надежным материалом для определения возраста рыбы, темпов роста, структуры популяции, оценки запасов, а также позволяют судить о биологических параметрах рыбы (Campana, 2005; Mendoza, 2006). Рост рыбы и отолитов

имеют тесную взаимосвязь, изучение последних уточнит знание о росте и развитии рыбы в целом, в том числе возможность определения возраста по параметрам отолита.

В работе рассмотрены следующие аспекты роста отолитов:

1) изменчивость размеров первого кольца отолитов полярной камбалы в зависимости от температурных условий обитания в различных районах;

2) идентификация фактов пропуска нереста по размеру годовых приростов на отолитах;

3) анализ применения уравнений Форда-Уолфорда и Берталанфи при описании роста отолитов на основе обратных расчислений роста отолитов.

В литературе рост отолитов полярной камбалы не описан, в том числе отсутствуют публикации по математическому описанию роста отолитов; по другим видам рыб публикации единичны.

В процессе определения возраста полярной камбалы выявлено несколько типов роста отолитов: постепенное уменьшение скорости роста, равномерный, неравномерный с пропусками нереста. Эти типы определяются визуально или графическим способом. У первого типа график роста имеет вид изогнутой кривой, у второго – близок к прямой линии, у третьего – одно- или двукратное резкое увеличение угла наклона кривой (Рисунок 4).

В ходе проведения работ автором установлено, что у отолитов полярной камбалы в Белом море преимущественно встречается первый и второй тип роста, в юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей присутствуют все типы, каких-либо закономерностей по местообитанию или половому признаку не отмечено. По-видимому, на формирование типа роста отолитов существенное влияние оказывает физиологическое состояние особи, время ее нахождения в реке, эстуарной части или морских участках акватории. Описание подобных типов роста в публикациях нет.

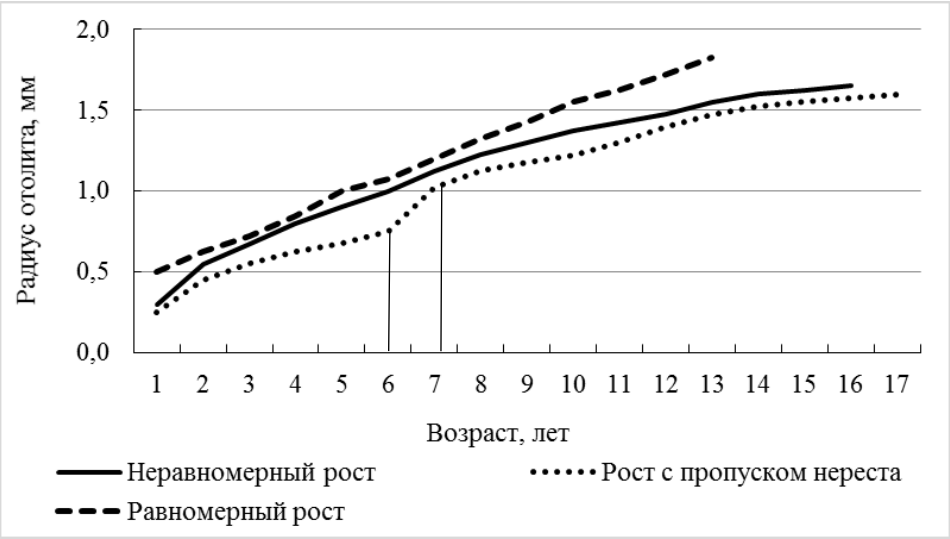
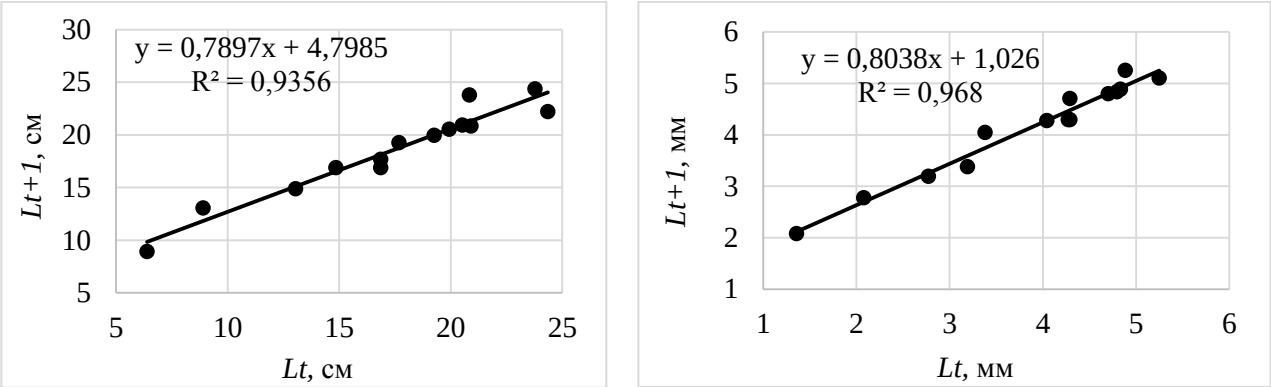



Рисунок 4 – Типы роста отолитов полярной камбалы

Автором доказано, что во всех районах исследований связь длина рыбы – длина отолита линейная у обоих полов. На основании этого возможно применение уравнения Форда-Уолфорда, которое математически описывает рост рыбы, оно связывает значение исследуемого параметра в настоящее время с его значением в предшествующий период (Шибаев, 2007). Для примера приведены графические данные по полярной камбале Мезенского залива Белого моря (Рисунок 5). Автор впервые предлагает использовать уравнение для описания роста отолитов.




Рост рыбы Рост отолитов

Рисунок 5 - Линейный рост самок полярной камбалы и их отолитов в Мезенском заливе Белого моря по уравнению Форда-Уолфорда

Диапазон коэффициента детерминации составил 0,82-0,99 для длины рыбы и 0,89-0,99 для длины отолита у обоих полов (исключены особи из Двинского залива из-за недостаточности данных). Уравнение четко описывает рост по длине, а также рост отолита, это значит, что для того и другого можно применить уравнение Берталанфи (Таблица 2). Кроме того, угловые коэффициенты линий тренда очень близки, и по отолиту можно изучать рост рыбы.

Нами установлено, что наименьшей изменчивостью роста обладает полярная камбала Белого моря, коэффициент детерминации здесь очень высокий (0,95-0,98). Исключение составляют особи Мезенского залива и самцы Воронки Белого моря и Поморского пролива, где коэффициент детерминации составил менее 0,9. По-видимому, у самцов более выражена изменчивость роста при наличии особей с низкой скоростью роста, особенно в Мезенском заливе.

По результатам исследований в Белом, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей предпринята попытка выявить популяционные группировки полярной камбалы с помощью отолитометрии по методике З.А. Чешевой (2004). Для выявления популяционных различий по районам исследований проведен статистический анализ параметров отолитов с применением метода главных компонент. Оценивались различия всех измеренных признаков для уровня значимости, соответствующего 95 %-ному доверительному интервалу.

Таблица 2 - Параметры уравнения Берталанфи для роста отолитов полярной у камбалы в различных районах исследований

| Район, залив | Район сбора данных | Самки | | | | Самцы | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | $K$ | $L_\infty$ | $t_0$ | $R^2$ | $K$ | $L_\infty$ | $t_0$ | $R^2$ |
| Белое море | | | | | | | | | |
| Кандалакшский залив | Губа Чупа | 0,527 | 5,33 | -1,170 | 0,846 | 0,714 | 4,06 | 0,109 | 0,784 |
| Онежский залив | О-в Кий | 0,144 | 6,51 | -1,475 | 0,988 | 0,356 | 3,67 | -1,125 | 0,838 |
| | Р. Колежма | 0,428 | 5,19 | 1,043 | 0,964 | 0,671 | 3,60 | -0,323 | 0,885 |
| | О-в Большой Соловецкий | 0,456 | 4,62 | 0,403 | 0,983 | 0,525 | 3,91 | -0,282 | 0,990 |
| | Море* | 0,374 | 5,11 | 0,522 | 0,954 | 0,606 | 3,54 | -0,638 | 0,913 |
| Двинский залив | Губа Унская | 0,255 | 6,36 | -0,847 | 0,945 | 0,229 | 4,17 | -2,518 | 0,884 |
| | Губа Яндова | 1,017 | 3,99 | -0,032 | 0,700 | 0,989 | 3,38 | -0,237 | 0,764 |
| | Море | 0,256 | 6,65 | -0,135 | 0,934 | 1,220 | 3,50 | 0,062 | 0,769 |
| Мезенский залив | Р. Чижа | 0,208 | 5,26 | 0,658 | 0,920 | 0,159 | 5,26 | 0,076 | 0,926 |
| Воронка Белого моря | Р. Шойна | 0,222 | 5,42 | -0,683 | 0,925 | 0,688 | 3,62 | -0,376 | 0,836 |
| Юго-восточная часть Баренцева моря | | | | | | | | | |
| Чёшская губа | Р. Пёша | 0,199 | 5,27 | -0,197 | 0,962 | 0,610 | 3,29 | 0,015 | 0,789 |
| Поморский пролив | Южное побережье | 0,165 | 5,58 | -0,983 | 0,972 | 0,392 | 3,68 | -0,313 | 0,856 |
| Печорское море | Печорская губа | 0,141 | 6,12 | -0,407 | 0,939 | 0,261 | 3,59 | -0,554 | 0,905 |
| | Район пос. Варандей | 0,153 | 5,68 | 0,629 | 0,939 | 0,291 | 3,56 | -1,538 | 0,864 |
| | Море | 0,274 | 4,19 | -0,442 | 0,941 | 0,263 | 3,28 | -0,348 | 0,894 |
| Вайгачский р-н | Р. Каратайка | 0,180 | 5,39 | 0,242 | 0,965 | 0,833 | 3,23 | -1,188 | 0,641 |
| Юго-западная часть Карского моря | | | | | | | | | |
| Карская губа | Р. Кара | 0,366 | 4,51 | -0,321 | 0,891 | 0,501 | 3,17 | 0,464 | 0,855 |
| Байдарацкая губа | Море | 0,132 | 5,79 | -0,388 | 0,932 | 0,254 | 3,62 | -0,204 | 0,959 |
| Западное побережье п-ова Ямал | Западное побережье п-ова Ямал | 0,125 | 5,83 | 0,052 | 0,966 | 0,501 | 3,17 | 0,464 | 0,855 |

* - открытые морские участки крупных районов.

Полигоны сильно перекрываются – различий не обнаружено (Рисунок 6 а, б). Основными признаками, вносящими вклад компоненту, являются связи по длине тела и длине, ширине и массе отолита, имеющих коэффициент корреляции близким или выше 0,9.

Кроме этого, подобный анализ параметров отолитов полярной камбалы проведен для всех районов одновременно. Можно высказать предположение, что полярная камбала Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов (к ним можно отнести и Бассейн Белого моря в соответствии с выше полученными данными) относится к одной локальной группировке, а особи Мезенского залива и далее на восток – к другой. В восточных районах полигоны сильно перекрываются, особенно у самцов (Рисунок 6 в, г).

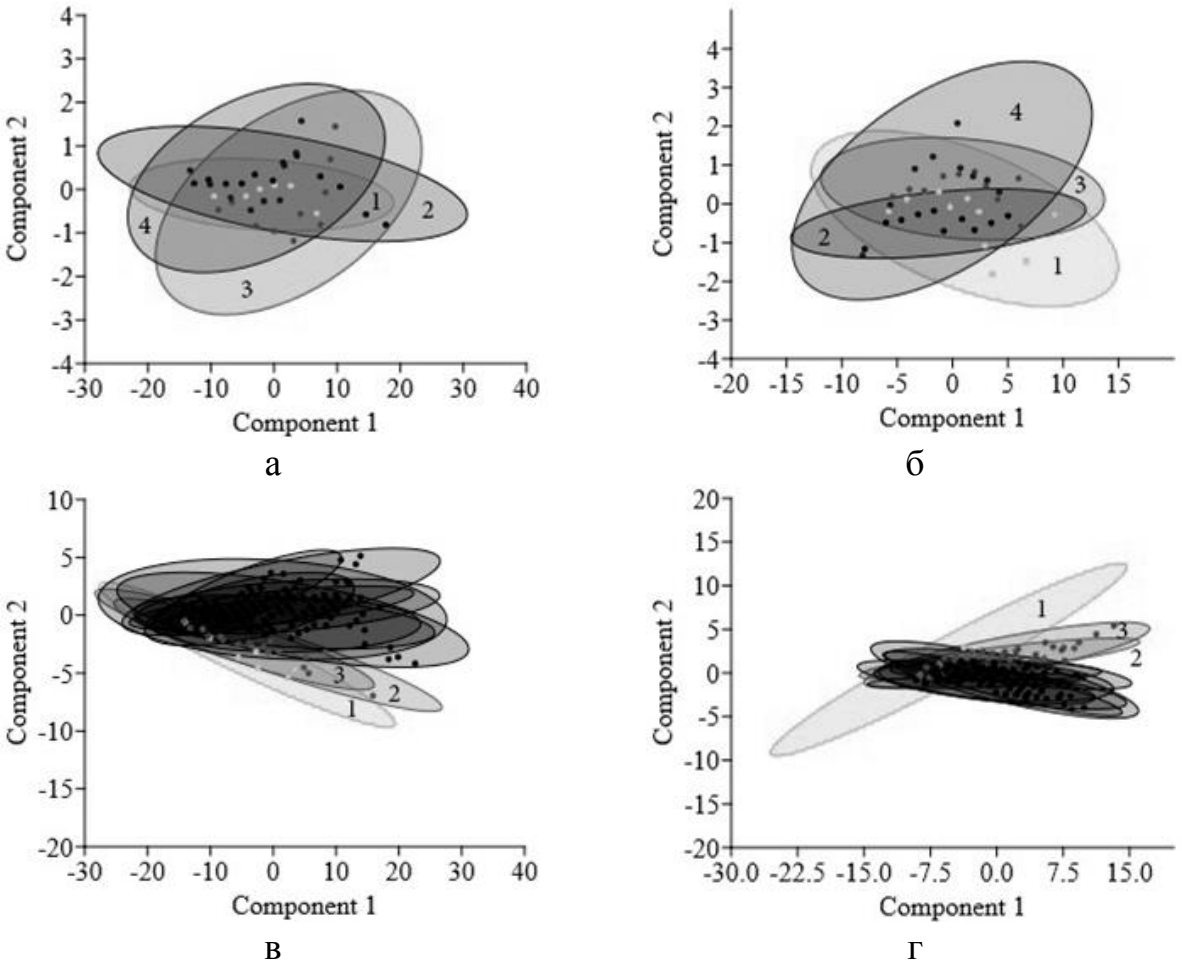



Рисунок 6 - Результаты анализа главных компонент параметров отолита и возраста полярной камбалы Онежского залива Белого моря, у самок (а), и самцов (б): 1 – Море; 2 – акватория о-ва Кий; 3 – р. Колежма; 4 – о-в Большой Соловецкий; во всех исследованных районах у самок (в) и самцов (г): 1 – Кандалакшский залив; 2 – Онежский залив; 3 – Двинский залив; черным цветом – остальные районы

## 6 ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ОТОЛИТОМЕТРИИ, КАК МЕТОДА ОЦЕНКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОЛЯРНОЙ КАМБАЛЫ

Проведенные исследования и установленные корреляционные зависимости свидетельствуют о возможности применения отолитометрии как косвенного метода оценки биологических параметров видов и популяций в условиях дефицита информации. В настоящей главе рассматриваются три направления применения отолитометрии:

- пространственная изменчивость отолитов полярной камбалы;
- исследование размера отолита первого года жизни полярной камбалы в районах исследований и влияние на него температуры воды;
- выявление особей с пропуском нереста.

**Пространственная изменчивость отолитов.**

Изучение пространственной изменчивости роста отолитов полярной камбалы имеет важное значение для выявления популяционных группировок, а также изучения биологии вида, оно проходило по следующим направлениям:

- построение схемы роста отолитов и выбор максимального возраста для сравниваемых районов;
- анализ скорости роста по возрастному классу, имеющему наибольшую выборку в большинстве районов;
- сравнение скорости роста отолитов по морским бассейнам.

Для наглядного сравнения скорости роста отолитов полярной камбалы автором была разработана схема роста отолитов. Она построена на основе средних значений длины и ширины отолита каждого года в каждом районе.

**Белое море.** В ходе исследований выявлено, что отолиты у самок крупнее, чем у одновозрастных самцов во всех районах Белого моря. В первые годы роста, до начала полового созревания, их размер примерно одинаковый, после созревания отолиты становятся крупнее у самок. До начала созревания они имеют более округлую форму, в дальнейшем их пропорции меняются. Для сравнения размеров, взяты отолиты полярной камбалы с максимальным возрастом, который отмечен во всех районах Белого моря, он составил 7 лет, в этом возрасте самый крупный отолит отмечен нами в Кандалакшском заливе, самый мелкий – в Мезенском (Рисунок 7).

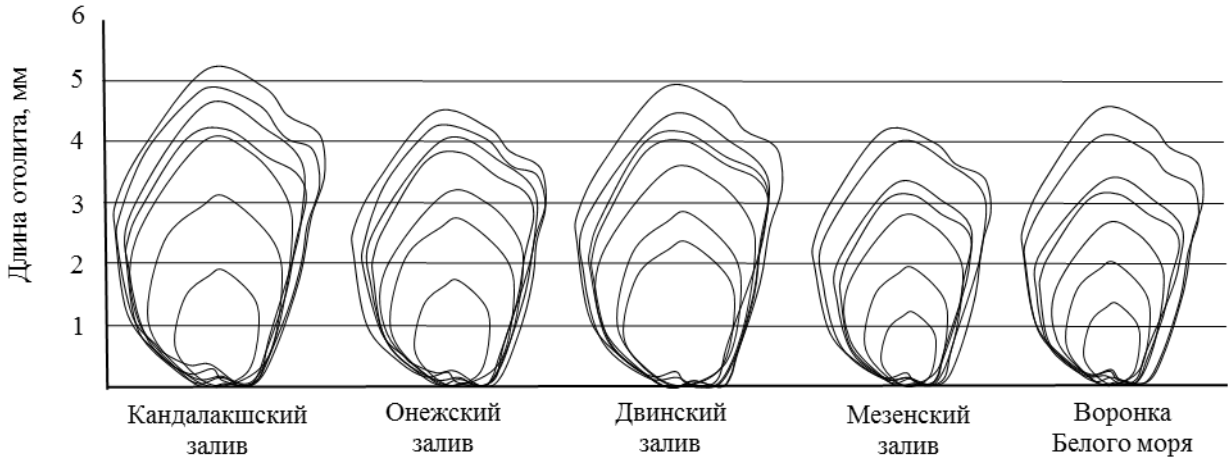



Рисунок 7 - Схема роста отолитов у самок полярной камбалы в различных районах Белого моря

Размер колец первых лет жизни является показательным при выделении внутривидовых группировок популяции. Особенно четко различия в темпе роста рыб проявляются в начальные периоды жизни, в частности у годовиков. Так, самый крупный отолит в возрасте 1 год оказался у рыб в Двинском заливе, а самый мелкий у рыб – в восточных районах моря – Мезенском заливе и Воронке Белого моря.

В Онежском заливе исследована возрастная структура полярной камбалы в 4 районах. Выявлено что, отолиты самок несколько крупнее в месте впадения р.

Колежма в Онежский залив, мельче – у о-ва Кий. У самцов соответственно – у о-вов Большой Соловецкий и Кий.

Анализ размерной структуры отолитов Онежского залива показал, что в районах о-ва Кий, р. Колежма и Море различия в темпе их роста отсутствуют. В акватории о-ва Большой Соловецкий рыба и отолиты растут медленнее. По-видимому, это может быть связано с более низкой температурой воды.

В районах Двинского залива отолиты самок полярной камбалы из Унской губы и района Море одинаковы по размеру, но в Унской губе размер отолита первого года жизни рыбы существенно больше. В Яндовой губе он самый крупный, но, по сравнению с другими районами, дальнейшие приросты небольшие и, в итоге, отолит полярной камбалы из Яндовой губы, при одинаковом возрасте, самый маленький по сравнению с другими районами Двинского залива. У самцов четких различий темпа роста по районам не обнаружено.

По результатам наблюдений скорости роста отолитов самок, колебаний в размерной структуре выявить не удалось, в то же время отмечено, что отолиты у особей из морской части замедляют рост при достижении длины тела 21 см. У самцов полярной камбалы отолиты в Унской губе больше, чем в других районах залива начиная с 13 см.

В Кандалакшском и Мезенском заливах, Воронке Белого моря отолиты у самок крупнее таковых у самцов.

В процессе работ рассчитаны коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы по каждому району исследований. Оказалось, что в Кандалакшском и Мезенском заливах, Воронке Белого моря большинство значений коэффициентов корреляции выше у самцов. В Онежском и Двинском заливах, наоборот – у самок. Наиболее высокие значения коэффициентов корреляции выявлены в Кандалакшском заливе (диапазон значений параметров отолита к длине рыбы у самцов 0,9407-0,9628, у самок – 0,8560-0,9590). По-видимому, полярная камбала этого района характеризуется наименьшей изменчивостью. Самые низкие значения коэффициентов корреляции в Онежском заливе: самцы – 0,6715-0,8360, самки – 0,7845-0,8776.

**Юго-восточная часть Баренцева моря.** Отолиты полярной камбалы в Чёшской губе и Печорском море лишь незначительно крупнее таковых из Поморского пролива и Вайгачского района. Размер отолита годовика полярной камбалы оказался самым крупным в Вайгачском районе, самым мелким – в Печорском море, здесь часть материала собрана в море, в других районах в прибрежной зоне. При анализе их роста в Печорском море выявлено, что отолиты самок полярной камбалы быстрее растут в прибрежной части, чем в районе Море. Наиболее крупные отолиты первого года жизни отмечены у камбалы, обитающей в акватории района пос. Варандей.

Анализ темпа роста отолитов в юго-восточной части Баренцева моря показал, что выявить принадлежность особи к тому или иному местообитанию не представляется возможным (Фукс, 2016).

В Чёшской губе длина и масса отолитов одноразмерных самцов несколько выше, чем у самок до достижения ими длины 14-16 см. Дальше различия сгла-

живаются. В Поморском проливе отолиты самок, для рыб с размером 10-11 см, растут быстрее, чем одноразмерные самцы. В Печорском море в прибрежных районах (Печорская губа и район пос. Варандей) отолиты у самок и самцов несколько крупнее, чем у одновозрастных рыб в районе Море.

В Чёшской губе и Вайгачском районе значения коэффициентов корреляции оказались более высокими у самок, в Печорском море – у самцов. Более высокие значения отмечены у полярной камбалы Печорского моря.

**Юго-западная часть Карского моря.** Размер отолитов у рыб во всех районах оказался практически одинаковым у самок и самцов, только в Карской губе их длина и ширина у самок немного больше таковых у самцов. На западном побережье п-ова Ямал и в Карской губе большинство значений коэффициентов корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту выше у самцов. В Байдарацкой губе нет четкого преобладания значений в зависимости от половой принадлежности особей, и там же отмечены наиболее высокие значения коэффициентов, что может свидетельствовать о небольшой изменчивости биологических параметров полярной камбалы этого района.

Наибольшим темпом роста отолитов (из 20-ти исследованных районов) обладает полярная камбала Кандалакшского залива Белого моря (губа Чупа). В литературных источниках описаны случаи изменения скорости роста от местообитания рыбы в пределах одного моря (Семушин, 2015; Фукс, 2017). Автора заинтересовало это утверждение применительно к большей акватории. Для анализа скорости роста по возрастному классу были взяты особи в возрасте 4 года, имеющие наибольшую выборку в большинстве районов. В результате анализа отмечена тенденция к уменьшению длины отолитов у самок 4-х летней полярной камбалы с запада на восток, уменьшение происходит не в строгом соответствии с географическим положением района, в некоторых восточных районах они больше, чем в западных (Рисунок 8). Похожие данные получены по остальным параметрам отолита, в том числе и у самцов.

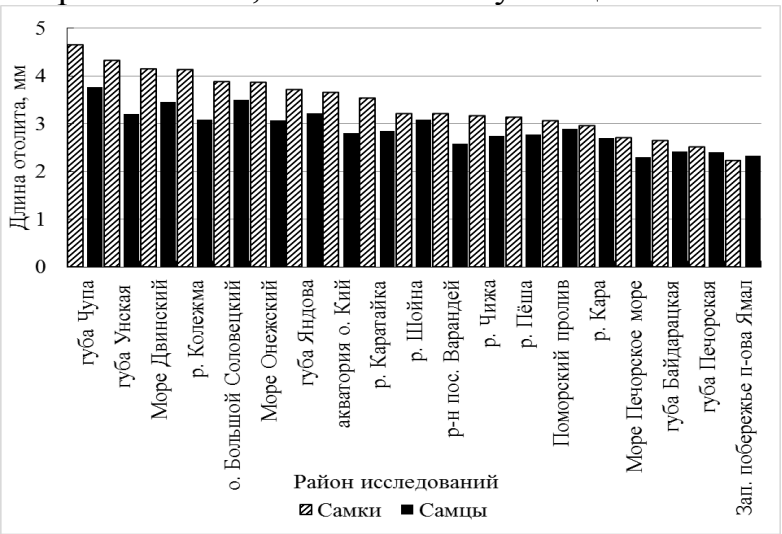



Рисунок 8 - Длина отолита у полярной камбалы в возрасте 4 лет в различных районах исследований

В ходе работ проанализированы темпы роста отолитов полярной камбалы во всех районах. В зависимости длина отолита – длина рыбы найти какие-либо

закономерности практически невозможно. В зависимости длина отолита – возраст рыбы отмечено, что можно выделить районы обитания полярной камбалы с быстрым и медленным ростом отолитов самцов и самок. Выявлено, что в юго-западной части Карского моря размеры отолитов меньше, чем в юго-восточной части Баренцева моря.

**Исследование размера отолита полярной камбалы первого года жизни.**

Н.А. Лепесевич (2010) отмечает важность диаметра первого годового кольца для выявления популяционных группировок. В ходе работ автором установлено, что размер первого кольца отолита полярной камбалы имеет очень большой разброс в разных районах исследования, для которых характерны специфические термические условия. При этом, не учитывалось ядро отолита, окруженное колечком (далеко не всегда), которое не следует смешивать с первым годовым кольцом (Чугунова, 1959). На рост отолита существенное влияние оказывают изменения условий внешней среды, прежде всего температура воды. Чем резче изменения, тем значительнее изменяются физиологические показатели особи (Мина, 1967). Для доказательства влияния температуры поверхностного слоя воды проанализирована изменчивость размеров первого кольца отолитов полярной камбалы в течение вегетационного сезона. Так как молодь полярной камбалы обитает в прибрежных участках, взяты средние значения температуры поверхности воды с мая по октябрь включительно, т.е. в течение вегетационного сезона, когда происходит рост рыбы (Николаев, 1955). Оказалось, что при более высокой температуре рост рыб на первом году жизни выше и это отражается на размерах первого годового кольца на отолитах (Рисунок 9). Также свою роль на размер кольца первого года жизни может сыграть растянутость выклева предличинок, о чем отмечено в публикациях (Бурыкин, 1991; Парухина, 2009), чем позже выклев, тем меньше размер первого кольца.

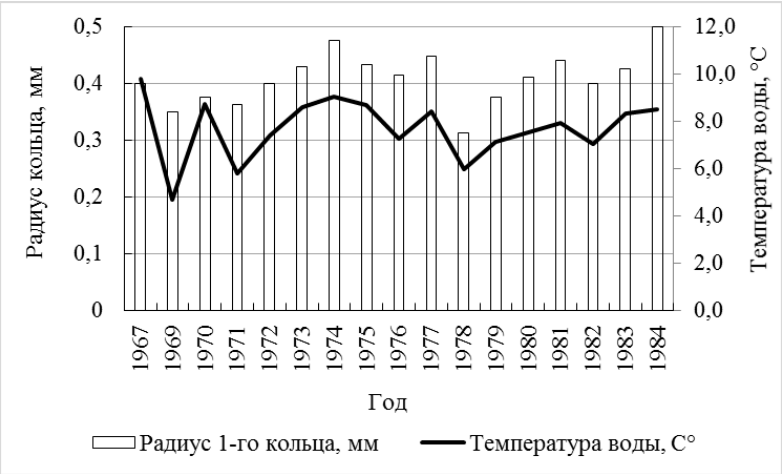



Рисунок 9 – Соотношение межгодовой динамики средней температуры воды в течение вегетационного сезона с радиусом первого кольца отолита у самок полярной камбалы в Мезенском заливе

В работе рассчитаны коэффициенты корреляции между годовыми кольцами отолитов полярной камбалы на протяжении всей жизни. Выявлено, что самый низкий коэффициент между первым и вторым кольцами (0,57-0,95 у самок и 0,67-0,81 у самцов), что закономерно и объясняется большой вариацией значений первого кольца в зависимости от района рождения особи, с увеличением возраста рыбы он стремится к 1. Кроме этого, низкое значение коэффициента можно объяснить явлением компенсационного роста. У годовиков, имеющих наибольший размер кольца, скорость роста в последующие несколько лет ниже, чем у годовиков с маленьким размером кольца. После наступления половой зрелости различия в темпе роста сглаживаются. Проведено изучение этого явления у полярной камбалы в исследованных акваториях, выявлено, что в Белом море процент особей с компенсационным ростом достигает 5 %, в юго-восточной части Баренцева моря – 15 %, в юго-западной части Карского моря 35 %. Между самцами с самками вариации незначительны. При этом, возраст компенсации роста увеличивается с 2-3 лет в Белом море до 5-6 лет в Карском.

**Выявление особей с пропуском нереста.**

Значительная вариабельность обнаружена не только для размеров кольца годовиков, но и для годовых приростов в течение жизни, которые могут быть установлены на основе обратных расчислений. Так, у некоторых экземпляров обнаружены зоны увеличенного прироста после возраста наступления половой зрелости, т.е. после 4-х лет. Автор предлагает называть их зонами пропуска нереста. В опубликованных источниках не описаны способы определения таких зон. Мы предлагаем выявлять их на основе вычисления значений относительных приростов, которые резко возрастают в 2 и более раз в год обнаружения увеличенных приростов (Рисунок 10, отмечены точками). Доказательством обнаружения таких зон, является стадия зрелости гонад VI-II в преднерестовый период для повторно нерестующих рыб в текущем году.

Особи с пропуском нереста обнаружены в Мезенском заливе, Воронке Белого моря и во всех исследованных районах юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей. У некоторых рыб выявлено 2 случая в течение жизни. Количество особей, пропускающих нерест, в Белом море составляет менее 2 %, юго-восточной части Баренцева моря – до 16,8 %, юго-западной части Карского моря – до 17,5 %.

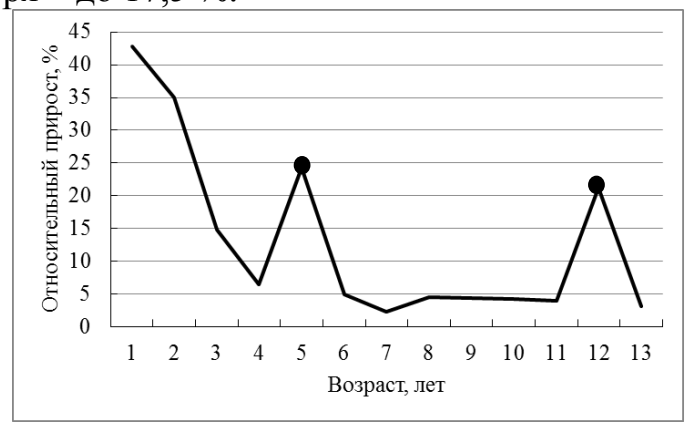



Рисунок 10 - Изменение величины относительного прироста полярной камбалы при пропусках нереста

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в прибрежных районах морей Северного рыбохозяйственного бассейна проведены исследования по отолитометрии полярной камбалы. Отработана методика изучения отолитов для определения их морфометрических параметров. Описаны типы роста отолитов, указано их наличие в районах исследований. Выявлены закономерности роста отолитов на первом году жизни рыбы, установлены причины большой вариабельности размеров первого кольца.

По результатам исследований можно сделать следующие выводы:

1. Размерная структура популяции полярной камбалы от Мезенского залива до п-ова Ямал характеризуется двухвершинной кривой, исключение составляют особи Вайгачского района и западного побережья п-ова Ямал, где размерные ряды значительно растянуты.

2. Средний возраст полярной камбалы в Белом море составляет 4-5 лет, от Мезенского залива до Вайгачского района – 5-7 лет, в юго-западной части Карского моря – 4-6 лет, возрастной состав особей в Чёшской и Байдарацкой губах характеризуется двухвершинными кривыми. Максимальный определенный нами возраст в Белом море составляет 22 года, в юго-восточной части Баренцева моря – 28 лет, юго-западной части Карского моря – 23 года.

3. Выполнены измерения пластических признаков отолита полярной камбалы: длины, ширины, толщины, массы. Выявлены четкие зависимости: длина отолита-масса рыбы, длина отолита-возраст рыбы, масса отолита-возраст рыбы, радиус отолита-длина рыбы, характеризующиеся высокими коэффициентами корреляции (выше 0,9).

4. Сравнительный анализ темпа роста отолитов полярной камбалы показал его уменьшение и, соответственно, размеров отолитов в направлении с запада на восток. Доказан значительный половой диморфизм роста отолитов полярной камбалы по возрасту, однако статистический анализ параметров отолитов не позволил четко выделить принадлежность особи к тому или иному району обитания.

5. Разработанная схема роста отолитов полярной камбалы позволяет выявлять районы с быстрым (Кандалакшский залив и Поморский пролив) и медленным ростом отолитов (Мезенский залив, Воронка Белого моря, Печорское море). Рекомендовано применять данный способ как один из методов изучения роста рыб.

6. Результаты отолитометрии дают возможность реконструировать длину, массу и возраст рыбы в любой промежуток времени, в том числе при анализе питания хищных видов рыб и морских млекопитающих, а также при различных повреждениях особи.

7. Полученные результаты исследований отражают условия существования рыб, в частности температуру воды и являются надежным методом оценки ряда индивидуальных и популяционных параметров полярной камбалы.

8. Морфологические параметры отолитов позволяют построить ключи для экспресс определения возраста. Для связи длина рыбы-длина отолита ха-

рактерна линейная зависимость, для связи длина рыбы-масса отолита – степенная.

9. Размеры первого годового кольца отолита отражают температурные условия существования молоди полярной камбалы в различных районах, кроме того, эти размеры больше в прибрежной части, чем в морской.

10. Уравнения Форда-Уолфорда и Берталанфи могут быть использованы для описания роста отолитов по обратным расчислениям, при этом, коэффициент корреляции составляет – 0,82-0,99 для длины рыбы и 0,89-0,99 для длины отолита у обоих полов.

11. Приросты на годовых кольцах отолитов позволяют идентифицировать особей полярной камбалы, пропускающих нерест. Количество таких особей в исследованных акваториях Белого моря составляет менее 2 %, юго-восточной части Баренцева моря – до 16,8 %, Карском – до 17,5 %.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки России*

1. Семушин А. В., Фукс Г. В., Шилова Н. А. Камбаловые Белого моря: современные данные о биологии полярной камбалы *Liopsetta glacialis*, речной камбалы *Platichthys flesus*, и ершоватки *Limanda limanda* // Вопросы ихтиологии, 2015. - Т. 55, № 4. - С. 413-425.

2. Фукс Г. В. Зависимость длины отолита от длины тела беломорской сельди (*Clupea pallasi marisalbi*) // «Арктика: экология и экономика». 2013. № 4. С. 81-83.

3. Фукс Г. В. Методические аспекты определения возраста полярной камбалы (*Liopsetta glacialis*) по отолитам в арктических морях северо-западной части России // Известия КГТУ, 2017, № 44. - С. 70-86.

4. Фукс Г. В., Семушин А. В. Максимальный возраст полярной камбалы *Liopsetta glacialis*, речной камбалы *Platichthys flesus* и ершоватки *Limanda limanda* в прибрежных водах Северного рыбохозяйственного бассейна // Известия КГТУ, 2017, № 46. - С. 47-59.

5. Фукс Г.В., Шерстков В.С., Фролов С.Б., Безбородов А.С., Козаков Р.В., Пастухов С.В., Гончаров Ю.В. Коэффициенты для реконструкции зоологической длины и длины по Смитту некоторых промысловых рыб Северного рыбохозяйственного бассейна по промысловой длине // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 5 №4(20), 2018. С. 74-81.

6. Фукс Г. В., Шилова Н. А. Применение методов математического моделирования для изучения роста полярной камбалы (*Liopsetta glacialis*) Белого моря // Arctic Environmental Research. 2017. - Т. 17, № 2. - С. 123-132. DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.2.123.

*Статьи, опубликованные в других изданиях*

7. Фукс Г. В. Биологическая характеристика камбаловых Белого моря по данным 2012 г. [Электронный ресурс] // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера : тез. докл. XXIX Междунар.

конф. (Мурманск, 27-29 марта 2013 г.) / ПИНРО. Мурманск, 2013. 1 эл. опт. диск (CD-ROM); [2 с.].

8. Фукс Г. В. Биологическая характеристика полярной камбалы акватории о. Кий Онежского залива Белого моря // Тр. научной конференции «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов»: Изд-во ФГБОУ ВПО КГТУ, 2013. - С. 127-129.

9. Фукс Г. В. Биология камбаловых акватории пос. Шойна Воронки Белого моря // Сборник научных трудов «Конкурентный потенциал северных и арктических регионов», - Архангельск, 2014. - С. 122-125.

10. Фукс Г. В. Зависимость длины отолита от длины тела и возраста полярной камбалы *Liopsetta glacialis* юго-восточной части Баренцева моря // Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции «Морские биологические исследования: достижения и перспективы». – Севастополь, 2016. - Т. 1. - С. 320-322.

11. Фукс Г. В. Краткие результаты отолитометрии полярной камбалы Белого моря // Мат-лы XIII Всероссийской конференции с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря», приуроченная к 60-летию Беломорской биостанции «Мыс Картеш» Зоологического института РАН. Санкт-Петербург, 2017. - С. 224-228.

12. Фукс Г. В. Методика определения возраста речной камбалы *Platichthys flesus* по отолитам в северо-западных районах арктических морей России // Международный Научный Институт «Educatio», XI (18), 2015. - С. 27-30.

13. Фукс Г. В. Некоторые данные по биологии полярной камбалы Карского моря // Сборник тезисов международной конференции «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем». М.: Товарищество научных изданий КМК. 2017. - С. 269-271.

14. Фукс Г. В. Результаты отолитометрии речной камбалы дельты р. Северная Двина // Труды второй международной научно-практической конференции «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов». Изд-во ФГБОУ ВПО КГТУ, 2014. - С. 63-66.

15. Фукс Г. В., Козаков Р. В. Биология и вопросы промыслового использования камбаловых и беломорской трески акватории о. Бол. Соловецкий // Сборник тезисов. Научно-практическая конференция по водным ресурсам, включая биологические ресурсы, Соловецкого архипелага, 2014. - С. 75-77.

*Монографии*

16. Атлас-определитель рыб Карского моря. А. В. Долгов, А. П. Новоселов, Т. А. Прохорова, Г. В. Фукс, Д. В. Прозоркевич, Н. В. Чернова, В. С. Шерстков, А. Л. Левицкий ; отв. ред. Е. А. Шамрай ; ПИНРО. - Мурманск : ПИНРО, 2018. - 271 с.

17. Svetocheva O., Stasenkova N. and Fooks G. Guide to the bony fishes otoliths of the White Sea // IMR/PINRO Joint Report Series No. 3/2007. ISSN 1502-8828. - 46 p.