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

На правах рукописи

ФУКС ГЕННАДИЙ ВАЛЕРИЕВИЧ

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

03.02.06 Ихтиология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук, профессор
Шибаев Сергей Вадимович

Архангельск – 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ ... 4
1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ... 9
1.1 Объем материалов ... 9
1.2 Методика сбора материала и морфология отолитов ... 12
2. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АКВАТОРИЙ ... 15
2.1 Белое море ... 15
2.2 Юго-восточная часть Баренцева моря ... 22
2.3 Юго-западная часть Карского моря ... 32
3 БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛЯРНОЙ КАМБАЛЫ 38
3.1 Состояние изученности ... 38
3.2 Общая характеристика биологии ... 38
3.3 Размерно-возрастная структура ... 42
3.3.1 Белое море ... 42
3.3.2 Юго-восточная часть Баренцева моря ... 47
3.3.3 Юго-западная часть Карского моря ... 50
4 СОВЕРШЕНСТОВАНИЕ МЕТОДИКИ ОТОЛИТОМЕТРИИ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОТОЛИТОВ ... 54
4.1 Отработка методики проведения отолитометрии ... 54
4.2 Методика определения возраста по отолитам ... 57
4.3 Изучение роста ... 63
4.4 Разработка методических приемов построения схемы роста отолита ... 65
4.5 Морфометрические параметры отолитов ... 68
4.5.1 Белое море ... 68
4.5.2 Юго-восточная часть Баренцева моря ... 84
4.5.3 Юго-западная часть Карского моря ... 96
5 РОСТ ОТОЛИТОВ ... 107
5.1 Белое море ... 110
5.2 Юго-восточная часть Баренцева моря ... 116

5.3 Юго-западная часть Карского моря 118
6 ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ОТОЛИТОМЕТРИИ, КАК МЕТОДА ОЦЕНКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОЛЯРНОЙ КАМБАЛЫ 125
6.1 Пространственная изменчивость отолитов 125
6.1.1 Белое море 125
6.1.2 Юго-восточная часть Баренцева моря 128
6.1.3 Юго-западная часть Карского моря 129
6.2 Исследование размера отолита полярной камбалы первого года жизни 135
6.2.1 Белое море 135
6.2.2 Юго-восточная часть Баренцева моря 139
6.2.3 Юго-западная часть Карского моря 141
6.3 Выявление особей с пропуском нереста 142
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 146
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ 149

ВВЕДЕНИЕ

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 широкомасштабные исследования оказываются возможными только для некоторых наиболее важных объектов. Для второстепенных видов, имеющих меньшее промысловой, обычно местное значение, или исследование которых затруднено в связи с труднодоступностью, применяется экспертная оценка, которая носит субъективный характер и не обеспечивает надежное управление запасами. В этой связи актуальным становится поиск альтернативных методов получения информации 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 акватории, в течение полевых командировок в зимний период.

Степень ее разработанности. Термин отолитометрия, хотя и широко используется в публикациях [22, 24, 48, 57, 65, 110], однако ни в одной из них нет определения этого термина. В настоящей работе автор предлагает следующую трактовку: отолитометрия рыб – раздел методов рыбохозяйственных исследований, посвященный изучению видовой идентификации рыб по отолитам, морфологии отолитов, использованию их для оценки возраста и роста рыб и взаимосвязи пластических параметров отолита (длина, ширина, масса, толщина) с морфологией рыбы (длина, масса, возраст), а также условиями ее существования.

Исследования в данном направлении ведутся с середины прошлого столетия и посвящены различными видам рыб, имеющим большое промысловое значение, таких как атлантическая треска, пикша [53, 197, 198]. 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 мно-

голетний 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 биологи-ческие 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.

Благодарности. Автор выражает признательность научному руководителю доктору биол. наук, профессору Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Калининградский государственный технический университет» С.В. Шибаеву. Сотрудникам Отдела Северного «СевПИНРО» г. Архангельск Полярного филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» канд. биол. наук А.В. Семушину за консультацию и помощь при подготовке диссертации. С.Б. Фролову, В.С Шерсткову, С.В. Пастухову, Р.А. Мельнику, Р.В. Козакову, Ю.В. Гончарову, А.С. Безбородову за помощь в сборе биологических материалов. Р.А. Мельнику за построение картографического материала.

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1 Объем материалов

Исследования, в том числе по фондовым материалам, проводились с 1981 по 2018 гг. в прибрежных и морских акваториях Белого, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей. Количество исследуемых пунктов наблюдения: по Белому морю – 11 (Рисунок 1): в Кандалакшском заливе – губа Чупа; в Бассейне Белого моря – губа Гридина; в Онежском заливе – акватория о-в Кий, р. Колежма, о. Большой Соловецкий, морские участки, в дальнейшем Море; в Двинском заливе – губы Унская и Яндова, Море; в Мезенском заливе – р. Чижа; в Воронке Белого моря – р. Шойна; юго-восточной части Баренцева – 6 (Рисунок 2): в Чёшской губа – р. Пёша; в Поморском проливе – Южное побережье; Печорском море – Печорская губа, район пос. Варандей, Море; в Вайгачском районе – р. Каратайка; юго-западной части Карского – 3 (Рисунок 3): Карская губа, Байдарацкая губа, западное побережье п-ова Ямал. Необходимо отметить, что места сбора данных в середине заливов, отмеченные одной точкой, аккумулируют в себе от 10 до 20 тралов, в зависимости от района. Общий объем обработанного материала представлен в таблице 1. При выполнении отолитометрии исследовано не менее правых отолитов особей каждого пола из большинства районов, охватывая большее количество возрастных классов. За основу отолитометрии взята методика Барановой [11]. Все работы по отолитометрии выполнены автором.

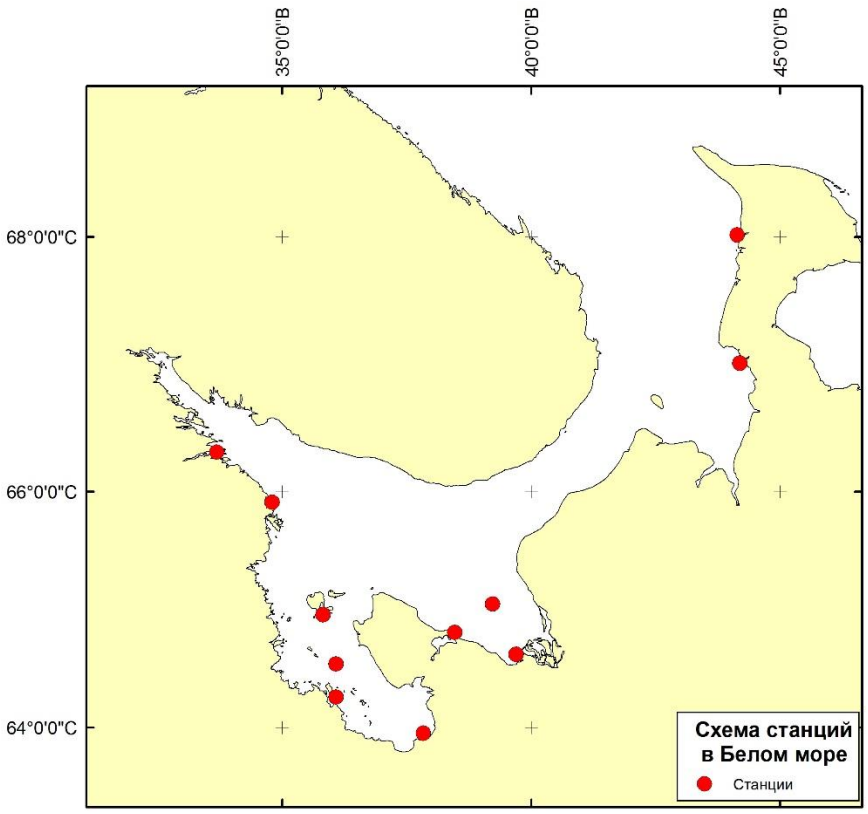


Рисунок 1 - Места сбора данных в Белом море

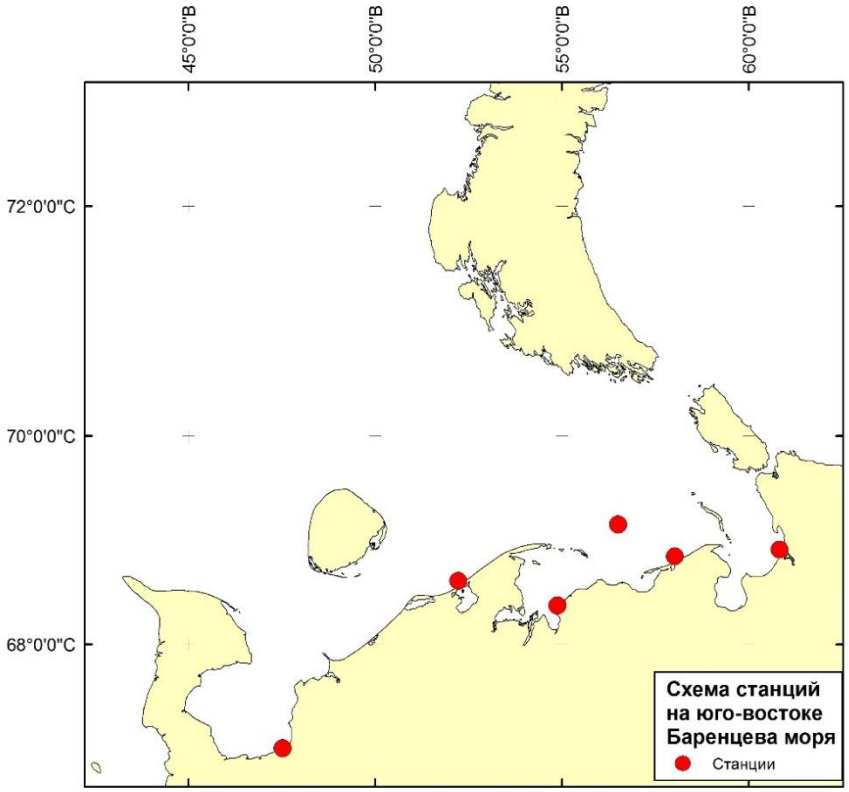


Рисунок 2 - Места сбора данных в юго-восточной части Баренцева моря

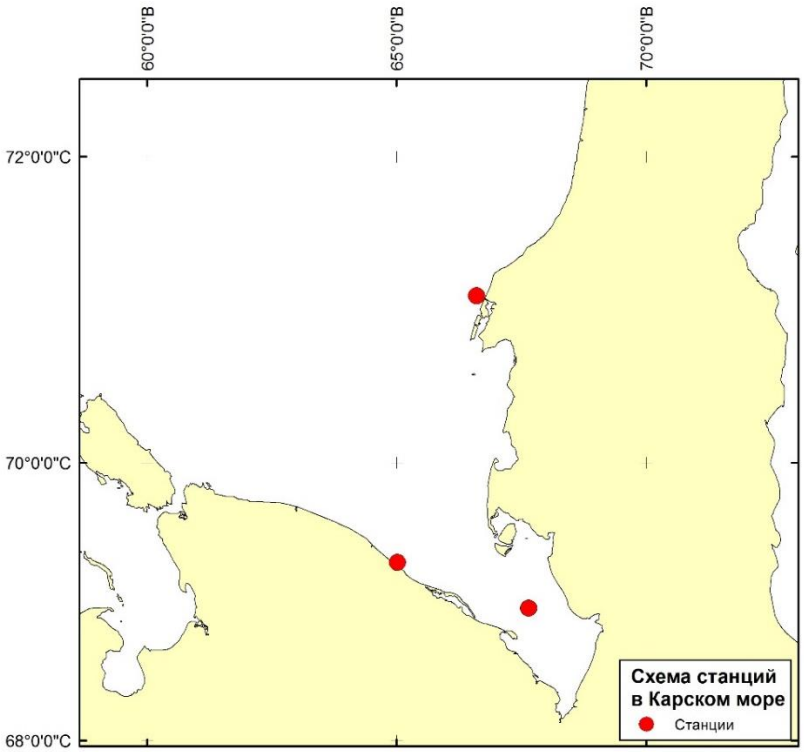


Рисунок 3 - Места сбора данных в юго-западной части Карского моря

Таблица 1 - Количество обработанных отолитов, экз.

Море	Район, залив	Пункт наблюдения	Самки	Самцы
Белое море	Кандалакшский залив	Губа Чупа	62	11
	Бассейн Белого моря	Губа Гридина	7	-
	Онежский залив	О-в Кий	142	110
		Р. Колежма	102	104
		О-в Большой Соловецкий	116	106
		Море	138	102
	Двинский залив	Губа Унская	72	21
		Губа Яндова	106	38
		Море	74	63
	Мезенский залив	Р. Чижа	116	107
	Воронка Белого моря	Р. Шойна	103	128
Юго-восточная часть Баренцева моря	Чёшская губа	Р. Пёша	131	86
	Поморский пролив	Южное побережье	159	113
	Печорское море	Печорская губа	101	92
		Район пос. Варандей	123	89
		Море	101	108
	Вайгачский р-н	Р. Каратайка	157	103
Юго-западная часть Карского моря	Карская губа	Р. Кара	123	107
	Байдарацкая губа	Море	106	102
	Западное побережье п-ова Ямал	Западное побережье п-ова Ямал	154	103
		Всего	2193	1693

1.2 Методика сбора материала и морфология отолитов

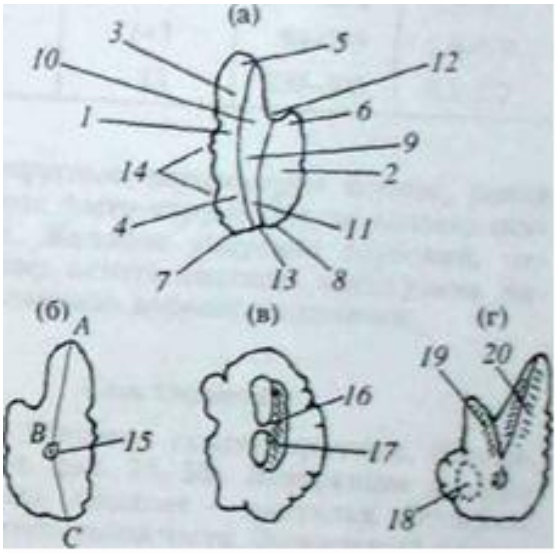
Материал собран в ходе регулярных научно-исследовательских рейсов (использовали придонный трал проекта ББГЛ с горизонтальным раскрытием 14 м, вертикальным – 5 м и шагом ячеи в кутовой части 16 мм) и прибрежных экспедиций (использовали рюжи с шагом ячеи в кутовой части 12-24 мм и разноячейные порядки ставных жаберных сетей с шагом ячеи 20-60 мм) Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» в период 2001-2018 гг. Сбор ихтиологических материалов проводили по общепринятым методикам [18, 39, 40, 72, 112, 118] на морских участках в навигационный период, в основном в июле – октябре; на прибрежных участках круглый год, в соответствии с планом работы института. Для извлечения отолитов голову рыбы разрезали с дорсальной или вентральной стороны одним из нескольких существующих способов (зависит от предпочтений специалиста). В период проведения полевых работ извлеченные отолиты заворачивались в чешуйные книжки для дальнейшей обработки в камеральных условиях. Согласно литературным данным известно об отсутствии различий правых и левых отолитов [53, 54, 65, 79, 147, 177], в том числе у камбаловых [159, 190], для сохранения единообразия при проведении исследований по отолитометрии использованы правые отолиты полярной камбалы. В целях получения данных об изменчивости параметров отолитов в течение жизни, они взяты у особей всех размерных групп с шагом 1 см. Представленные в диссертации методики впервые отработаны на отолитах полярной камбалы морей Северного рыбохозяйственного бассейна.

Внутренние уши всех костистых рыб содержат кальцинированные структуры, выполняющие функции органов равновесия и слуха [187], они состоят из трех частей, а именно, sagittae, lapillus и asteriscus [135, 199], где sagittae имеет самый большой размер у всех рыб, затем asteriscus и lapillus [164, 193, 205]. Отолит «sagitta» – это кальций-протеиновое образование, которое формируется у эмбрионов рыб перед началом стадии пигментации глаз [84], состоит главным образом из карбоната кальция ($CaCO_3$) в форме арагонита

[174]. Отолиты («слуховые камешки» — известковые тельца) находятся в слуховых капсулах рыбы [112], они обладают характерными общими свойствами регистрирующих структур:

- "слоистым" строением, т.е. морфологической неоднородностью частей, сформированных в разные периоды жизни;
- приуроченностью тех или иных элементов структуры к определённым событиям, а именно влиянию ряда экологических факторов [55].

Отолиты белые, блестящие, неправильно округлые. Внутренняя и внешняя поверхности слегка выпуклые. Основание шире открылка. Дорсальный край округлый, дольчатый, вентральный - слабо округлый или прямой, изрезанный или неровный. Рострум широкий, округлый. Антирострум выражен. Задний конец округлый, край дольчатый. Желобок закрыт далеко от краев. Остиум длиннее и глубже кауды [80] (Рисунок 4).



Форма отолитов: а, б - крючковидная, в - неправильно округлая, г – каплевидная, а, в, г – внутренняя поверхность, б - внешняя поверхность. 1 - вентральная часть или основание, 2 - дорсальная часть или открылок, 3 - оральная часть и передний конец, 4 - каудальная часть и задний конец, 5 - рострум, 6 - антирострум, 7 - построструм, 8 - параострум, 9 - желобок, 10 - остиум, 11 - кауда, 12 – большая выемка, 13 - малая выемка, 14 - сосочки, 15 – ядрышко, 16 – перемычка или поперечный гребень, 17 - вентральное плато, 18 - дорсальное плато, 19 - дорсальный гребень, 20 - вентральный гребень. АВ - ростральный радиус, ВС - постростральный радиус [80]

Рисунок 4 - Морфологические признаки отолита костистых рыб, использованные при описании отолитов рыб Белого моря.

Отолиты первого года жизни рыбы имеют округлую форму, по мере ее роста форма изменяется, появляются углубления, изрезанность края.

На внутривидовые морфологические вариация отолитов могут оказывать влияние не только возраст, но также генетические и экологические факторы среды обитания [138, 171, 201], скорость соматического роста особи, питание рыбы в течение жизни [152, 195].

Л.С. Берг [13] отмечал у некоторых видов рыб присутствие с каждой стороны головы двух отолитов - большого (сагитты) и малого (лапиллуса). У полярной камбалы также имеются лапиллусы, которые иногда удается обнаружить и извлечь при проведении биологического анализа (Рисунок 5), о наличии двух пар отолитов у камбал указано в некоторых работах [109, 113]. Лапиллусы не используются для определения возраста из-за своих маленьких размеров и плохой читаемости.

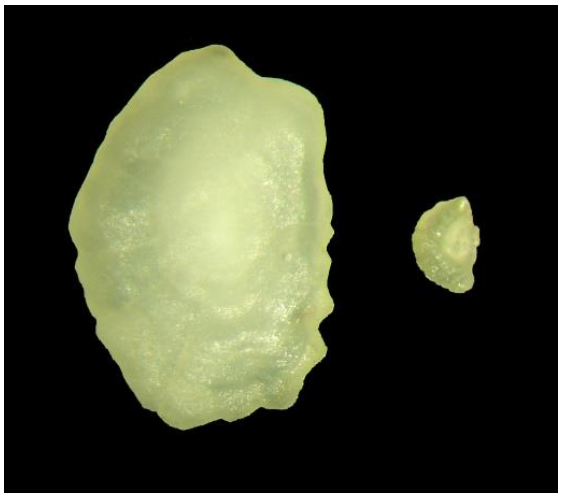


Рисунок 5 - Сагитта (слева) и лапиллус (справа) полярной камбалы [104]

Размер полученных выборок различается как по количеству экземпляров, так и по количеству возрастных классов. В связи с этим статистическая обработка данных проводилась с применением критерия «хи-квадрат», для сравнения нескольких совокупностей одновременно для уровня значимости $\alpha=0,05$ по методике В.Ю. Урбаха [95].

2. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АКВАТОРИЙ

2.1 Белое море

Белое море относится к группе бореально-арктических морей, что находит свое отражение как в его гидрологических особенностях, так и в составе и распределении флоры и фауны. Оно соединяется с Баренцевым морем, являясь частью Северного Ледовитого океана. В геоморфологическом отношении Белое море представляет собой окраинный шельфовый водоем [14, 28, 38, 73].

Согласно «Лоции» [51] Белое море, расположенное к югу и востоку от Кольского полуострова, имеет на севере условную границу с Баренцевым морем по линии мыс Святой Нос – мыс Канин Нос. Площадь моря около 91 тыс. км^2. При этом на долю многочисленных островов приходится 0,8 тыс. км^2. Максимальная глубина 340 м, средняя глубина 67 м, объем 5,4 тыс. км^3. Длина береговой линии по материку 5,1 тыс. км, наибольшая протяженность от мыса Канин Нос до г. Кемь 600 км, в самом широком месте, т. е. между городами Архангельском и Кандалакшей, расстояние 450 км [14, 51].

Белое море наиболее принято делить на следующие районы: Воронка, Горло, Бассейн и четыре залива – Кандалакшский, Онежский, Двинский и Мезенский (Рисунок 6).

Рельеф дна Белого моря неровный, глубины сильно меняются как между отдельными районами, так и внутри каждого из них (Рисунок 7). Наиболее мелководна северная часть моря. Лишь на севере Воронки глубины местами достигают 60-70 м, основная же часть акватории Мезенского залива не выходит за пределы изобаты 20 м. Эта часть моря имеет и наиболее сложный рельеф дна, представляющий собой на юге обширное мелководье с ложбинообразным понижением в осевой части на продолжении русла р. Мезени. Перед входом в Мезенский залив находится множество песчаных банок, расположенных несколькими грядами и носящих название «Северные

Кошки». Размеры Северных Кошек и глубины над ними с течением времени меняются под влиянием штормов и приливо-отливных течений. В целом грунт северной части моря вдали от берега преимущественно песчаный, часто с примесью ракуши [14, 64].

Рисунок 6 - Карта схема Белого моря [14]

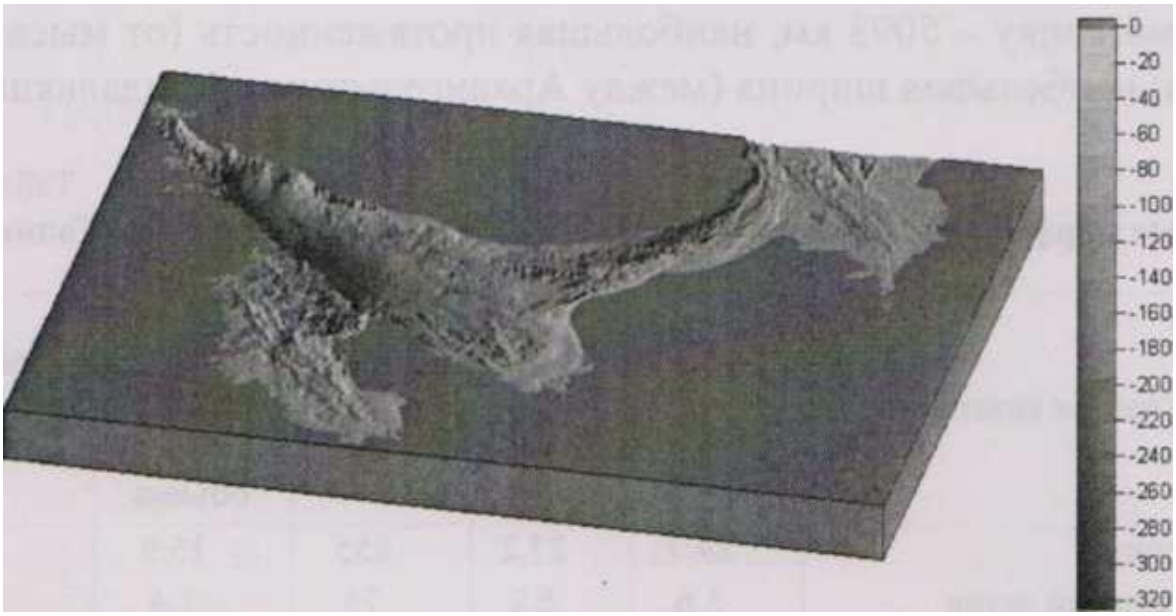


Рисунок 7 - 3D-модель Белого моря [73]

Гидрологические исследования Белого моря начались в середине XVIII в. Первые наблюдения за уровнем моря проводились в дельте Северной Двины в 1752 г. Однако до 1883 г. они ограничивались только весенними максимумами. В некоторых пунктах Белого моря наблюдения за уровнем воды начаты в середине прошлого столетия или в первые десятилетия XX в., но велись они непостоянно, с большими перерывами [50].

Температура и соленость. Важнейшими компонентами описания гидрологического режима любого морского водоема являются термогалинные характеристики. А.В. Григорьев, проводивший в 1876 г. наблюдения на Белом море, первым указал на сильное охлаждение придонных слоев воды на глубинах более 210 м, где круглый год держится температура ниже 0°С [88]. Многочисленные измерения поверхностных, а также глубинных температур и солености выполнил в врач Н.П. Андреев [2].

Воды Белого моря формируются в результате смешения баренцевоморских вод с материковым стоком, который сильно понижает соленость этого водоема. Среднегодовая соленость поверхностных вод не превышает 26, тогда как в соседнем Баренцевом море она составляет около 33-34. Для Белого моря характерны высокоамплитудные сезонные колебания температуры и солености в поверхностном слое. 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. В период таяния льда и поступления паводковых вод (март- май), соленость вод Белого моря может снижаться на поверхности до крайне низких величин, не превышающих 2-3, а в летне-зимний период подниматься до 25-27. На больших глубинах (глубже 50-100 м) круглогодично сохраняются отрицательные температуры, а соленость вод остается в пределах 28-30 [47].

Стационарные наблюдения за гидрологическими характеристиками стали проводиться в отдельных пунктах Белого моря в начале 80-х годов XIX века. Первым пунктом был Архангельск, где такие наблюдения начались с 1883 г., затем открыты пункты гидрометеорологических наблюдений при маяках

Зимнегорском (1892 г.), Терско-Орловском, Сосновец, Жижгин, Жужмуй (1887 г.). Святой Нос и Моржовой (1898 г.). В 1912 г. создана гидрометеорологическая служба Белого моря и Северного Ледовитого океана [63].

Самая крупная за первые годы советской власти экспедиция на Белом море, проведена под руководством К.М. Дерюгина на судне «Мурман» в 1922 г. За летний период экспедиции удалось выполнить несколько разрезов, впервые осветивших основные особенности гидрологического режима моря. Обнаружено, что низкие придонные температуры воды довольно близко поднимаются к поверхности: нулевая изотерма была на глубине всего 12 м перед входом в Двинской залив и 35-40 м в двух других пунктах глубоководной части моря. Выяснено, что по температуре придонных вод Белое море является одним из самых холодных в мире. Ему присущи большие вертикальные градиенты температуры. Для моря летом характерны два «пятна» воды — холодное («полюс холода») и теплое («полюс тепла»); они создаются особой циркуляцией вод этого моря [31].

В начале 30-х годов XX века была разработана единая схема гидрологических разрезов Белого моря. Их выполнение осуществляется до настоящего времени. Измерение температуры воды в открытой части моря относится к числу наиболее распространенных работ. Регулярные наблюдения за температурой воды начались с 1936 г.

Весной увеличение температуры охватывает верхние слои воды еще подо льдом (конец апреля-май), постепенно распространяясь на большую глубину. Начиная с августа, прослеживается обратный процесс: с поверхности вода медленно охлаждается, что приводит сначала к выравниванию температуры по глубине, а затем и к обратной температурной стратификации. В дальнейшем, к наступлению ледостава, температура воды в поверхностных слоях опускается ниже нуля, после чего снова начинается процесс выравнивания температуры по глубине [74, 75, 188]. К середине зимы распределение температуры очень близко к гомотермии, однако с процессами

зимней конвекции оно не имеет ничего общего. В это время года абсолютные значения температуры у поверхности и на глубинах более 25-40 м обычно несколько выше, чем в средних слоях. Это подтверждается и стратификацией вод по солености, градиенты которой особенно велики подо льдом в поверхностном двухметровом слое. Пресные воды, растекающиеся подо льдом, являются непреодолимым препятствием для возникновения зимней конвекции [74, 75, 188].

В формировании термохалинного режима Белого моря важнейшая роль принадлежит энерго- и теплообмену поверхностного слоя, материковому стоку, водообмену с Баренцевым морем, турбулентному и приливному перемешиванию, штормовым нагонам [26].

Течения. Первые исследования течений Белого моря выполнены еще в первой половине XIX в. под руководством М.Ф. Рейнеке. Систематическое изучение режима течений моря началось с 1911 г., накоплен огромный материал наблюдений, позволивший уже в конце 20-х и начале 30-х годов выполнять отдельные проработки и описания постоянных течений, составлен «Атлас течений Белого моря».

Важное научное и практическое значение имело изучение приливных течений моря. Здесь эти течения очень сильные, местами достигают 3-4 узлов и, не зная их или не принимая во внимание, плавать невозможно. В 1925-1926 гг. гидрографической экспедицией под начальством Н.Н. Матусевича на гидрографическом судне «Азимут» (руководитель гидрологических работ экспедиции В.А. Березкин) в Горле и Воронке Белого моря по линии наиболее бойкой в отношении судоходства — от Святого Носа к Архангельску — в течение двух летних сезонов проводилась инструментальная съемка течений [17]. По материалам этой съемки в 1929 г. издан очень важный в навигационном отношении «Атлас приливо-отливных течений восточной части Белого моря».

Вместе с исследованием режима течений изучалась проблема водообмена между Белым и Баренцевым морями. Первые проработки с изложением

течений выполнены К.М. Дерюгиным и В.В. Тимоновым в конце 20-х годов XX века.

Течения в Белом море разнообразны по скорости, направлениям и причинам их вызывающим, особенно они воздействуют на пелагических обитателей моря. Течениями разносится пелагическая икра и личинки беломорской сельди, азиатской корюшки, камбаловых и других видов рыб. Частично под их влиянием происходит формирование предзимовальных скоплений промысловых рыб [58].

Ледовый режим. Наблюдения за ледовым режимом впервые стали проводиться зимой 1909-1910 гг. на нескольких станциях и маяках. Потребность в этом виде наблюдений возросла в годы первой мировой войны, когда Архангельск, стал единственным действующим портом России. В это время количество береговых пунктов наблюдений возросло до 30, а с зимы 1916 г. начали производиться и попутные судовые ледовые наблюдения в открытом море. Эти данные позволили выпустить руководство для плавания во льдах Белого моря [56], которое затем было дополнено на основе большого личного опыта плавания А.К. Бурке [20]. С 1927 г. для разведки льдов стали применять авиацию. Первый «Атлас карт состояния льдов» издан в 1932 г. [21]. Впоследствии обобщены материалы ледовых наблюдений в Архангельской ГМО и подготовлены практические рекомендации для плавания во льдах Белого моря. Ежегодно по материалам наблюдений выпускались обзоры ледовых процессов.

Метеорологические наблюдения. Одним из наименее изученных гидрометеорологических параметров долгое время оставалось ветровое волнение. В 1912 г. создается гидрометеорологическая служба Белого моря и Северного Ледовитого океана с центральной метеостанцией в Архангельске. В 1963 г. все имеющиеся материалы обобщены и подготовлен «Атлас волнения Белого моря» [63].

Исследования зоопланктона в Белом море начались в конце XIX века благодаря открытию Соловецкой станции. В 1926 г. ГОИН оценил среднюю

массу зоопланктона в 300 мг/м3. В последние годы работы, в большинстве, направлены на изучение взаимодействия зоопланктона и среды, физиологию гидробионтов и продуктивность. Это особенно важно в рамках изучения основного потребителя зоопланктона – беломорской сельди. В настоящее время в составе зоопланктона моря отмечено 179 видов. Основные группы: Ciliata – 55, Hydroidea – 19, Copepoda – 35, Decapoda (larvae) – 11 видов. По современным данным по продуктивности Белое море занимает промежуточное положение между олиготрофным и мезотрофным водоемом [15]. Общий запас зоопланктона оценен в 4,4 млн т. Анализ запасов по районам Белого моря показывает, что некоторые из них превосходят таковые в Баренцевом море, отнесенные к площади районов [93].

Основу рыбного промысла в Белом море составлял вылов сельди, который начал развиваться, начиная с XV века. В начале XX века большой вклад в изучение промысла внесли Н.М Книпович, Л.С Берг, Л.Л. Брейтфус, П.Ю. Шмидт. В последствии их работы продолжили специалисты СевПИНРО, ПИНРО и нескольких биологических станций на Белом море. Более 8 тыс. т беломорской сельди вылавливалось вплоть до 50-х годов прошлого века. Потом уловы резко упали в связи с гибелью зостеры – основного нерестового субстрата. В настоящее время вылов беломорской сельди не доходит до тысячи тонн. Второе место в беломорском промысле занимает навага, он также имеет многовековую историю. В середине прошлого столетия добыча наваги составляла 1-2 тыс. т, в последние десятилетия не превышает 300 т. Отдельное место в беломорском промысле занимает семга. Ее добыча, в среднем составляла 600-700 т, но имела большие колебания от 268 до 1073 т. С конца 60-х годов XX века увеличилось антропогенное воздействие семгу, вследствие чего ее уловы сильно упали. Многие другие виды рыб: беломорская треска, камбаловые, азиатская корюшка, пинагор, полосатая зубатка, сиги и другие являются второстепенными объектами вылова, специальный промысел этих видов не ведется, но они часто присутствуют в

приловах в разных количествах и активно используются местным населением [14].

2.2 Юго-восточная часть Баренцева моря

Баренцево море представляет собой открытый эпиконтинентальный водоем, в основном, арктического характера, полносоленого типа. В зимнее время в северной и восточной частях покрывающийся льдом [38].

Юго-восточная часть Баренцева моря расположена севернее полярного круга, и по природным условиям этот район относится к морям арктического типа, для которых характерна суровая долгая зима и короткое прохладное лето. Полярная ночь продолжается здесь с конца ноября до середины января, а полярный день – с середины мая до конца июля. Ледовый покров, который имеет сезонный характер, образуется в октябре-ноябре и сохраняется вплоть до июля, когда юго-восточная часть Баренцева моря полностью освобождается ото льда [28]. Значительную часть исследуемой акватории занимает Печорское море.

Чёшская губа расположена на западе юго-восточной части Баренцева моря, окружена материком со всех сторон и соединяется с Баренцевым морем 30-мильным входом. Имеет глубины, не превышающие 50 м, не везде ровный рельеф дна. Закрытость губы определяет своеобразные гидрологические условия. Температура воды на поверхности имеет отрицательные значения с ноября по май, достигая нижнего предела минус 2,0 °С при солености 35-36. Приливо-отливные течения, значительные колебания уровня воды и волнение способствуют интенсивному водообмену. Западная часть губы подвержена влиянию баренцевоморских вод, а восточная – под влиянием пресного стока рек [59].

Печорским морем называют наиболее мелководный юго-восточную часть Баренцева моря. Строго научного обоснования о выделении этого района в самостоятельное море не существует. Однако, ряд существенных особенностей района, отражающих комбинированное влияние на него таких факторов как

сравнительная замкнутость и мелководность водной акватории, опресняющее действие речного стока и стока от таяния снегов обширной береговой полосы, близость Карского моря, откуда приносятся холодные воды, и др., дают основания употреблять наименование Печорское море, подчеркивая этим и чисто географические признаки, и гидрологические особенности района.

Границы Печорского моря официально не закреплены, за исключением восточных и южных, совпадающих с границами Баренцева моря. Однако, в отечественной географии и океанологии существование данного географического (и биогеографического) объекта можно считать общепризнанным [124]. По вопросу ограничения моря на западе и севере единой точки зрения нет. В настоящее время общепринятыми можно считать следующие границы Печорского моря (Рисунок 8):

на западе – по линии м. Святой Нос Тиманский - южная оконечность о-в Колгуев;

на севере – по линии о-в Колгуев (северная оконечность) - о-в Междушарский (западный берег);

на востоке – от о-в Междушарский вдоль южных берегов Новой Земли, далее по западной границе пролива Карские Ворота (м. Кусов Нос – м. Рогатый), западному берегу о-в Вайгач, западной границе пролива Югорский Шар от м. Белый Нос до м. Гребень; на юге – по берегу материка от Югорского Шара до м. Святой Нос Тиманский [123].

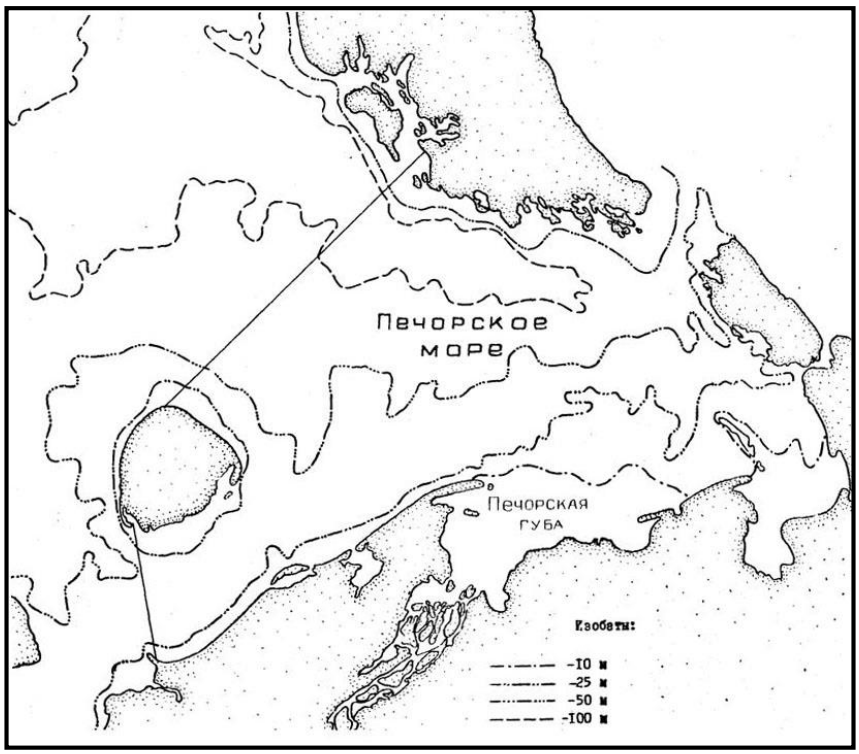


Рисунок 8 - Расположение условных границ Печорского моря [123]

Печорское море относится к окраинным морям Полярного бассейна, для которых характерны арктические виды флоры и фауны. Здесь наблюдается сложная динамика вод с наличием разного рода вихревых образований, восходящими и нисходящими потоками вод и фронтальными зонами, образующимися в результате смешения речных вод и морских вод атлантического и арктического происхождения. При сравнительно бедном видовом разнообразии продуктивность Печорского моря достаточно высока, а его промысловые биоресурсы имеют значительный рыбохозяйственный потенциал по сравнению с другими арктическими морями.

Основной объем гидрометеорологических, гидролого-гидрохимических и токсикологических наблюдений осуществлен учреждениями системы Федеральной службы России по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, в частности, Арктическим и Антарктическим научно-исследовательским институтом [123]. Сбор и анализ ихтиологической и биоокеанологической информации в восточной части Баренцева моря проводили, главным образом, Полярный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства

(преимущественно силами СевПИНРО) и Мурманский морской биологический институт.

Метеорологический режим Печорского моря формируется под влиянием сезонных особенностей циркуляции атмосферы. В осенне-зимний период происходит активизация циклонической деятельности, в результате зимой над Печорским морем преобладает западный перенос воздушных масс. В тыловой части циклонов развиваются потоки северо-западных направлений, достигающие иногда ураганной силы. В переднем секторе циклонов на Печорское море выносятся теплые и влажные воздушные массы, что приводит к возникновению часто меняющихся сильных ветров и значительных колебаний температуры. Весной зона низкого давления в восточной части Баренцева моря интенсивно заполняется. Летом, с разрушением Сибирского антициклона, над Баренцевым морем формируется устойчивый антициклон. Вследствие этого в Печорском море направление ветра принимает характер, обратный зимнему – преобладает слабый северо-восточный ветер. Устанавливается прохладная и пасмурная погода. Самые теплые летние месяцы – июль, август. Осенью устойчивость летней погоды нарушается и к ее концу начинает преобладать юго-западное направление ветра, скорость которого часто увеличивается до штормовой [16].

Природно-климатические условия Печорского, как и всего Баренцева моря, во много определяются не только его высокоширотным положением, но и отепляющим влиянием Северной Атлантики и воздушных масс, поступающих их умеренных широт. Их взаимодействие инициирует большую изменчивость метеорологических параметров в течение года.

Рельеф и глубины. Печорское море представляет собой мелководье с ровным и плоским дном. Элементы рельефа носят линейный характер и вытянуты по преобладающему простиранию пород на берегах в северо-западном направлении. Дно Печорского мелководья является продолжением обширной Печорской депрессии между Тиманским кряжем и Пай-Хоем. Считается, что оно является молодым образованием послегерцинского времени, когда эта область

прогибалась. В связи с тем, что Печорское море покрыто мощной толщей горизонтально залегающих осадочных пород, рельеф дна выровнен, глубины увеличиваются постепенно. Обширное прибрежное мелководье с глубинами до 50 и тянется широкой полосой до пролива Югорский Шар. Ширина этого мелководья от 175-200 км на меридиане о-в Колгуев до 70-100 км около о-ва Вайгач. Мелководный и узкий пролив Югорский Шар (глубина не более 23 м) представляет собой затопленную морем равнину. Пролив Карские Ворота шириной около 45 км и с глубинами 100-140 м имеет очень сложный рельеф дна.

Характерной особенностью Печорского моря является обилие прибрежно-аккумулятивных образований – песчаных отмелей, банок, кос, многие из которых частично обсыхают при малых водах. На бóльшей части моря его глубина не превышает 100 м, а на значительной акватории она менее 50 метров. Наибольшие глубины отмечены у побережья Новой Земли между 54 и 56° в.д. Здесь расположена максимальная глубина – 193 м. Все заливы и губы моря очень мелководны, даже в такой обширной губе как Печорская, наибольшие глубины не превышают 10-12 м. Средняя глубина моря - 60 м. Дно в пределах изобаты 20 м покрыто песком с примесью гравия и гальки. По мере увеличения глубины песок сменяется илистым песком и песчанистым илом. Песчанистый ил залегает также между о-в Долгий и материком у входа в Хайпудырскую губу [41].

Ледовый режим. Географического положение изучаемого региона, большая изрезанность береговой линии, малые глубина, значительный береговой сток, а также местные особенности гидрометеорологического режима приводят к тому, что ледовые условия в Печорском море довольно тяжелые. Ледообразование, как правило, начинается в устьях рек, вершинах губ и закрытых от моря бухтах, где сказывается сильное опресняющее влияние речного стока. К таким районам следует отнести Печорскую, Хайпудырскую и Варандейскую губы, устья рек Печоры, Индиги и др. В целом по региону в нормальные годы ледообразование начинается во второй половине октября, а в холодные – в

начале октября. В аномально теплые годы ледообразование наблюдается в ноябре-декабре. Зимой кромка льда в море распространяется с востока на запад, этот процесс продолжается до апреля. Максимум ледовитости отмечается в апреле. Вплоть до июля происходит отступление кромки льда на восток и его разрежение за счет вытаивания более тонких льдов. К июлю лед исчезает во всем Печорском море, однако целиком оно замерзает редко. Обычно около 1/4 его площади на западе остается свободной ото льда в течение всего года. Теплые атлантические воды служат барьером для льдов с севера.

В устьях рек и губах в процессе ледообразования устанавливается припай. В открытой части моря вдоль побережья его ширина незначительна, и лишь у о-в Долгий она может достигать нескольких десятков километров.

Через пролив Карские Ворота происходит ледообмен с Карским морем. По данным инструментальных наблюдений и в результате расчетов по специальным методикам установлены масштабы этого обмена – вынос льда из Печорского моря – 21,4 км^3/год намного превосходит принос – 4,6 км^3/год [71]. Таким образом, ледовый покров в регионе в основном местного (автохтонного) происхождения.

Течения и ветер. Динамика вод бассейна Печорского моря определяется системой течений, приливными и инерционными движениями, волновыми процессами на поверхности и в толще вод, вихревыми образованиями различных пространственно-временных масштабов. Система общей циркуляции формируется двумя потоками теплых и соленых вод атлантического происхождения – Канинским и Колгуево-Печорским, Беломорским и Печорским стоковыми течениями и выносом холодных вод из Карского моря течением Литке. В поверхностном слое осуществляется транзитный перенос баренцевоморских вод в Карское море. Печорское море принадлежит к морям приливного типа. Средняя величина прилива около 1,2 м. Наличие ледяного покрова приводит к уменьшению величины прилива и запаздыванию времени наступления полных и малых вод по сравнению с безледным периодом. Приливные

течения захватывают всю толщу вод, их скорость достигает 25-37 см/с. Скорость приливных течений в акватории Печорского моря колеблется в пределах от 25 до 75 см/с. Приливные течения, как и приливные колебания уровня, имеют полусуточный характер [76].

Квазипостоянные поверхностные течения формируются под влиянием горизонтальной неоднородности поля плотности вод и образует в Баренцевом море довольно устойчивую систему циркуляции. В то же время она подвержена межгодовой и, наиболее существенной, сезонной изменчивости. В рассматриваемом районе в безледный период года существенный вклад в перераспределение плотности верхнего 10-метрового слоя воды вносит пресный материковый сток [70].

В Печорском море развивается ветровое волнение, причем длина и период штормовых волн уменьшаются по мере продвижения с запада на восток. В отдельных прибрежных районах взаимодействие волн с сильными приливными или стоковыми течениями может привести к возникновению неупорядоченного волнения - толчеи. Плавучие льды, в основном, сглаживают форму волн, снимая вторичные элементы волнения на основной поверхности. Тем не менее, штормовое волнение в открытом море во льдах очень опасно из-за ударов льдин в борта плавучих средств и опоры стационарных сооружений. Повышение штормовой активности с востока на запад объясняется более высокой повторяемостью штормового ветра в западных районах и наличием ледяного покрова, ограничивающего разгоны штормового волнения, на востоке. Штормовые высоты волн осенью достигают 7-9 м. Из-за относительной мелководности Печорского моря ветровое волнение способствует переотложению донного осадочного материала. В сочетании с сильными течениями оно приводит к накоплению или размыву отдельных банок и отмелей, перемещению материала вдоль пляжей и изменению их формы [27].

Все указанное позволяет отнести Печорское море к водному объекту с весьма сложными природными условиями, требующему тщательного изучения и внимательного подхода к сохранению его экологического состояния.

Прозрачность воды. Прозрачность вод Печорского моря во многом зависит от поступления вод из Норвежско-Мурманской и Центральной областей Баренцева моря, сезонной изменчивости и интенсивности донных потоков, а также берегового стока. Активизация баренцевоморских вод в летний период (15 июля-15 сентября) выражается в увеличении прозрачности вод района. В центральной части Печорского моря относительная прозрачность повышается до 10-15 м. По мере приближения к берегам прозрачность воды постепенно убывает в связи со стоком береговых вод, воздействием приливно-отливных явлений и ветрового возмущения (волнения) на мелководье. Прозрачность воды в береговой зоне колеблется в пределах от 0,4 до 5,0 м. Минимальная прозрачность, т.е. максимальное содержание взвешенных веществ, наблюдается в прибрежной части Печорского моря от м. Канин Нос до пролива Югорский Шар, где оно составляет от 1,5 до 5 г/м^3. Материал от размыва берегов и, очевидно, дна на мелководье принимает значительно участие в составе взвешенных частиц морской воды [27].

В качестве показателей гидрохимических условий в юго-восточной части Баренцева моря приведены данные о содержании растворенного в воде кислорода и биогенных веществ (фосфатов и силикатов). Характеристика распределений гидрохимических показателей приводится ниже. Следует отметить, что имеющиеся показатели охватывают в основном весенне-летний период. Для зимнего периода количественных характеристик гидрохимического режима юго-восточной части Баренцева моря практически нет.

Соленость Печорского моря изменяется в течение года на всех горизонтах, но наибольшие ее изменения наблюдаются в поверхностном слое. Это обусловлено сочетанием таяния льдов с мощным притоком пресных вод суши. Вследствие этого воды Печорского моря более распреснены, чем воды собственно Баренцева моря, соленость которых близка к океанической.

Начиная с июня, юго-восточная часть Баренцева моря и особенно ее восточная половина находятся под влиянием двух указанных выше процессов:

материкового стока и ледотаяния. Объем пресного стока в Печорское море колеблется от 117 до 209 км^3 в год. При этом 80 % годового объема пресного стока вносит река Печора. В процессе ледотаяния в весенне-летний период в этом районе образуется примерно 20-25 км^3 солоноватых вод (при средней солености льда около 12) [28].

Зимой соленость моря достаточно велика – 32,5-33,0, так как в это время происходит интенсивное ледообразование, наибольшие значения солености наблюдаются в апреле – до 34. Распределение солености на поверхностном горизонте для июня-октября отражает распресняющее действие стока реки Печоры. Согласно кадастровым данным [28] в море выделяются три типа вод: солоноватых (с соленостью до 25), распресненных морских (с соленостью 25-30) и соленых морских (с соленостью больше 30), причем распространение зон солоноватых и распресненных морских вод от района Печорской губы, в которую впадает река Печора, происходит в северном и северо-западном направлениях. Максимум развития этих зон наблюдается в июле. Отмечается также, что распресняющее влияние речного стока во все месяцы в значительной мере сказывается на распределениях солености до 10 м. Сокращение зон солоноватых и распресненных морских вод происходит в августе-октябре и заканчивается в ноябре к началу ледообразования полным исчезновением в Печорском море солоноватых вод.

Температура воды. Основной причиной изменчивости и сезонного хода температуры воды в весенне-летний период в слое 0-25 м является радиационный прогрев. Некоторое влияние на формирование термических условий на поверхностном горизонте Печорского моря оказывает тепловой сток реки Печоры. В глубинных слоях основную роль в формировании температурного режима играет адвекция тепла при поступлении баренцевоморских вод в Печорское море с запада.

Максимальная температура в поверхностных слоях наблюдается в августе, в глубинных слоях в сентябре-октябре. В наиболее теплом месяце – августе – в Печорском море поверхностный слой воды прогревается до 10-12°C,

хотя в отдельных случаях температура воды может достигать гораздо бóльших значений. В наиболее холодном месяце – апреле – температура воды в Печорском море от поверхности до дна, как правило, отрицательная.

Изменение температуры с глубиной в Печорском море имеет ярко выраженный сезонный характер, зимой температура всей толщи воды отрицательная, наблюдается гомотермия от поверхности до дна, вызванная сильно развитой конвекцией. Температурный минимум наступает в апреле. Весной, начиная с мая, происходит интенсивный прогрев поверхностного слоя воды (10-12 м) и уменьшение количества льда. В связи с этим распределение температуры начинает принимать летний вид, когда самые высокие значения отмечаются на поверхности, но ниже 10-метрового горизонта конвекция еще не распространилась, и там наблюдаются еще зимние температуры [77].

Согласно данным, приводимым в работе И.В. Ковалева [46], влияние радиационного прогрева и сток теплых речных вод с материка в летний период во многом определяет термические свойства и стратификацию вод моря. Так, летом на протяжении всего наблюдаемого периода температура воды была выше, чем осенью. Максимальная средняя температура воды летних месяцев зафиксирована в 2005 г. и составляла 8,6 °С, а минимальная – 4,4 °С в 2003 г., причем прогреваемый слой распространялся по всей водной толще исследуемого района. Наименьшая температура водной толщи (2,2 °С) зарегистрирована в ноябре 2005 г., что, по мнению автора, обусловлено ранним становлением ледового покрова [46].

Первый определитель рыб в Баренцевом море составлен Н.М. Книповичем в 1926 г., о нем говорит Л.А. Зенкевич [38]. Авторы описывают 114 видов рыб. По мере продвижения на восток, видовое разнообразие быстро сокращается, достигая половины указанного количества. А.П. Андрияшев в своей монографии [3] отмечает уже 149 видов рыб. По данным, полученным в последние десятилетия принято считать, что в Баренцевом море обитает 207 видов. Наибольший интерес для промысла представляют 25-30 видов, основные из них – атлантическая треска (ежегодный вылов, в среднем около 500 тыс. т),

пикша (вылов, в среднем более 100 тыс. т), сайда (вылов, в среднем около 150 тыс. т), путассу (вылов, в среднем около 200 тыс. т), морские окуни (суммарный вылов двух видов, в среднем около 31 тыс. т), зубатки (суммарный вылов трех видов, в среднем около 30 тыс. т), черный палтус (вылов, в среднем около 15 тыс. т), морская камбала (вылов, в среднем около 3 тыс. т), мойва (вылов, около 250 тыс. т) [33].

2.3 Юго-западная часть Карского моря

Карское море – одно из окраинных морей Северного Ледовитого океана, расположено к востоку от архипелага Новая Земля. Его южной границей является материковый берег от м. Белый Нос на западе до берега Прончищева на востоке. Западная граница, отделяющая Карское море от Баренцева, проходит от м. Белый Нос по западному входу пролива Югорский Шар, восточным берегам о-вов Вайгач и Новая Земля, проливам Карские Ворота и Маточкин Шар, а далее от м. Желания к м. Кользат на о-ве Греэм-Белл [122]. Протяженность моря с запада на восток 1500 км, с юга на север – более 1000 км [29].

Материковый берег моря сильно расчленен. Крупнейшие заливы (Байдарацкая, Гыданская, Обская губы и Енисейский залив) глубоко врезаны в сушу. Рельеф дна этого водоема разнообразен. Его южная и восточная части мелководны (Баренцево-Карский шельф). Около 40 % его площади имеют глубины менее 50 м и только 2 % площади с глубинами более 500 м [87].

Карское море сообщается с Баренцевым морем проливами Югорский Шар (между континентальным берегом и о-вом Вайгач), Карские Ворота (между о-вами Вайгач и Южный архипелага Новая Земля) и Маточкин Шар (между Южным и Северным о-вами Новой Земли). В северной части моря сообщаются широким проходом между архипелагами Новая Земля и Земля Франца-Иосифа. В диссертации описаны результаты исследований, полученных в юго-западной части Карского моря от пролива Югорский Шар на западе до о-в Белый (северная оконечность п-ова Ямал) на востоке (Рисунок 9).

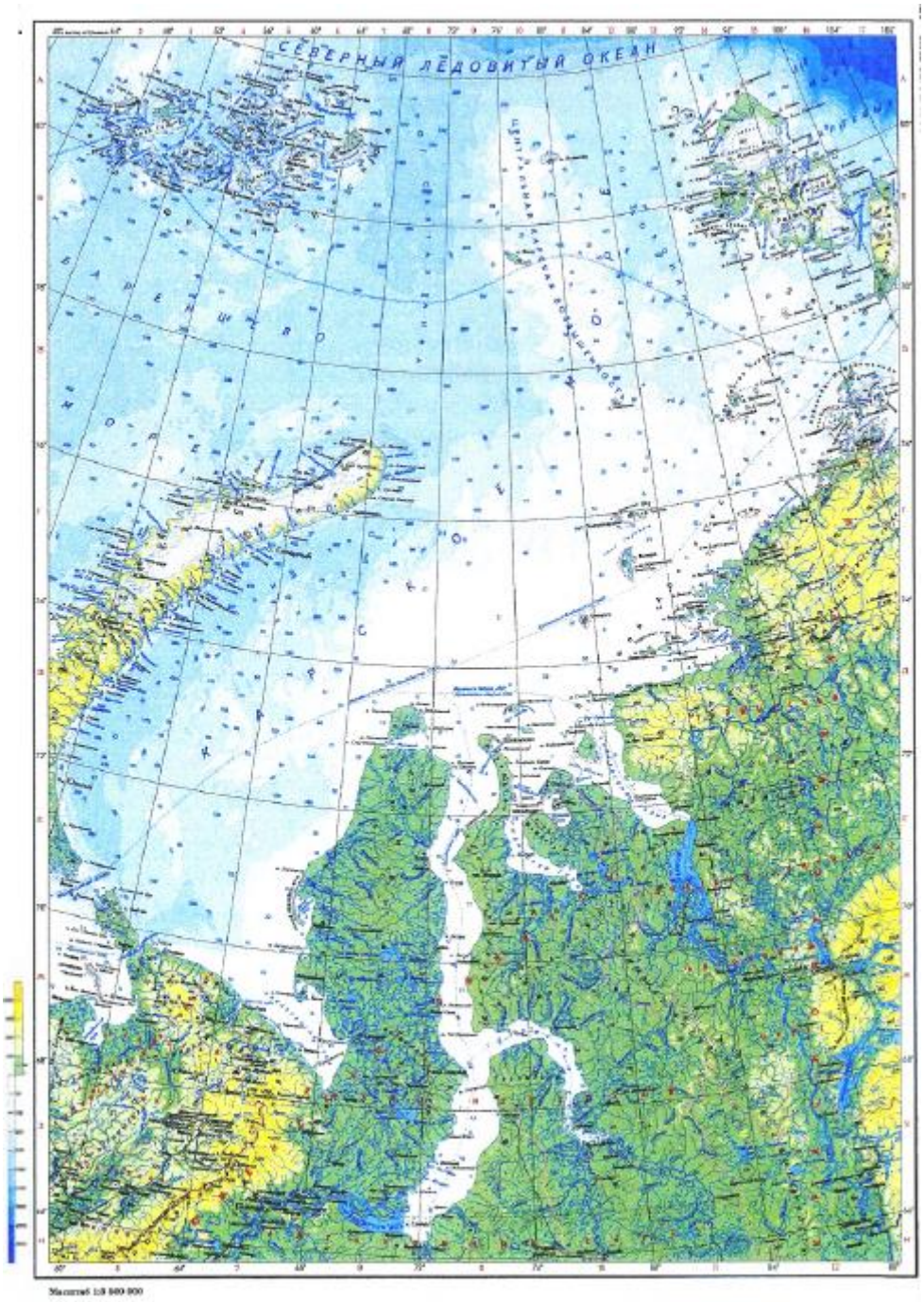


Рисунок 9 - Карское море [7 Фукс и др., 2018]

Изучением Карского моря ученые начали заниматься еще в конце XIX в. В советское время пик изучения Карского моря пришелся на 20-30-е годы XX в., затем, после длительного перерыва, исследования возобновились в конце 60-х-начале 70-х годов [78].

Комплексное изучение Карского моря учеными ПИНРО началось еще в 20-е годы XX в. и продолжается по настоящее время. Количество станций, вы-

полненное в периоды работ ПИНРО в Карском море и обобщенное по десятилетиям, уступает лишь объему информации, полученной в 30-е годы XX в. и опубликованной в атласе Мирового океана [122, 202].

Метеорологические условия. Карское море лежит за полярным кругом, климат его арктический, хотя приток относительно теплых вод атлантического происхождения из Баренцева моря несколько смягчает условия. Воздействие Атлантического океана ослабляется тем обстоятельством, что на пути распространения теплых атлантических вод и воздушных масс находятся высокогорные о-ва Новой Земли общей протяженностью с севера на юг более 425 миль (780 км), поэтому климат Карского моря значительно более суровый, чем климат Баренцева моря. Совокупность климатических факторов создает сравнительно мягкий климат в юго-западной части моря [122].

Ледовые условия. Карское море замерзает ежегодно, большую часть года оно подо льдом. Образование льда на юго-западе акватории - в третьей декаде октября. Весеннее разрушение ледового покрова за счет солнечной радиации начинается с таяния снега в мае, еще до перехода температуры воздуха к положительным значениям. В июне таяние льда происходит более интенсивно, а в июле скорость таяния по сравнению с июнем увеличивается в 3-4 раза. В юго-западной части моря лед обычно исчезает во второй половине августа [52].

Циркуляция вод. Океанографический режим Карского моря формируется под влиянием водообмена с Центральным Арктическим бассейном и морями Баренцево и Лаптевых, а также стока пресных речных вод. Теплые баренцевоморские воды, проникая в западную часть Карского моря через проливы Карские Ворота и Югорский Шар, а также огибая м. Желания, способствуют повышению температуры и солености воды, а водообмен с центральным Арктическим бассейном и морем Лаптевых ведет к их понижению. Для арктических проливов, например, пролив Югорский Шар, характерно такое явление, как «ледовая река» - нестационарный струйный поток у ледяного массива, дрейфующего со скоростью сплоченного, мелкобитого и тертого льда [12].

По различным данным [32, 89, 94], через пролив Югорский Шар поступает 400 км^3/год баренцевоморской воды, через пролив Карские Ворота - 1240 км^3/год и через проход между Новой Землей и Землей Франца-Иосифа -17100 км^3/год.

Согласно современным данным [6, 52], в Карском море существует относительно устойчивая система течений.

Большое влияние на скорость и направление течений в Карском море оказывает ветровой режим. При устойчивых ветрах со скоростью 10 м/с и более возникают дрейфовые течения, которые могут в значительной степени изменять «традиционную» направленность постоянных течений. Так, в юго-западной части моря при большой повторяемости ветров северо-западных румбов преобладают течения, направленные на юго-запад, при северо-восточных ветрах – на северо-запад [52].

Температура и соленость. Водные массы Карского моря сильно выхоложены и расслоены. Большая часть их толщи в течение всего года имеет температуру ниже минус 1 °С. С ноября по май море покрыто льдом. В зимний период температура воды в подледном слое близка к температуре ее замерзания при данной солености и колеблется от минус 1 °С в Обь-Енисейском районе до минус 1,9 °С в северо-западной части моря [60, 141].

В летний период вертикальная структура температуры в западной части моря представлена верхним прогретым слоем, слоем подповерхностного минимума и слоем вод атлантического происхождения. Вертикальное распределение солености характеризуется ее значительным повышением до глубин 20-30 м и дальнейшим плавным повышением до придонных горизонтов.

Температура поверхностных вод среди льдов обычно лишь немного превышает температуру замерзания, а в освободившихся ото льда районах юго-западной части моря в наиболее теплые месяцы достигает 4-5 °С, на севере – 0-1 °С. В юго-западной части моря соленость поверхностных вод колеблется от 20 до 25, возрастая к южным проливам до 30-31. В сентябре начинается

охлаждение вод Карского моря, распространяющееся от северных и восточных границ моря на юг и запад. В южной и юго-западной частях моря от августа к сентябрю температура поверхностного слоя обычно понижается в среднем на 1°С, а соленость вследствие сокращения пресного стока (особенно на участках, прилегающих к устьям сибирских рек) повышается на 3-5. Соленость в юго-западной части моря, благодаря более раннему освобождению акватории ото льда и влиянию соленых баренцевоморских вод, выше нормы на 2-3, а в районе к западу от о-ва Белый, из-за усиленного пресного стока реки Обь, ниже ее на 5-10. От года к году температура и соленость в слое ниже 20-30 м на большей части юго-западной части моря не меняются, за исключением районов, прилегающих к проливам Карские Ворота и Югорский Шар и к востоку от м. Желания [122].

Средняя прозрачность в юго-западной части моря 10-15 м, в районе выноса более пресных вод – 4-5 м.

Таким образом, климат Карского моря более суровый, чем в Баренцевом море. В связи с тем, что большую часть года море покрыто льдом, возможность навигации и вероятного промысла ограничивается здесь двумя-тремя летнее-осенними месяцами.

Обычно низкая придонная температура в юго-западной части моря, большей частью составляющая минус 1 °С и ниже, а также замкнутый характер циркуляции вод не способствуют разнообразию донного сообщества этого Карского моря. Однако, в аномально теплые годы, на участках, находящихся под влиянием относительно теплых баренцевоморских вод, могут создаваться благоприятные условия для заходов в Карское море ценных промысловых видов рыб и формирования здесь их промысловых скоплений [122]. Эта гипотеза подтверждена исследованиями последних 5-ти лет. В Карском море чаще стали встречаться в уловах атлантическая треска, пикша, краб-опилио. Сайка и навага смещает ареалы распространения на восток, т.е. в Карское море.

По данным С.Ф. Тимофеева в Карском море насчитывается 66 таксонов

зоопланктона, из них 29 видов копепод [90]. Большое значение в видовом разнообразии играет принос планктона из Баренцева моря течением Гольфстрим. Численность мезопланктона, например, в 2007 г. не превышала 335 экз/м^3. Основная массовая доля приходится на *Calanus*. Макропланктон достигал значения 180 экз/м^3 [122].

Исследование ихтиофауны Карского моря начались в конце XIX века. На конец столетия в список состоял из 11 видов рыб [122]. В середине XX века В.К. Есипов описывает 62 вида [35]. С учетом фактических исследований и литературных данных в Карском море встречаются около 70 видов рыб [122]. Основные промысловые виды сайка и навага, часто встречаются в уловах мойва, полярная камбала, азиатская корюшка, чёшско-печорская сельдь. Основные промысловые виды Баренцева моря встречаются единично. В отдельные годы чёшско-печорская сельдь, мойва, сайка могут создавать промысловые скопления [81].

3 БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛЯРНОЙ КАМБАЛЫ

3.1 Состояние изученности

В работе представлены современные данные о биологии полярной камбалы в Белом, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей.

Полярная камбала наиболее изучена в Белом море. Есть несколько работ по юго-восточной части Баренцева моря, в юго-западной части Карского моря ввиду удаленности и труднодоступности, исследования имели эпизодический характер, в XXI веке ситуация изменяется в связи с расширением работ в Арктике.

В XX веке изучением камбаловых в Белом и Баренцевом морях занимались Е.К. Суворов, В.К. Есипов, А.Л. Булычева и другие [19, 34, 85]. В монографии А.П. Андрияшева [3] обобщены накопленные данные по биологии камбал Северной части России за первую половину XX века. В работах А.П. Николаева [61] и Д.А. Шубникова и др. [121] наиболее широко раскрыта биология полярной камбалы. Похожих развернутых исследований в последующие годы не проводилось. Размножение и питание достаточно подробно описаны К.А. Алтуховым, [1]. Биология северо-восточных районов Белого моря описана Е.А. Кобелевым [44], Г.В. Фуксом [99]. Современные данные по биологии полярной камбалы отражены в работах А.С. Шерсткова [114, 116, 117], С.А. Пономарева [69], А.В. Семушина, Г.В. Фукс [82], А.В. Семушина [83], Г.В. Фукса [96, 97, 98].

Изучением полярной камбалы в юго-восточной части Баренцева моря занимались Бараненкова [9], Е.А. Кобелев [42, 45], Г.В. Фукс [101]. В Карском море: В.К. Есипов [35], А.В. Семушин [81], Г.В. Фукс [7, 105].

3.2 Общая характеристика биологии

На Белом море – морской, донный, преимущественно арктический, цир-

кумполярный вид [4]. Няшная камбала, названная так за предпочтение илистых грунтов - няши, имеет несколько цветовых вариаций (Рисунок 10). Боковая линия почти прямая. Глазная сторона тела бурая или темнооливковая, с более темными расплывчатыми пятнами, иногда сливающимися в широкие узорчатые перетяжки [Г.В. Фукс, 2015, 82, 83]. На непарных плавниках разбросаны мелкие и крупные пятна, которые хорошо выражены у экземпляров Белого моря, акватории о-ва Колгуев, но в Обской губе, по данным Есипова [34], тело и плавники лишены темных пятен. Слабо развиты пятна и у экземпляров из Карской губы. Слепая сторона тела обычно белая, реже с темными пятнами. Длина до 25 см, как исключение – до 35 см [3, 34]. 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.

Рисунок 10 - Полярная камбала *Liopsetta glacialis* [Pallas, 1776] [196]

Зоологическая длина полярной камбалы незначительно отличается по участкам сбора материала в трех исследуемых морях, в таблице 2 показаны осредненные данные по всем орудиям лова.

Таблица 2 - Длина полярной камбалы на исследуемых акваториях, см

Море	Самки			Самцы		
	мин	макс	средняя	мин	макс	средняя
Белое	4,6	31,6	16,4	5,8	24,5	12,5
Юго-восточная часть Баренцева	3,7	30,5	17,5	3,5	22,7	12,6
Юго-западная часть Карского	4,5	29,2	16,8	4,7	24,7	12,5

Несмотря на почти одинаковую среднюю длину, в пределах одного моря, этот показатель по заливам и губам может существенно отличаться, пример представлен в таблице 3.

Таблица 3 - Средние длины полярной камбалы (см) в различных районах Белого моря

Пол	Район Белого моря				
	Кандалакшский залив	Онежский залив	Двинский залив	Мезенский залив	Воронка Белого моря
Самки	17,8	15,6	18,9	19,0	20,6
Самцы	15,5	12,0	14,7	14,7	13,7

Полярная камбала обитает от Белого до Охотского моря [3]. Это один из самых мелководных и холодноводных видов камбал; в летнее время откармливается на прибрежных мелководьях, на зиму откочевывает на меньшие глубины, чем другие виды камбал, проводя значительную часть года при отрицательных придонных температурах и в сильно опресненных прибрежных и приустьевых водах; входит в реки [3, 10, 64]. Зарывается в грунт, подстерегая добычу (мелких рыб), а также в том случае, если остается в лагунах на литорали в период отлива [3, 114].

Чешуя у самцов, в основном, ктеноидная по обе стороны от тела, но в брюшной области слепой стороны может быть циклоидной. У самок почти вся циклоидная или скорее слабо ктеноидная; голова, как правило, совершенно голая [62, 179].

А.П. Николаев [61] отмечает, что локальных стад в разных участках Онежского залива не образует и обычно не выходит за пределы губ, в которых обитает. Д.А. Шубников [121] на основании различий темпов роста полярной камбалы разных участков Кандалакшского залива, высказывает противоположное мнение, говоря о том, что полярная камбала образует узко локализованные группировки, имеющие разные биологические показатели, это отличие ярко выражено в темпе линейного роста. А.С. Шерстков отмечает на незначительные различия темпов роста в Онежском заливе и выделить локальные группировки по темпу роста не представляется возможным [114]. Однако, А.В.

Семушин [82] говорит о более высоких средних биологических показателях в траловых уловах по сравнению с прибрежными. По данным автора [108] в Онежском и Двинском заливах математически доказано существование, как минимум двух зон с разными темпами роста – морской и прибрежной.

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 [107].

Питается полярная камбала, в основном, мелкими двустворчатыми моллюсками (*Tellina, Cythodaria*), прибрежными ракообразными (*Mesidothea, Pontaporeia. Gammarus* и др.), гефиреями (*Halicriptus*), полихетами и другими мелкими донными беспозвоночными [3, 69], червями и мелкой рыбой [34], в период нереста сельди, корюшки и других видов рыб, активно питается икрой (Г.В. Фукс, 2013) [97].

Половозрелости достигает, начиная с 2-4-летнего возраста. Плодовитость небольшая, около 50-200 тыс. икринок диаметром 1,0-1,5 мм. Нерест в Белом море, Карской губе и на Дальнем Востоке в январе-марте подо льдом [3].

Пигментация (Рисунок 11) брюшной части тела рыб в юго-западной части Карского и юго-восточной части Баренцева моря встречается единично (менее 1 % от общего количества особей). В Белом море пигментация в среднем составила около 1 %, в Онежском заливе в отдельные годы в некоторых районах (р. Колежма) количество пигментированных особей может доходить до 46 % [82]. Левоглазые особи встречаются крайне редко, примерно 1 на 1000 экз. В юго-западной части Карского моря такие особи не отмечены.

Рисунок 11 - Примеры пигментация вентральной стороны тела у полярной камбалы

Хозяйственное значение полярной камбалы не велико, совокупный официальный вылов по трем морям за последнее десятилетие не превышает 6 т в год. В водоемах Северного рыбохозяйственного бассейна ее специализированный промысел не ведется, в то же время полярная камбала является одним из важнейших второстепенных объектов рыболовства, постоянно присутствующим в приловах, и прежде всего при осуществлении традиционных видов жизнедеятельности коренных и малочисленных народов Севера (КМНС), живущих на побережье Белого и Баренцева морей. При разработке прогноза состояния запаса полярной камбалы его точность будет определяться наличием достоверных данных о популяционной структуре вида в целом или экологических особенностях его определенной части.

3.3 Размерно-возрастная структура

Размерно-возрастная структура полярной камбалы Белого моря рассмотрена в ряде публикаций [61, 98, 99, 116, 121], наиболее полно, с учетом новейших исследований, этот вопрос освещен в работе А.В. Семушина [82], юго-восточной части Баренцева моря [43, 45, 85], по юго-западной части Карского моря [81, 105].

Самки полярной камбалы крупнее самцов, они достигают значительно большей длины и возраста, это характерно для рыбы во всех исследуемых акваториях [45, 82].

Статистическая обработка данных подтвердила достоверные различия для уровня значимости $\alpha=0,05$ в длине тела особей полярной камбалы для всех возрастных групп во всех исследованных районах.

3.3.1 Белое море

Диапазон размерно-возрастного состава особей в Белом море представлен в таблице 4.

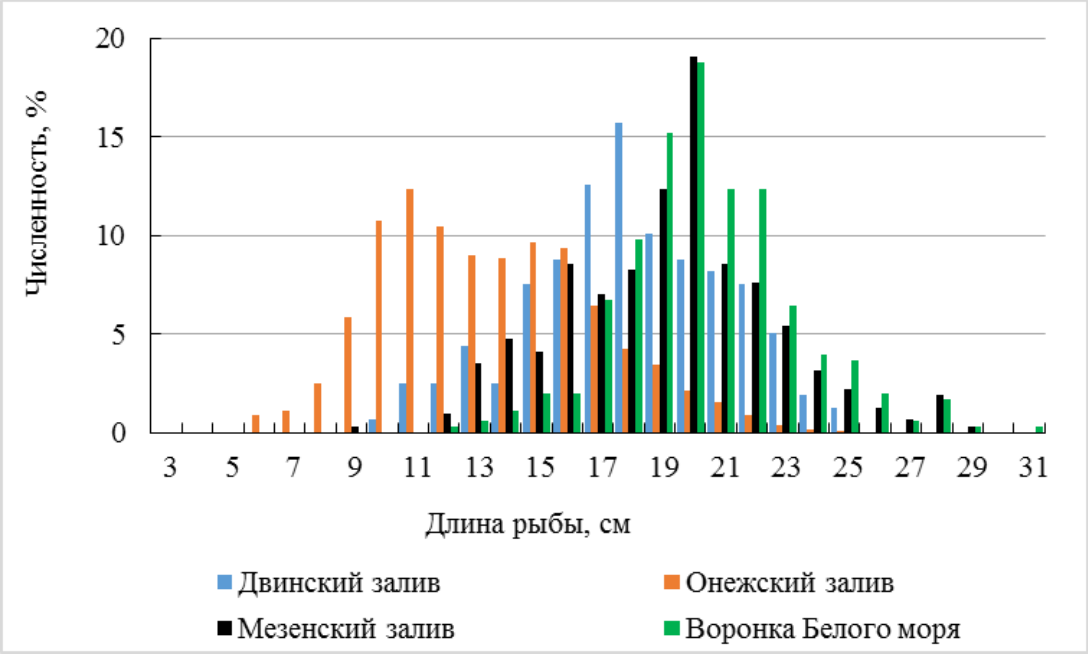
Таблица 4 - Диапазон показателей размерно-возрастного состава полярной камбалы по районам Белого моря

Район моря	Размерный ряд, см						Возрастной состав, лет					
	Мин.		Макс.		Доминантная группа		Мин.		Макс.		Доми-нантная группа	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Кандалакшский залив	7	8	27	19	22	15	1	2	7	5	3	2-3
Бассейн Белого моря	17	-	29	-	-	-	1	-	7	-	-	-
Онежский залив	5	3	26	23	-	9-10	1	1	15	15	3-4	2-4
Двинский залив	10	7	25	21	17-18	12-16	1	1	10	13	3-5	3-5
Мезенский залив	9	9	29	27	20	13	2	2	20	16	-	5-6
Воронка Белого моря	12	11	31	23	19-20	13-15	4	2	22	20	8	5-6

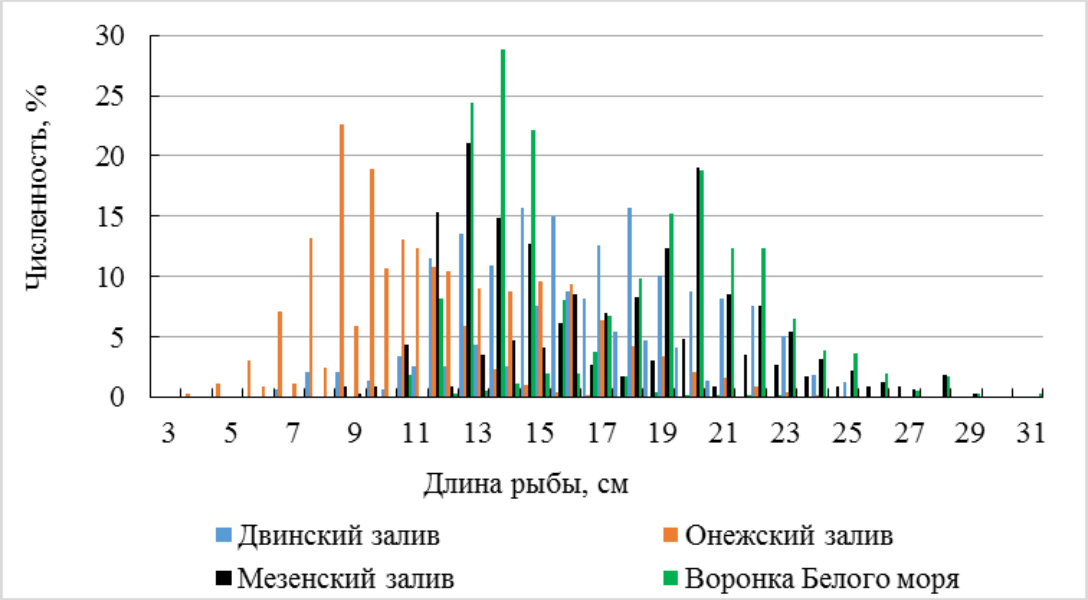
В результате сравнения размерных рядов у самцов и самок по районам, хорошо видно, что увеличение модальных размеров рыбы происходит в восточном направлении от Онежского залива к Воронке Белого моря (Рисунок 12).

Размерно-возрастной состав полярной камбалы Белого моря по районам показан на Рисунок 14, не отражены данные по Бассейну Белого моря и Кандалакшскому заливу, ввиду небольших выборок. Размерный ряд представлен особями 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, у самок – 17-22 см, за исключением Онежского залива – 8-11 и 10-12 см соответственно. Это смещение связано с большим количеством молоди в выборке.

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 (Рисунок 14), в восточных районах средний возраст полярной камбалы больше на 3-4 года у обоих полов.



самки



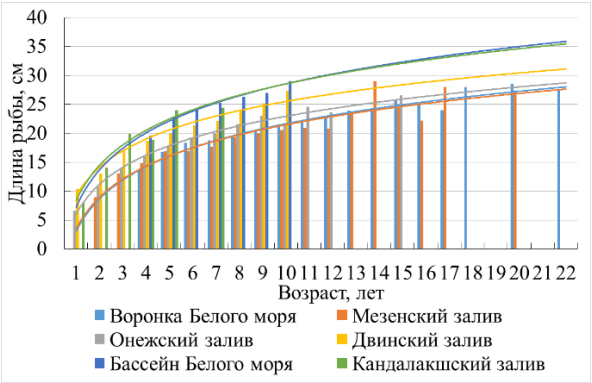
самцы

Рисунок 12 - Размерная структура уловов полярной камбалы Белого моря

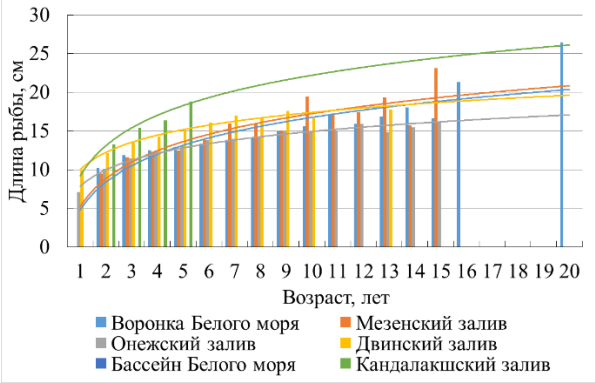
В ходе проведения исследований построены гистограммы, отражающие среднюю длину рыбы в определенный возраст и кривые роста. По темпу роста для самок исследованные районы располагаются в следующем порядке снижения: Кандалакшский залив – Бассейн Белого моря – Двинский залив – Онежский залив – Мезенский залив – Воронка Белого моря. Причем в

Кандалакшском заливе и Бассейне Белого моря, а также в Мезенском заливе и Воронке Белого моря темп роста практически одинаков, о чем можно судить по аппроксимированным кривым роста. У самцов полярной камбалы наблюдается несколько иная картина. Самый высокий темп роста также в Кандалакшском заливе, в Бассейне Белого моря самцы не пойманы, далее Мезенский залив и Воронка Белого моря – Двинский залив – Онежский залив. В возрасте 10-11 лет в Двинском заливе и 4-5 в Онежском заливе происходит замедление скорости роста (Рисунок 13).

Вероятно, это связано с отсутствием репрезентативных данных, а также данных по крупным половозрелым рыбам, у которых половой диморфизм по темпу роста выражен наиболее отчётливо.



самки



самцы

Рисунок 13 - Темп роста полярной камбалы в Белом море

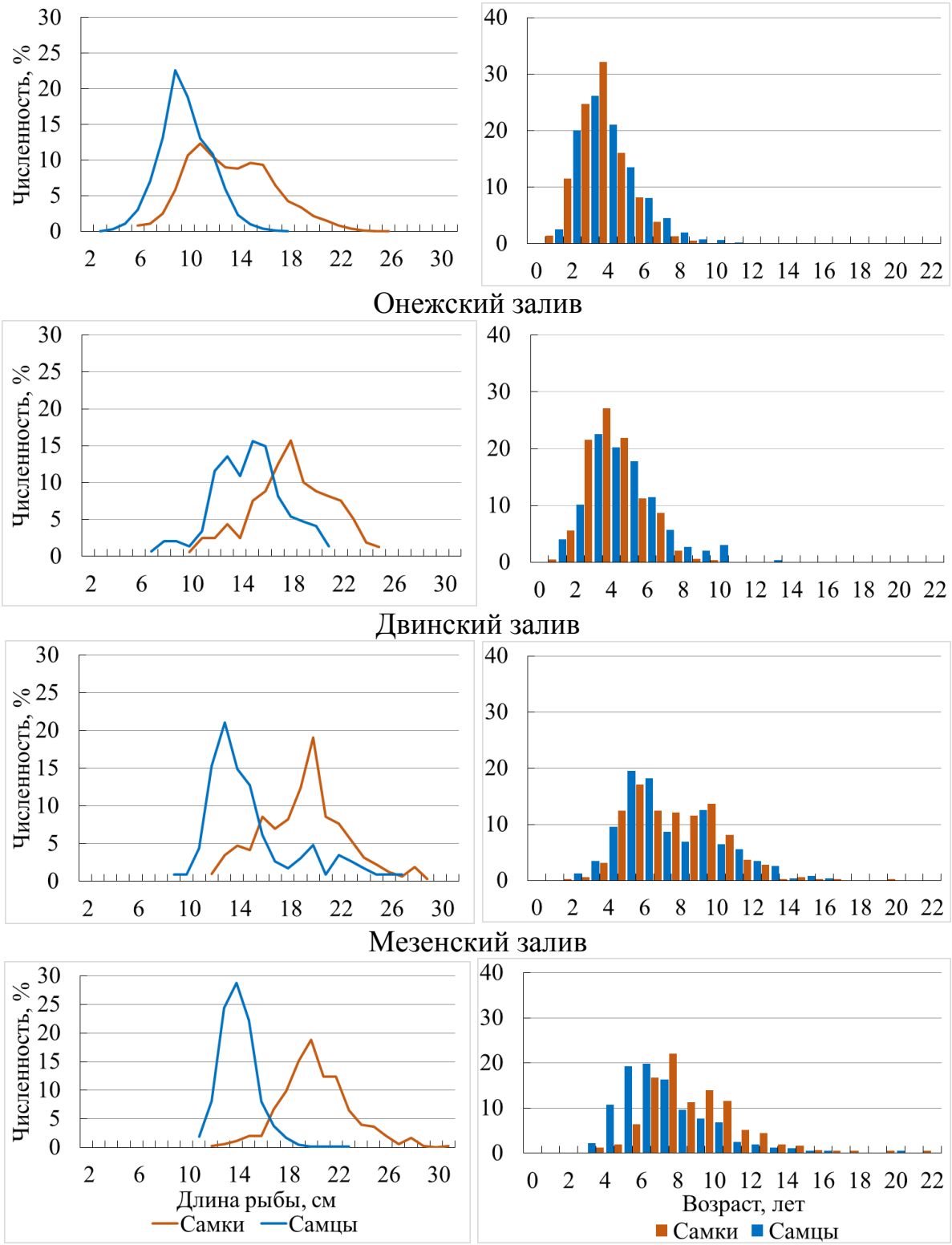


Рисунок 14 - Размерно-возрастная структура полярной камбалы в различных районах Белого моря

3.3.2 Юго-восточная часть Баренцева моря

Размерно-возрастной состав особей в юго-восточной части Баренцева моря представлен в таблице 5. 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 (Рисунок 16).

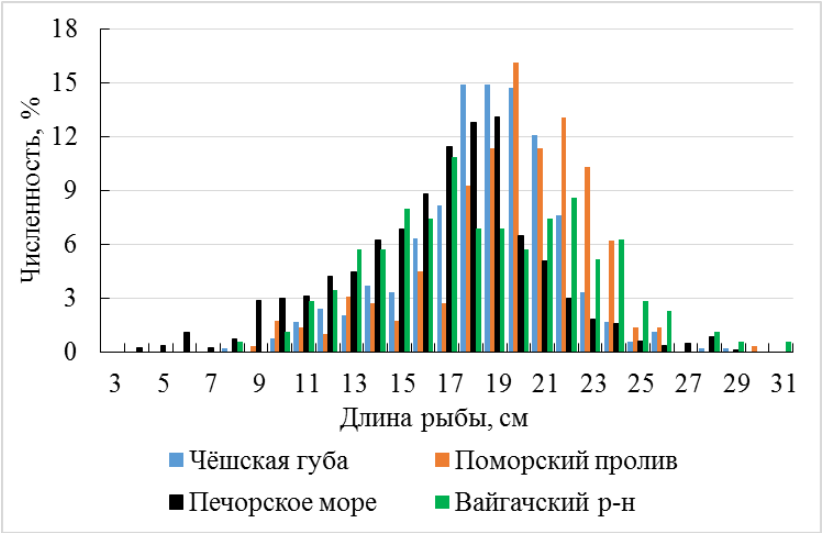
Таблица 5 - Диапазон показателей размерно-возрастного состава полярной камбалы по районам юго-восточной части Баренцева моря

Район моря	Размерный ряд, см						Возрастной состав, лет					
	мин		макс		Доминантная группа		мин		макс		Доминантная группа	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Чёшская губа	8	8	29	23	18-20	12-13	2	2	26	15	8-10	4-6
Поморский пролив	9	9	30	22	20	14	3	2	17	14	7-10	7
Печорское море	4	4	29	21	18-19	13-15	1	1	28	18	5-6	4-6
Вайгачский р-н	8	8	31	22	13-15	17	3	2	19	16	6	5

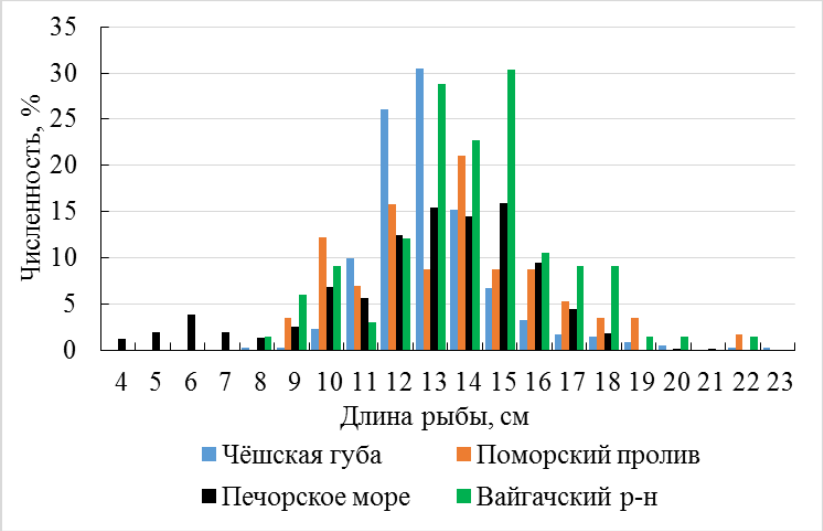
Закономерности в изменении средних размеров полярной камбалы по районам не выявлено. Модальная группа у самцов составляет 12-15, у самок – 17-22 см (Рисунок 15).

Возрастной состав представлен особями 1-28 лет. Выборки из Чёшской губы и Поморского пролива сходны между собой, модальная группа самцов смещена в меньшую сторону. В Печорском море и Вайгачском районе распределение доминантных групп обоих полов равномернее (Рисунок 16). В расчет не брались два экземпляра полярной камбалы с возрастом 26 и 28 лет, в связи с разрывом от основной группы особей на 7 лет и возможным искажением результатов математической обработки.

Средний возраст самок полярной камбалы составляет 7-9 лет, самцов – 6-7 лет в исследованных районах моря.



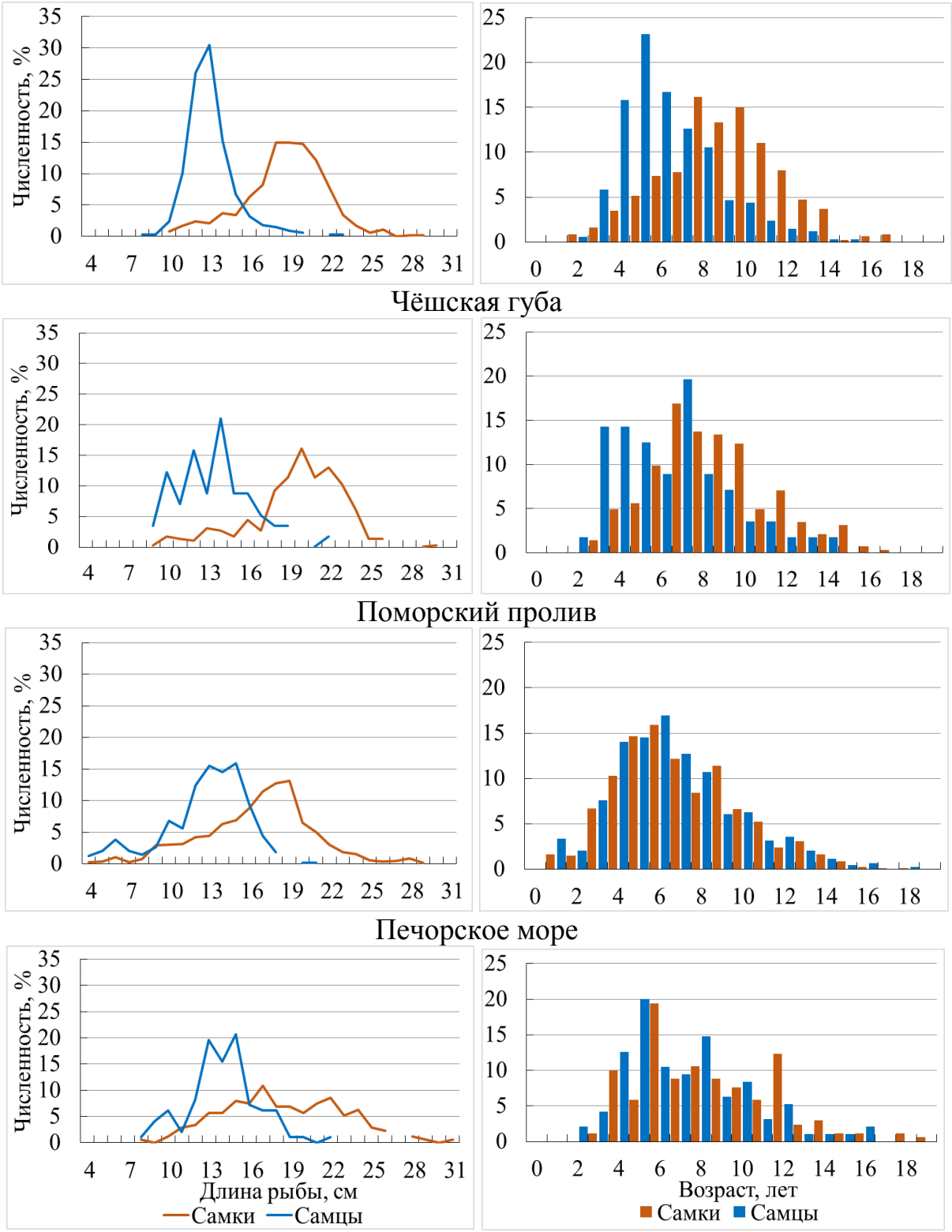
самки



самцы

Рисунок 15 - Размерная структура уловов популяции полярной камбалы юго-восточной части Баренцева моря

По темпу роста самок исследованные районы располагаются в следующем порядке снижения: Чёшская губа – Поморский пролив – Печорское море – Вайгачский район. Причем, в возрасте 4-7 лет происходит перекрещивание по всем районам и темп роста старшевозрастных групп зеркально отображает младшие возрастные группы). У самцов перехлестов не выявлено, темп роста практически одинаков и отображается в порядке снижения: Вайгачский район – Поморский пролив – Чёшская губа – Печорское море, о чем можно судить по аппроксимированным кривым роста (Рисунок 17).



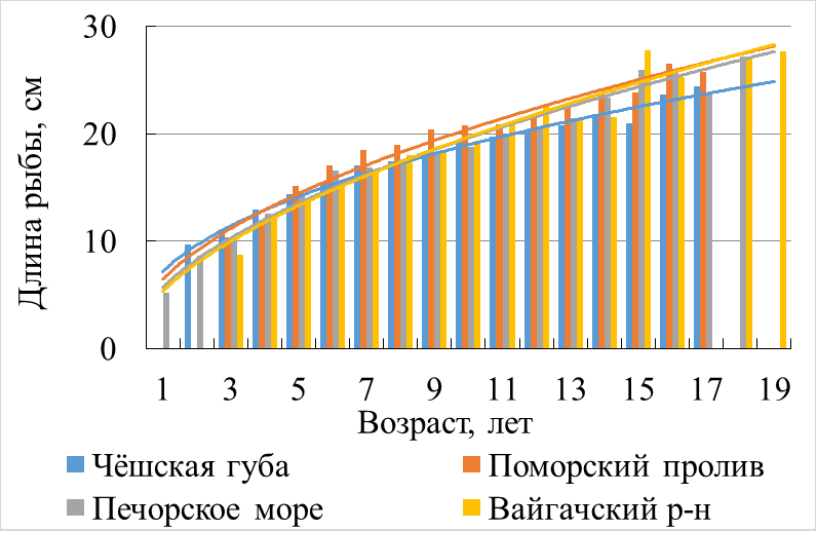
Чёшская губа

Поморский пролив

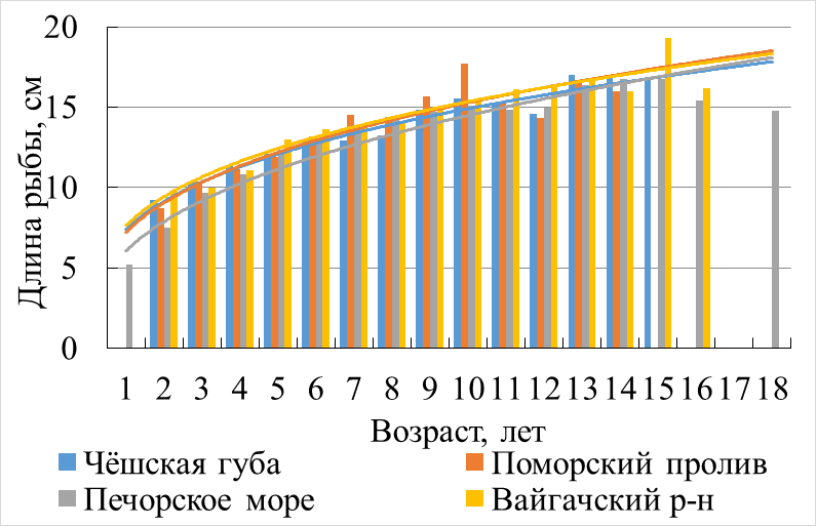
Печорское море

Вайгачский район

Рисунок 16 - Размерно-возрастная структура полярной камбалы в различных районах юго-восточной части Баренцева моря



самки



самцы

Рисунок 17 - Темп роста полярной камбалы в юго-восточной части Баренцева моря

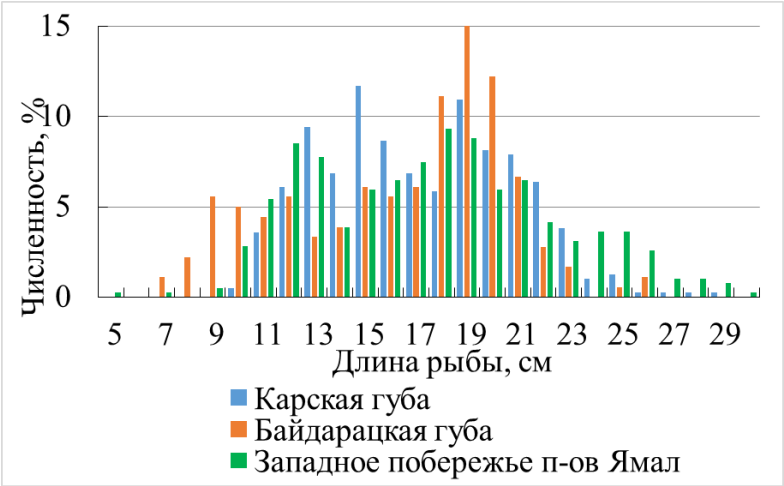
3.3.3 Юго-западная часть Карского моря

Размерный ряд представлен особями 5-30 см (Рисунок 19). 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. Самцы в Байдарацкой губе несколько мельче (модальная группа – 9-10 см), чем в других исследованных районах моря (Рисунок 18).

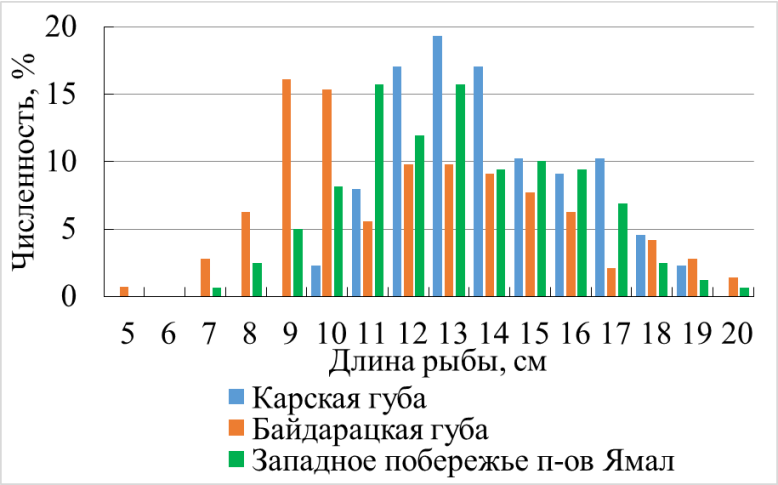
Размерно-возрастной состав особей в юго-западной части Карского моря представлен в таблице 6.

Таблица 6 - Диапазон показателей размерно-возрастного состава полярной камбалы по районам юго-западной части Карского моря

Район моря	Размерный ряд, см						Возрастной состав, лет					
	мин		макс		Доминантная группа		мин		макс		Доминант-ная группа	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Карская губа	10	10	29	19	-	12-14	2	3	23	15	4-5	4-5
Байдарацкая губа	7	5	26	20	18-20	9-10	2	1	14	14	7-8	3-4
Западное побере-жье п-ова Ямал	5	7	30	20	-	11-13	1	2	21	13	-	4



самки



самцы

Рисунок 18 - Размерная структура уловов популяции полярной камбалы юго-западной части Карского моря

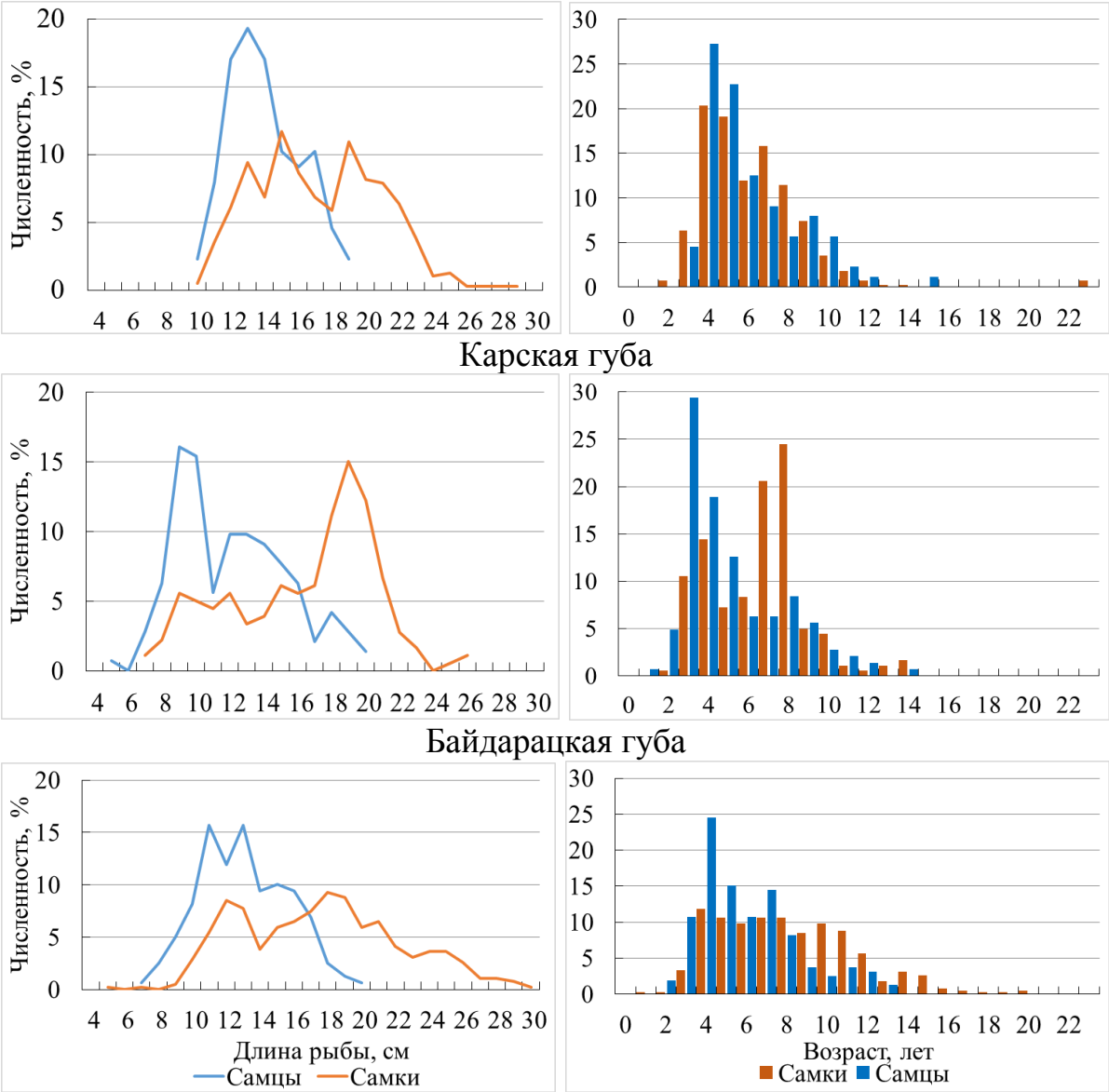
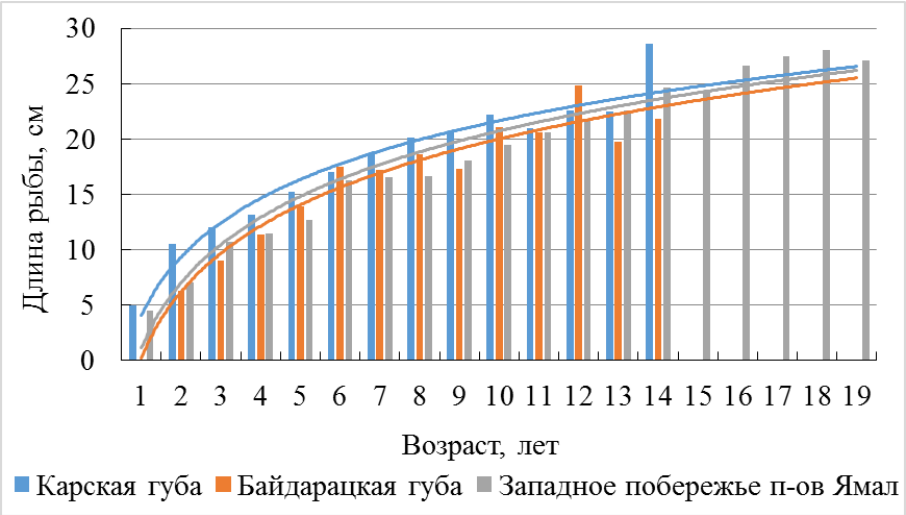
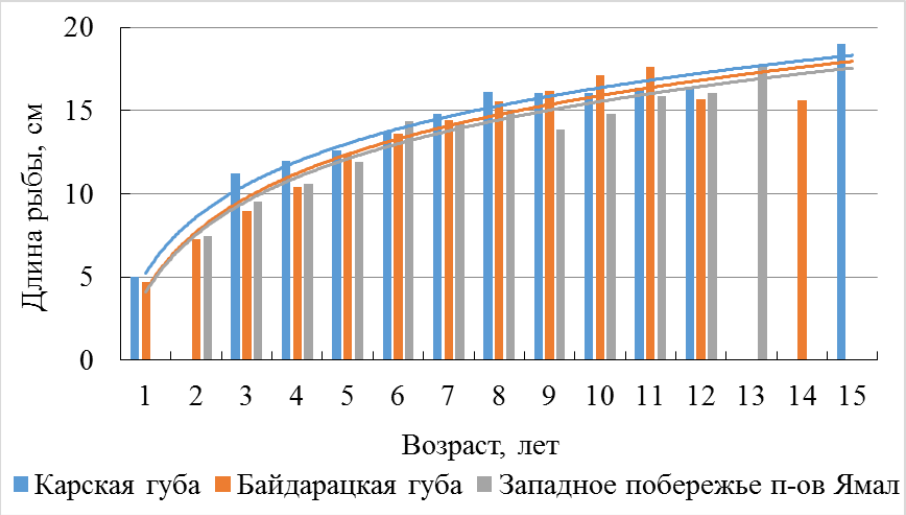


Рисунок 19 - Размерно-возрастная структура полярной камбалы в различных районах юго-западной части Карского моря

Возрастной состав представлен особями 1-23 лет. Самцы и самки из Карской губы имеют 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 % (Рисунок 19) от общего количества экземпляров по каждому классу. По темпу роста самцы и самки имеют похожий рисунок. Полярная камбала Карской губы несколько крупнее, чем в других районах (Рисунок 20).



самки



самцы

Рисунок 20 - Темп роста полярной камбалы в юго-западной части Карского моря

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;
- 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.

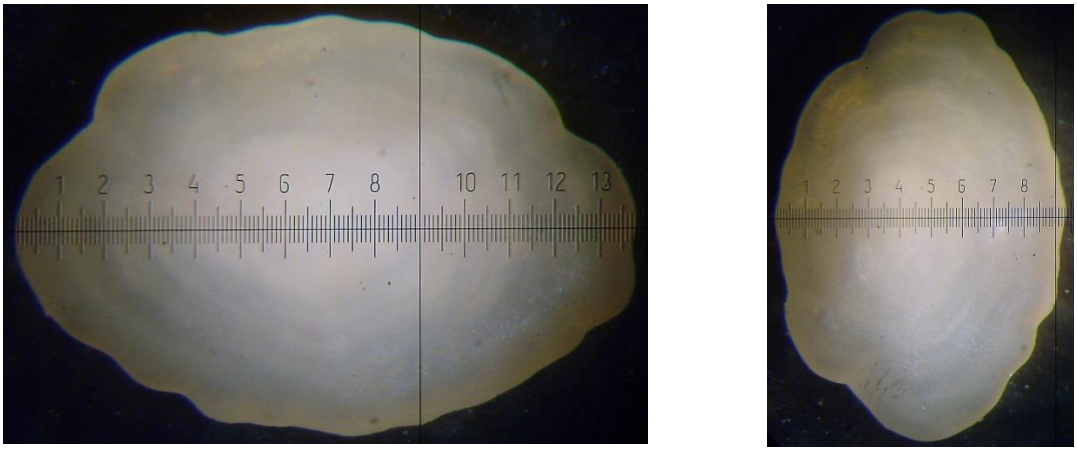
4.1 Отработка методики проведения отолитометрии

Одним из методов исследований отолитов, который получил широкое развитие в мире в последние десятилетия, является отолитометрия [133]. Метод апробирован на многих видах рыб: тихоокеанских камбалах [57], тресковых видах рыб [11, 24, 48, 53, 65, 68, 128, 129, 167, 178, 192] атлантической скумбрии [139], круглой сардинелле [110], северном морском окуне [180], атлантической сельди [175], сёмге [150], европейской ставриде [184], горбуше [36].

Исследований по отолитометрии камбаловых в бассейнах арктических морей никто пока не проводил, за исключением автора [Фукс, 2016, 2017, 2017]. В рамках проведенных работ нами впервые изучены параметры отолитов полярной камбалы.

В результате исследований впервые отработана методика проведения отолитометрии полярной камбалы. Публикаций по отолитометрии на всех участках акваторий не обнаружено. В ходе работ применяли методику,

предложенную Барановой при изучении балтийской трески [11], опробованную на речной камбале Двинского залива Белого моря автором [106]. Нами добавлен такой параметр, как толщина отолита, он встречается в публикациях некоторых авторов [24, 57, 65, 106]. Определение длины и ширины отолита проводилось на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окуляр-микрометра (Рисунок 21), толщина измерялась толщиномером ТР 25-100Б с точностью до сотых долей мм (Рисунок 22), взвешивание сухих отолитов выполнялось на весах A&D GR-120 с точностью до десятых долей мг. Статистическая обработка исследуемых параметров отолитов (длина, ширина, толщина, масса) полярной камбалы из разных акваторий осуществлялась в программе «Microsoft Excel» и PAST [156].



а б

Рисунок 21 - Определение длины (а) и ширины (б) отолита полярной камбалы под микроскопом

В процессе проведения биологического анализа некоторые отолиты попадаются с дефектами, связанными с различными нарушениями обмена веществ в организме рыбы (Рисунок 23), они не берутся для отолитометрии. Частота обнаружения дефектов – один отолит на несколько сотен рыб.

Рисунок 22 - Измерение толщины отолита полярной камбалы

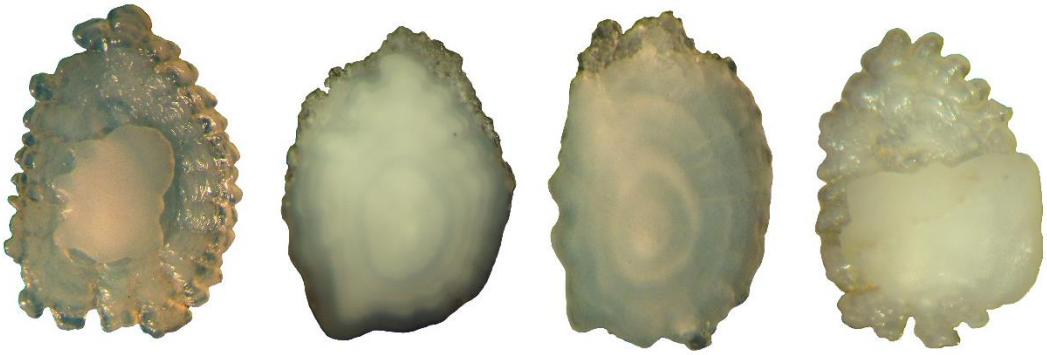


Рисунок 23 - Дефекты развития отолитов полярной камбалы [104]

Форма отолитов полярной камбалы имеет определенную конфигурацию (Рисунок 24). По форме и размеру непереваренных отолитов можно реконструировать видовой и размерный состав рациона рыб хищных видов, морских млекопитающих и птиц [133, 155]. Основой для таких исследований являются опубликованные фотографические атласы отолитов рыб [135, 190, 196].

Рисунок 24 - Форма правых отолитов полярной камбалы [104]

4.2 Методика определения возраста по отолитам

Еще в III веке до н. э. Аристотель был первым, кто заметил видовую уникальность рыб и отолитов [194], их таксономическая принадлежность признана Г. Кювье [143], а значение для палеонтологии впервые доказано Е. Кокеном [169]. С тех пор их использование в качестве таксономического признака имеет широкое распространение. Онтогенетические изменения формы отолита при росте рыб описаны и использованы для определения возраста промысловых видов [136].

В начале прошлого века некоторые авторы заинтересовались чередованием светлых и темных зон на отолитах. В падающем свете на них чередуются широкие белые и узкие темные зоны, в проходящем, наоборот, широкие зоны являются темными, а узкие – светлыми и прозрачными. По оптической плотности вещества отолитов различают менее прозрачные - опаковые и более прозрачные - гиалиновые зоны. В научной литературе до сих пор не существует единого мнения о том, какое вещество отолитов - минеральное или органическое более прозрачно для видимого света и наблюдаются расхождения в употреблении терминов "опаковая зона" и "гиалиновая зона" [131]. По всей видимости, до разрешения этого вопроса целесообразно придерживаться традиционной терминологии: зоны отолитов, соответствующие летнему быстрому росту рыб – опаковые, зимнему медленному росту, задержке роста – гиалиновые [5].

Принято считать, что годовое кольцо соответствует границе между внутренней узкой и внешней широкой зонами, что подтверждается и нашими исследованиями (Рисунок 25). В центре отолита находится ядро (в падающем свете темное, в проходящем – светлое), окруженное колечком (но не всегда), на обожженном отолите оно в виде темной зоны, если слом проходит точно через ядро (Рисунок 26). Это колечко не следует смешивать с первым годовым кольцом [112].

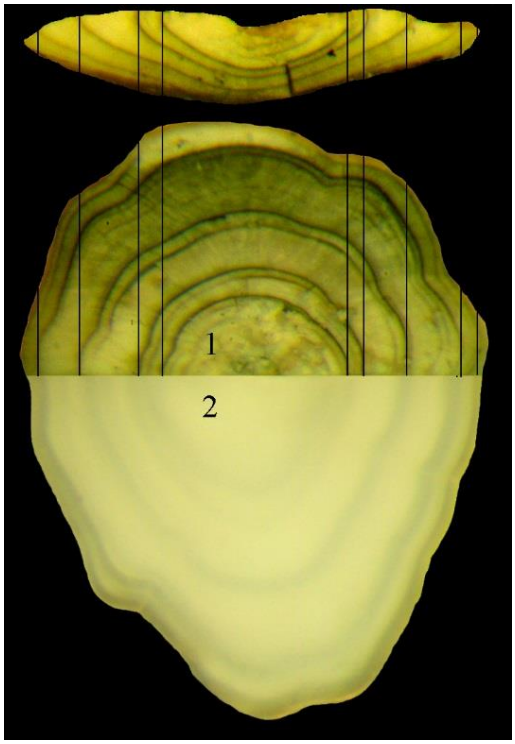


Рисунок 25 - Сопоставление границ соответствия годовых колец на обожженном (1) и «живом» (2) отолите [104]

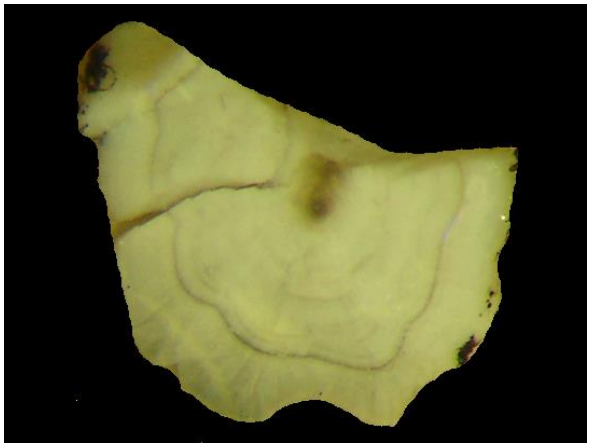
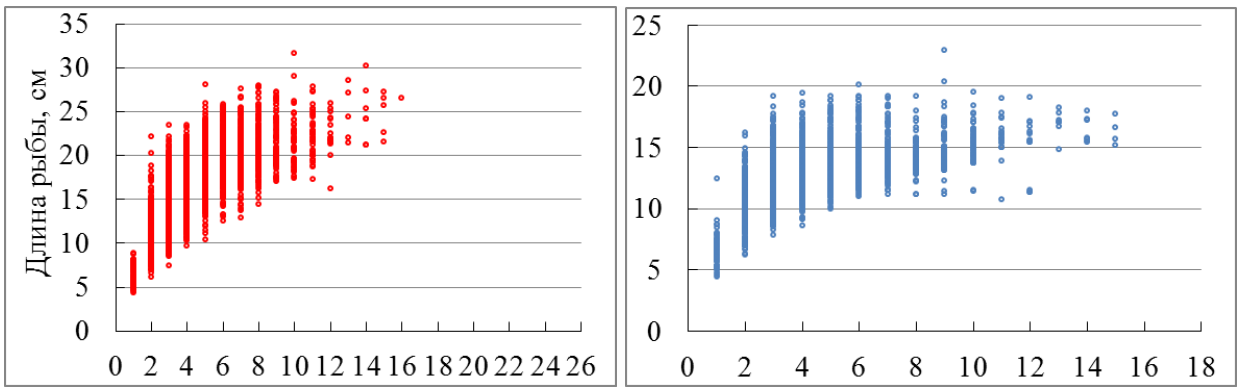
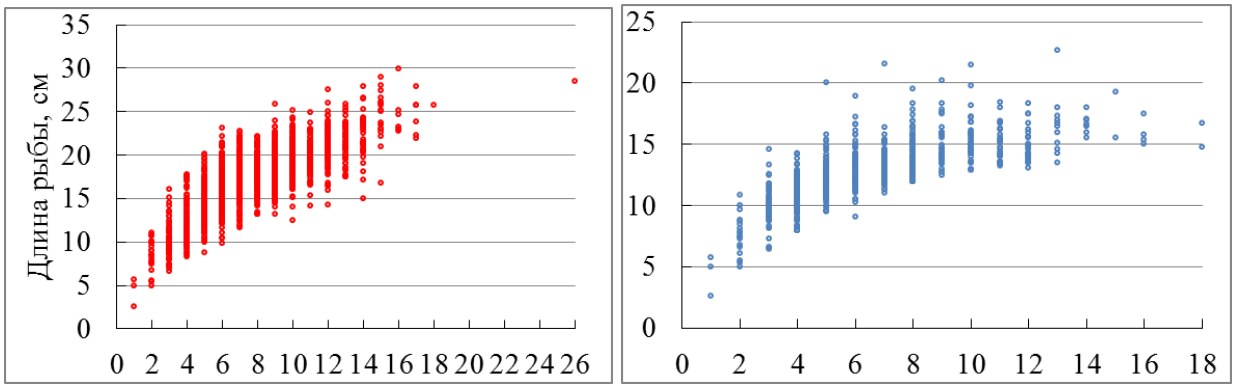


Рисунок 26 - Ядро на обожженном отолите [104]

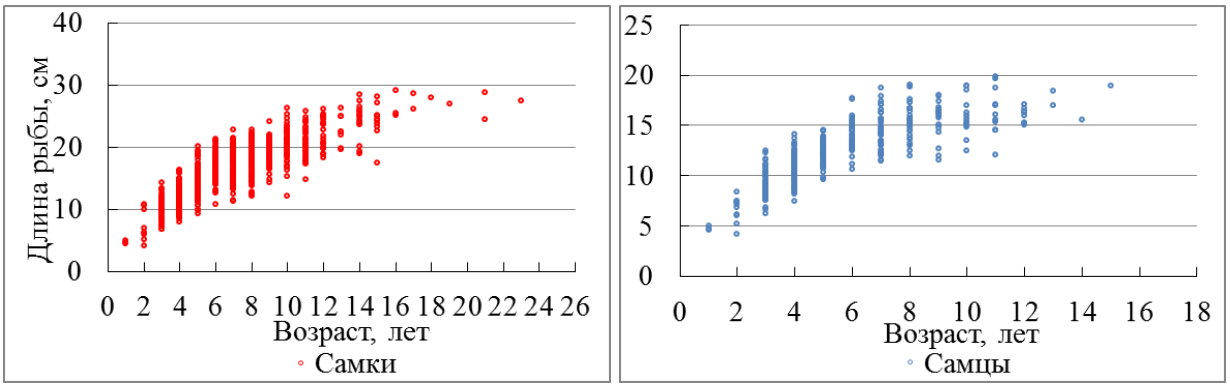
Нами установлено, что распределение различных размерных классов по длине рыб значительно перекрывается, начиная с двух лет. С возрастом связь между длиной и возрастом становится слабее. Эта тенденция прослеживается по всем морям на участках отбора проб (Рисунок 27). В связи с этим, точное определение возраста становится особенно важным.



а – Белое море



б – юго-восточная часть Баренцева моря



в – юго-западная часть Карского моря

Рисунок 27 - Встречаемость длин полярной камбалы по каждой возрастной группе

Существует несколько методов определения возраста с помощью отолитов. Как правило, наиболее точным считается метод окрашенных срезов. Однако он является более трудоемким и дорогостоящим, поскольку требует применения специального лабораторного оборудования. В результате, количество проанализированных образцов, как правило, уменьшается [146]. В наших работах, при определении возраста, применен давно апробированный, метод слома и обжига («break and burn») отолита [142], на семействе камбаловых [140, 158], в том числе автором [104, 103]. Некоторые

исследователи определяли возраст по целому отолиту в падающем свете [91, 92, 145] но эта методика дает большие ошибки при работе со старшевозрастными особями.

Возраст полярной камбалы определяли по отолитам с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 при 4-кратном увеличении объектива и 8-кратном окуляра в отраженном свете. Рекомендовано разламывать отолит так, чтобы линия разлома проходила через ядро, он прокаливается в пламени горелки докрасна, затем его убирают от пламени, чтобы не перекаливать, иначе край отолита иногда белеет и колец становится не видно. Время прокаливания отолита зависит от его размера и подбирается исследователем опытным путем (2-6 секунд). В процессе определения возраста под бинокуляром на слом рекомендуется добавлять каплю воды для более четкого проявления годовых колец (Рисунок 28), 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.

Рисунок 28 - Слом отолита полярной камбалы под бинокуляром, вверху с водой, внизу без воды [104]

Необходимо также отметить, что подсчет колец производится обычно по нескольким осям, т. е. там, где они лучше всего проявляются. Полезно изучить эти оси и сравнивать определенный возраст на дорсальном и вентральном

крае. Оценка количества прожитых лет может считаться верной только при совпадении результатов. Кроме того, в случае, когда для чтения доступна одна ось, оценка должна быть продублирована на втором отолите. Только после этого специалистом устанавливается окончательный возраст рыбы.

Как правило, приоритетные оси определения возраста проходят в вентральной и дорзальной частях от центра к внутренней стороне отолита [161]. В районе слуховой бороздки (*sulcus acusticus*) располагается «зона искривления» годовых колец (Рисунок 29). Одним из важных условий при определении возраста является знание даты поимки рыбы, в соответствие с которой трактуется тип краевого прироста, или опаковой (летней) зоны. Для того, чтобы оценить его, исследователю необходимо иметь представление о величине «ожидаемого» прироста: это либо незаконченный прошлогодний, либо прирост нового года.

Рисунок 29 - Детали различных областей отолита полярной камбалы и приоритетные оси для определения возраста [104]

В случае, если исследователь сомневается в точном определении возраста у конкретного отолита и слом проходит не через ядро, его нужно разломать в плоскости от вентрального края к дорсальному под бинокуляром таким образом, чтобы слом прошел через ядро. Это действие дает точный ответ о наличии или отсутствии первого кольца (Рисунок 30).

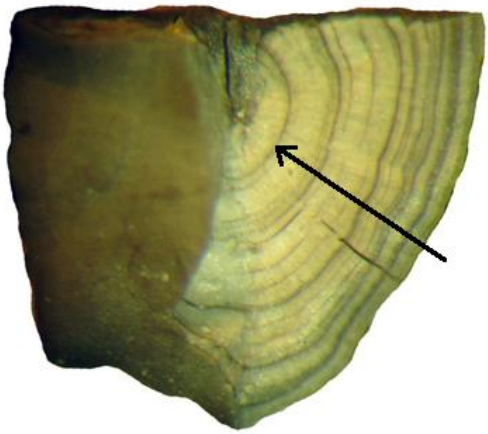


Рисунок 30 - Выявление кольца первого года жизни рыбы (показано стрелкой) [104]

Гиалиновые кольца, принимаемые за годовые, выражены четко и проходят, в отличие от дополнительных, по всей окружности отолита [111]. Обычно самым большим является кольцо первого года жизни рыбы. Последующие годовые кольца уже первого, причем после наступления половой зрелости расстояние между кольцами уменьшается еще больше. По слому отолита можно предположить год наступления половой зрелости.

Дополнительные кольца на отолитах, выраженные менее четко, проходят не по всей окружности отолита и встречаются далеко не у всех особей. Они могут формироваться между любой парой колец (Рисунок 31). Иногда они сильно затрудняют определение возраста.

Рисунок 31 - Дополнительные кольца на отолитах полярной камбалы (показаны стрелкой) [104]

В некоторых случаях у полярной камбалы наблюдается рост отолита в толщину после достижения возраста около 5 лет. Определение возраста становится очень затруднительным, т.к. по дорсальному и вентральному

краям годовые кольца практически сливаются. В этом случае рекомендуется ось для определения возраста изгибать к макулярной поверхности (Рисунок 32).

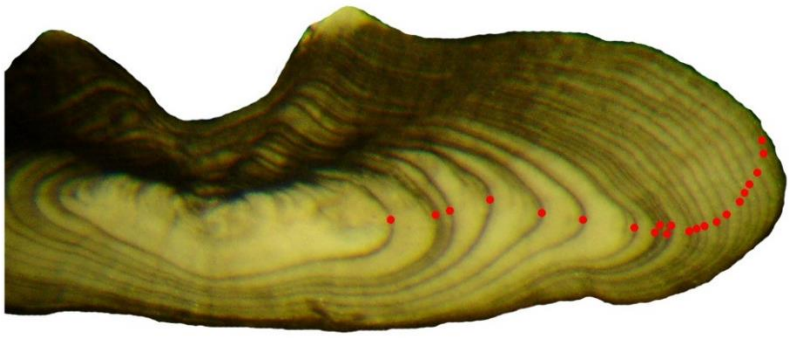


Рисунок 32 - Рост отолита в толщину [104]

4.3 Изучение роста

Рост отолитов полярной камбалы изучали по наблюденным данным, методом обратного расчисления и с помощью уравнения Берталанфи. Для всех районов исследований в трех морях рассчитаны корреляционные зависимости параметров отолитов от длины тела рыбы. Полученные регрессионные зависимости положены в основу изучения роста методом обратного расчисления, их проводили по формуле прямой пропорциональности Э. Леа [112] на основе линейной зависимости длины рыбы и отолитов.

Слом обожженного отолита располагали под бинокулярным микроскопом МБС-10 при 4-кратном увеличении объектива и 8-кратном окуляра в отраженном свете антимакулярной поверхностью вниз, проводили измерения только его правой части. Определялось расстояние от ядра до каждого кольца и края отолита, для выявления зависимости увеличения размера рыбы и отолита, эти данные использованы в дальнейшем для обратных расчетов длины рыбы в любом возрасте, в том числе ретроспективных лет, при отсутствии (как правило) рыб младших возрастных групп.

Для изучения роста использованы уравнения линейного (1) и весового (2) роста:

$$y = a*x + b \quad (1)$$

$$y = a*x^b \quad (2)$$

где x – длина рыбы; y – длина или масса отолита; a и b – коэффициенты.

Информация о росте каждой особи в течение всей жизни может быть получена в результате обратных расчислений. Параметрами, с помощью которых проводятся обратные расчисления, являются общий радиус отолита и массив этих значений для каждого годового кольца. Естественно, что это значение каждого последующего годового кольца должно быть больше предыдущего, а общий радиус должен быть больше либо равен общему. Проведение обратных расчислений является эффективным способом увеличения объема доступной информации, так как, исследуя только одну рыбу, мы получаем значения длин рыб различных возрастов, которые жили в разные годы [120]. Для обратных расчислений использовалась формула [112]:

$$ln=l(v_n/v) \quad (3)$$

где l - длина рыбы; v - длина от центра до края отолита; v_n - длина от центра до кольца.

С целью описания роста отолитов впервые сделана попытка использования уравнений Форда-Уолфорда и Берталанфи. Установлено, что данные уравнения хорошо описывают закономерности роста отолитов и могут быть использованы для прогностических целей.

Уравнение Форда-Уолфорда [119] специфически описывает рост, связывая исследуемый показатель в настоящее время и его значение в какой-либо предшествующий период:

$$L_{x+1,t+1} = a + bL_{x,t} \quad (4)$$

где $L_{x,t}$ – длина возрастной группы t в x году; $L_{x+1,t+1}$ – длина возрастной группы $t+1$ в $x+1$ году; a, b – коэффициенты.

Уравнение Берталанфи предполагает, что темп роста рыбы замедляется по мере достижения максимальных размеров. Чем ближе фактическая длина к предельной, тем меньше рост. В результате рост особи описывается некой асимптотической кривой. В расчетах использовалось уравнение для линейного роста:

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (5)$$

где L_t – длина особи в возрасте t; К – константа роста; L_∞ - предельная длина; t_0 – начальный возраст.

4.4 Разработка методических приемов построения схемы роста отолита

Линейная зависимость длины рыбы и длины отолита доказана многими исследователями у различных видов рыб [48, 53, 100, 125, 126, 127, 144, 148, 165, 168, 190, 196, 193,197, 198], в том числе и по полярной камбале [Фукс, 2016, 101], схематично это показано на рисунке 33.

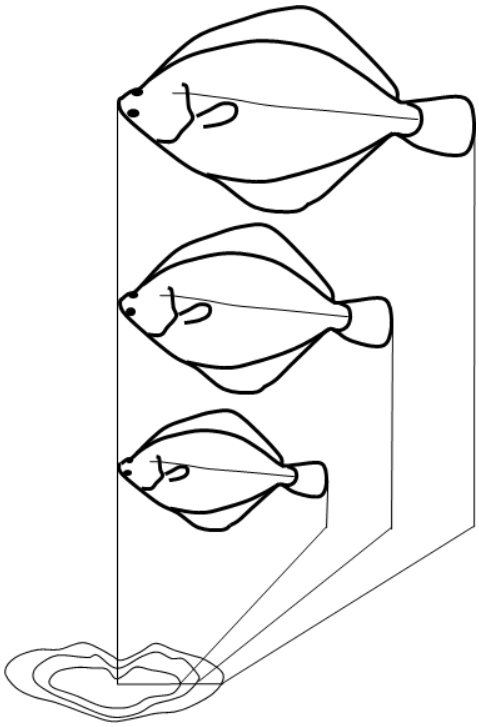


Рисунок 33 - Соотношение между темпом роста рыбы и отолита

Размеры отолита в первые годы жизни, при отсутствии эмпирических данных в некоторых районах, получены методом обратных расчислений. В работе приведены схемы роста отолитов самок, у самцов наблюдается похожая картина. Для примера взяты наблюденные данные по акватории о-ва Кий Онежского залива Белого моря (Рисунок 34).

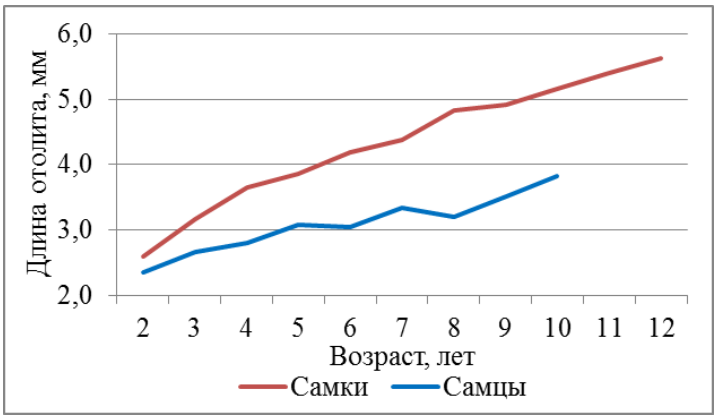


Рисунок 34 - Рост отолитов самок полярной камбалы в течение жизни в акватории о-ва Кий Онежского залива Белого моря

Для наглядного сравнения скорости роста отолитов, по результатам отолитометрии для исследованных районов разработаны и построены схемы роста. Отолит крупной полярной камбалы сфотографирован через окуляр в отраженном свете на темной поверхности в емкости с водой, чтобы избежать бликов, полученное изображение перенесено в MS Excel. По каждому видимому году с помощью инструмента «кривая» MS Excel обведены годовые кольца по краю гиалиновой зоны, несколько таких колец показано на Рисунок 35. Ячейки страницы приведены к одному масштабу и форме в виде квадрата. Далее взяты фактически измеренные значения длины и ширины отолита по каждому году, либо их средние и построены схемы.

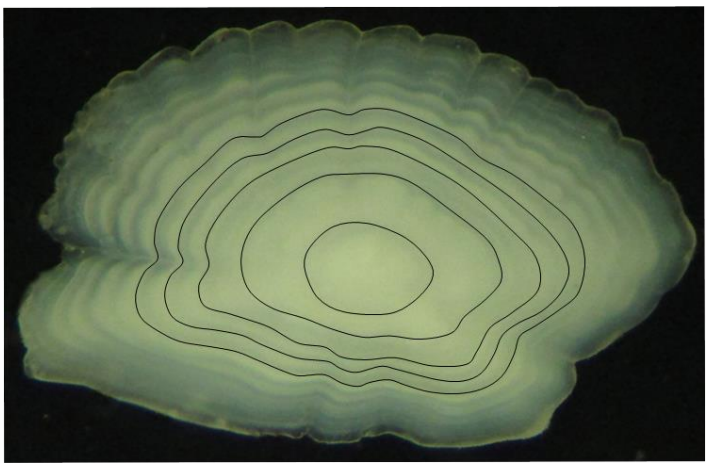


Рисунок 35 - Прорисованные кольца отолита полярной камбалы для построения схемы

Для удобства сравнения все условные кольца смещены к нулю. Наиболее информативно проводить сравнение видов рыб с выраженным половым диморфизмом, как у полярной камбалы, на рисунке 36 хорошо видно, что темп роста отолитов самок гораздо выше, чем у самцов, разница видна уже в 2-3-летнем возрасте.

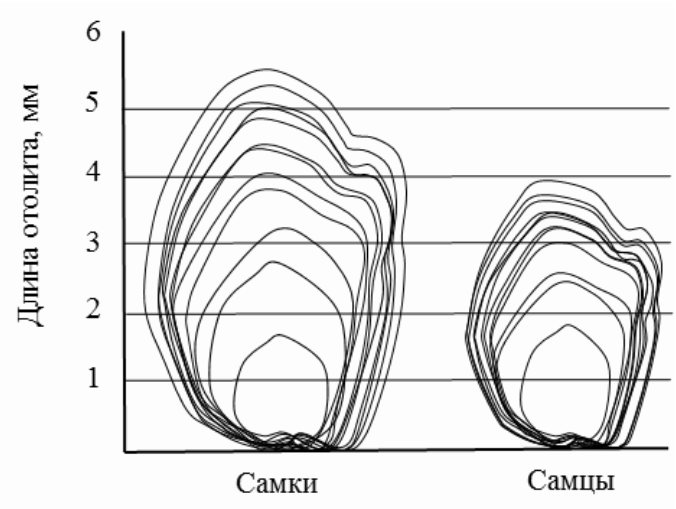


Рисунок 36 - Схемы роста одновозрастных отолитов полярной камбалы

Для сравнения темпа роста по районам берется возраст рыб, который имеется в каждом из них. Для примера, у полярной камбалы, взят возраст равный 7 годам в районах Белого моря (Рисунок 37).

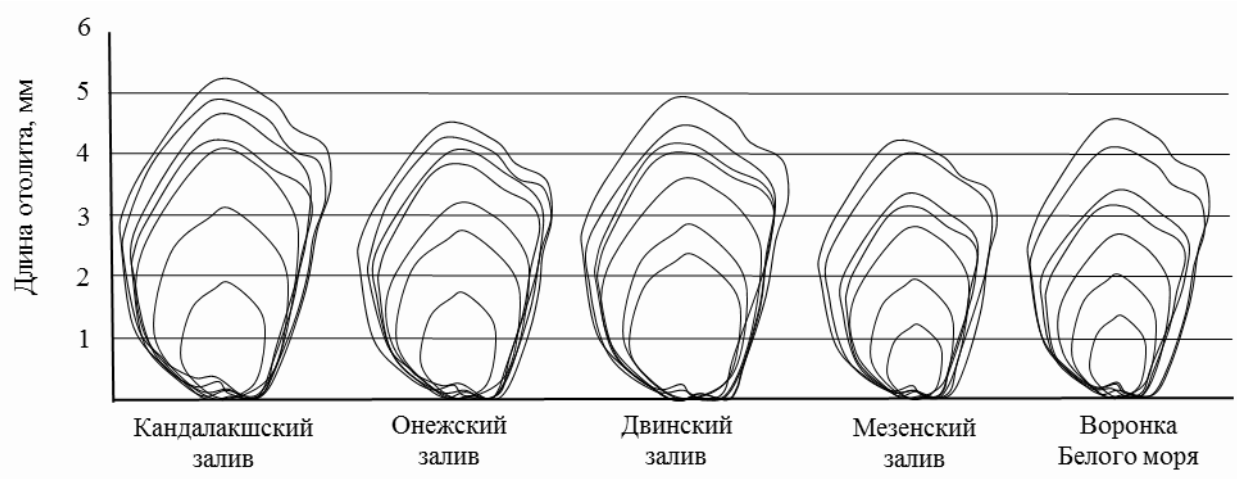


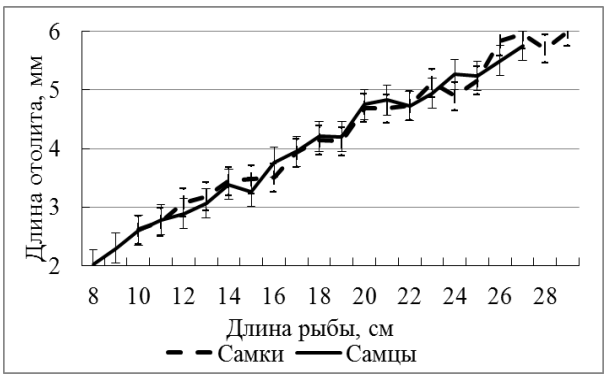
Рисунок 37 - Схема роста отолитов самок полярной камбалы в Белом море по районам

Схемы роста отолитов можно использовать для наглядного сравнения темпа их роста, как одного из методов его изучения по результатам отолитометрии. Фотографирование и измерение отолитов можно выполнять любой цифровой аппаратурой и программным обеспечением. Метод можно рекомендовать для изучения роста отолитов других видов рыб.

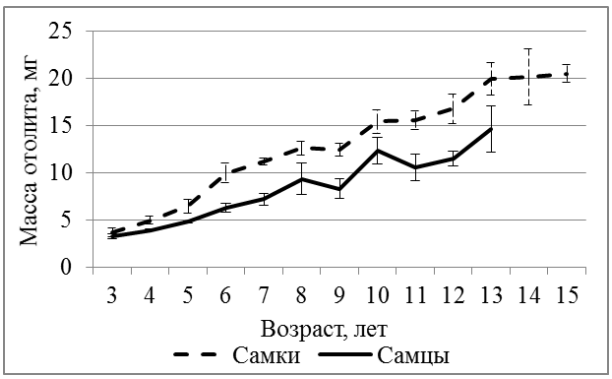
4.5 Морфометрические параметры отолитов

4.5.1 Белое море

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 (Рисунок 38а), а по отношению к возрасту, с начала созревания (с 2-4 лет) (Рисунок 38б), у самок они становятся крупнее, чем у самцов, в зависимости от района моря.



а



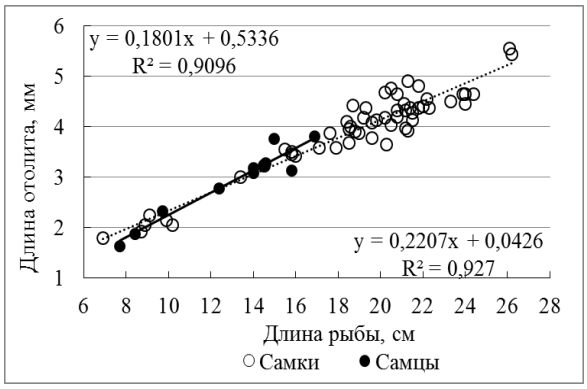
б

Рисунок 38 - Диапазон средних значений длины и массы отолита по отношению к длине тела (а) и возрасту (б) у полярной камбалы в Мезенском заливе Белого моря

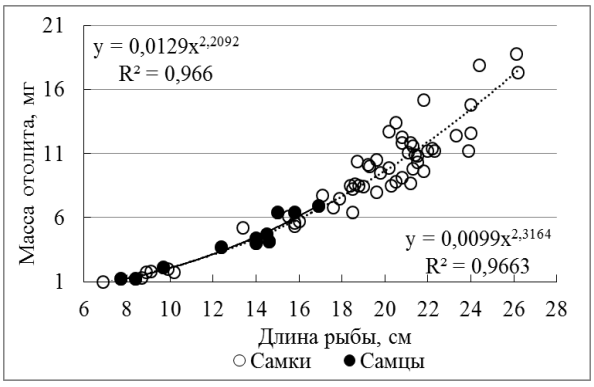
Ниже приведены результаты проведенных исследований в виде графического материала.

В ходе исследований выявлено, что зависимость длина отолита – длина рыбы имеет вид линейной, в то время как зависимость масса отолита – длина рыбы – степенной функции, и эти параметры, в большинстве районов, не зависят от пола полярной камбалы. Линии регрессии практически полностью совпадают в большинстве районов.

Для всех районов исследований построены графики зависимости длины и массы отолита от длины тела полярной камбалы, (Рисунок 39-51).

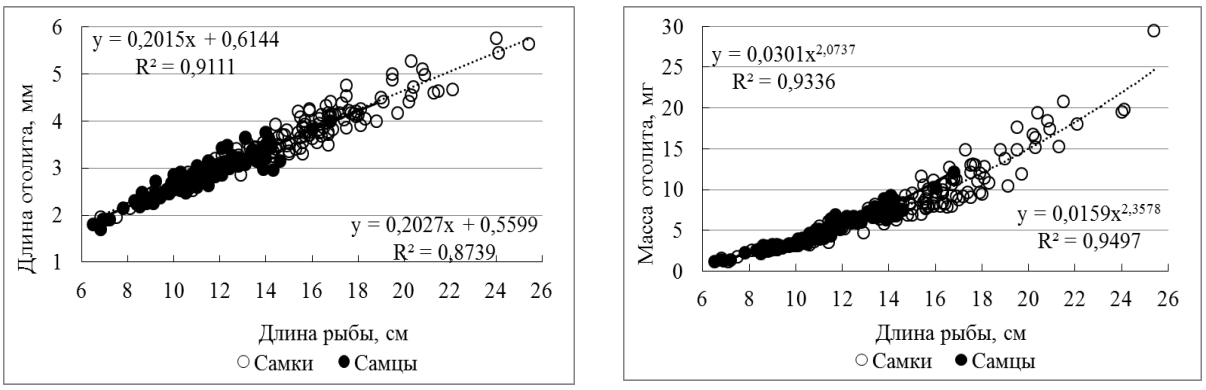


а



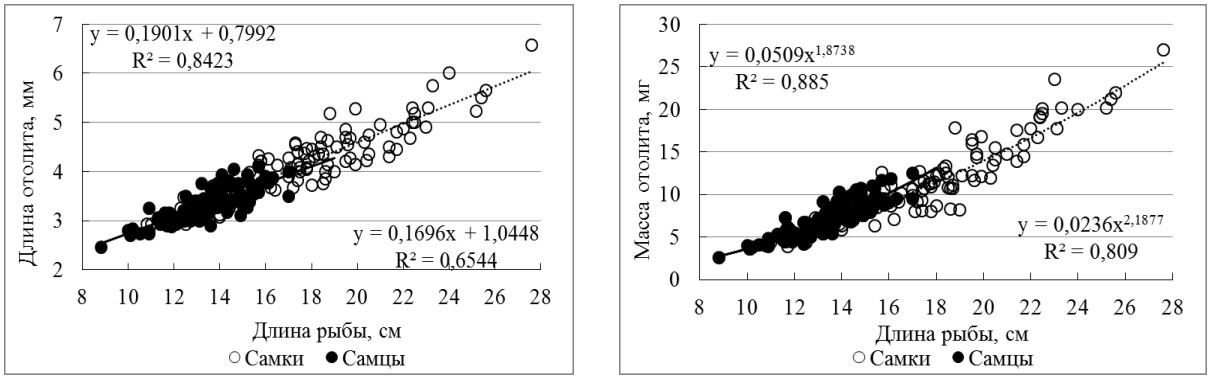
б

Рисунок 39 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Кандалакшском заливе



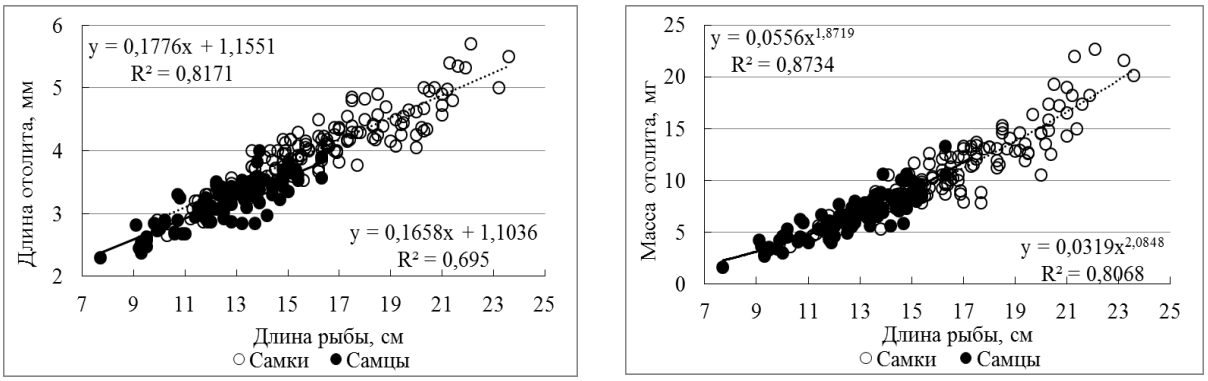
а б

Рисунок 40 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в акватории о-ва Кий Онежского залива



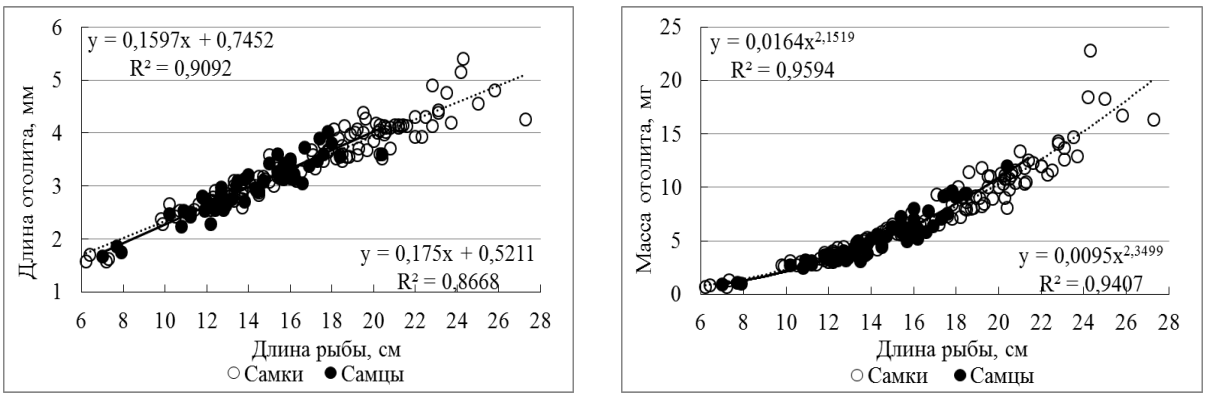
а б

Рисунок 41 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в акватории р. Колежма Онежского залива



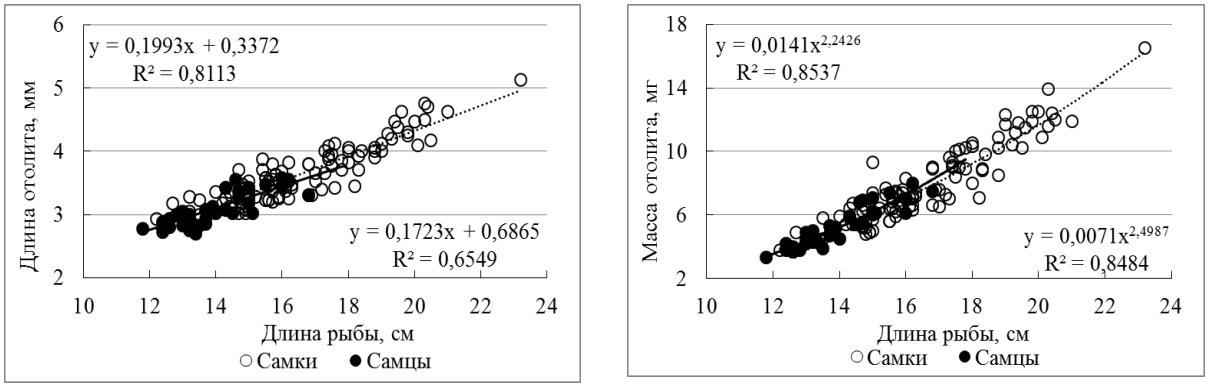
а б

Рисунок 42 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в районе Море Онежского залива



а б

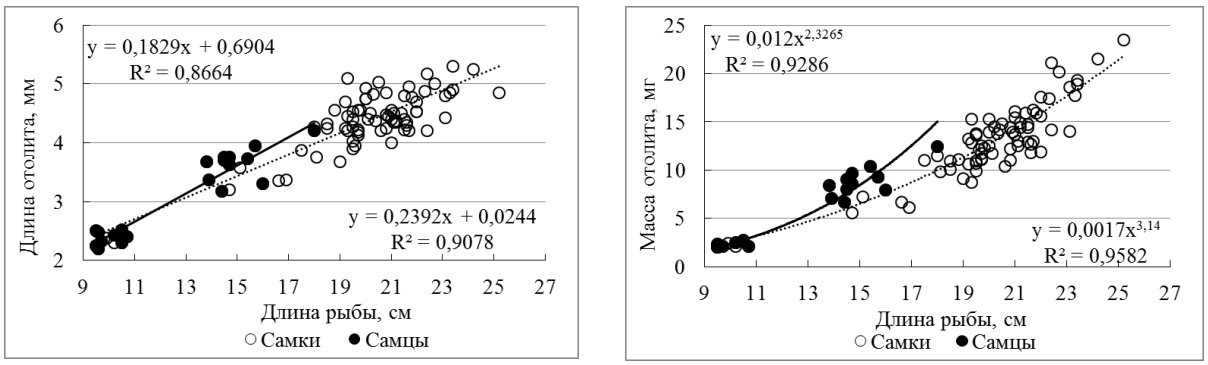
Рисунок 43 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в акватории о-ва Большой Соловецкий Онежского залива



а б

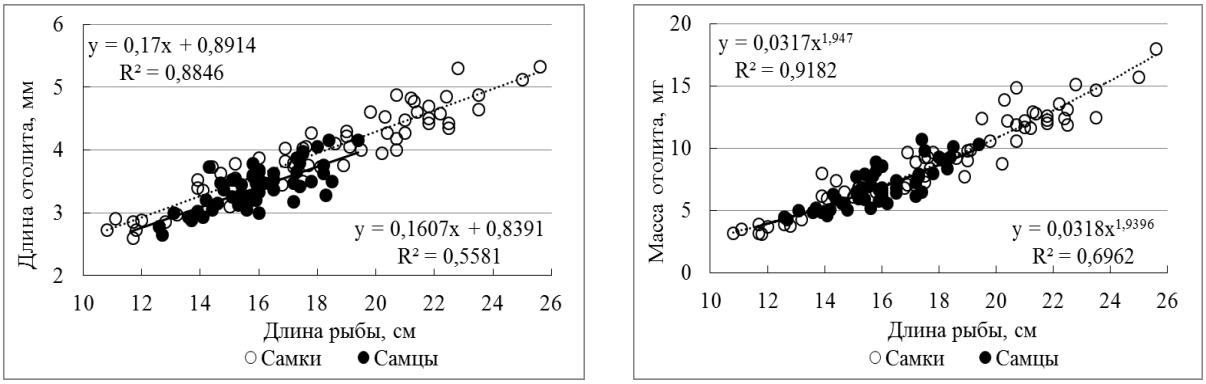
Рисунок 44 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в губе Яндова Двинского залива

Существенная разница линий регрессии в Унской губе Двинского залива, скорее всего, связана с небольшим количеством статистических данных, особенно по самцам (Рисунок 45). По количеству обследованных особей совокупная выборка из Двинского залива значительно уступает таковой из Онежского.



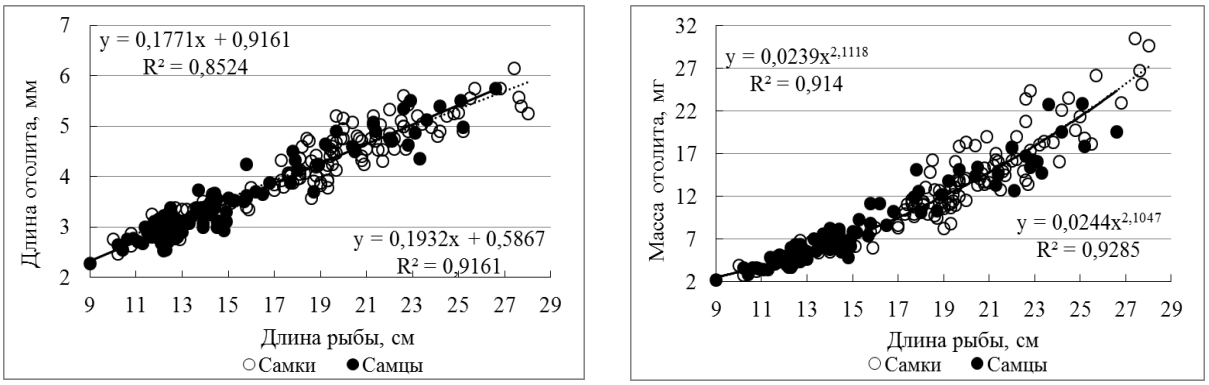
а б

Рисунок 45 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Унской губе Двинского залива



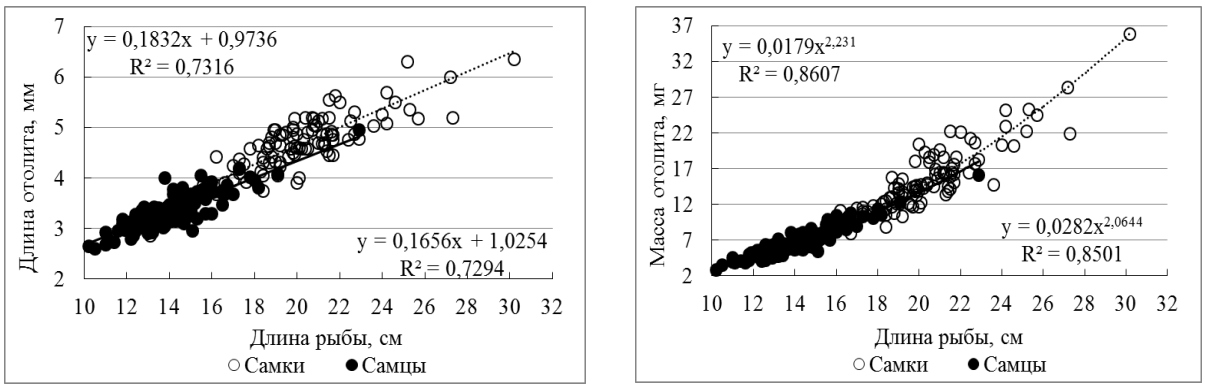
а б

Рисунок 46 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в районе Море Двинского залива



а б

Рисунок 47 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Мезенском заливе



а б

Рисунок 48 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Воронке Белого моря

В ходе проведения работ не отмечено закономерных различий измеренных параметров отолитов у самок и самцов, имеющих одинаковую длину.

В Онежском заливе исследована возрастная структура полярной камбалы в 4 районах. Выявлено что, отолиты самок несколько крупнее в районе впадения р. Колежма в Онежский залив, мельче – у о-ва Кий. У самцов соответственно – у о-вов Большой Соловецкий и Кий (Рисунок 49).

Анализ размерной структуры отолитов полярной камбалы Онежского залива показал, в районах о-ва Кий, р. Колежма и Море кривые роста на графиках переплетаются, что может свидетельствовать об отсутствии в этих районах различий в скорости роста. В акватории о-ва Большой Соловецкий рыба и отолиты растут медленнее (Рисунок 50). По-видимому, это может быть связано с более низкой температурой воды и меньшим количеством корма, чем на прибрежных участках и открытой части залива.

В трех исследованных районах Двинского залива, в возрастной структуре, отолиты у самок полярной камбалы в Унской губе крупнее таковых у рыб из других районов на протяжении всей жизни. Самые маленькие отмечены у рыб в Яндовой губе, только до 3-летнего возраста они опережают рост отолитов самок из морской части залива. У самцов четких различий не обнаружено (Рисунок 51).

В Кандалакшском и Мезенском заливах, Воронке Белого моря отолиты самок крупнее таковых у самцов (Рисунок 53, 58, 60), в то же время, при анализе размерной структуры четких различий выявить не удалось (Рисунок 54, 59, 61).

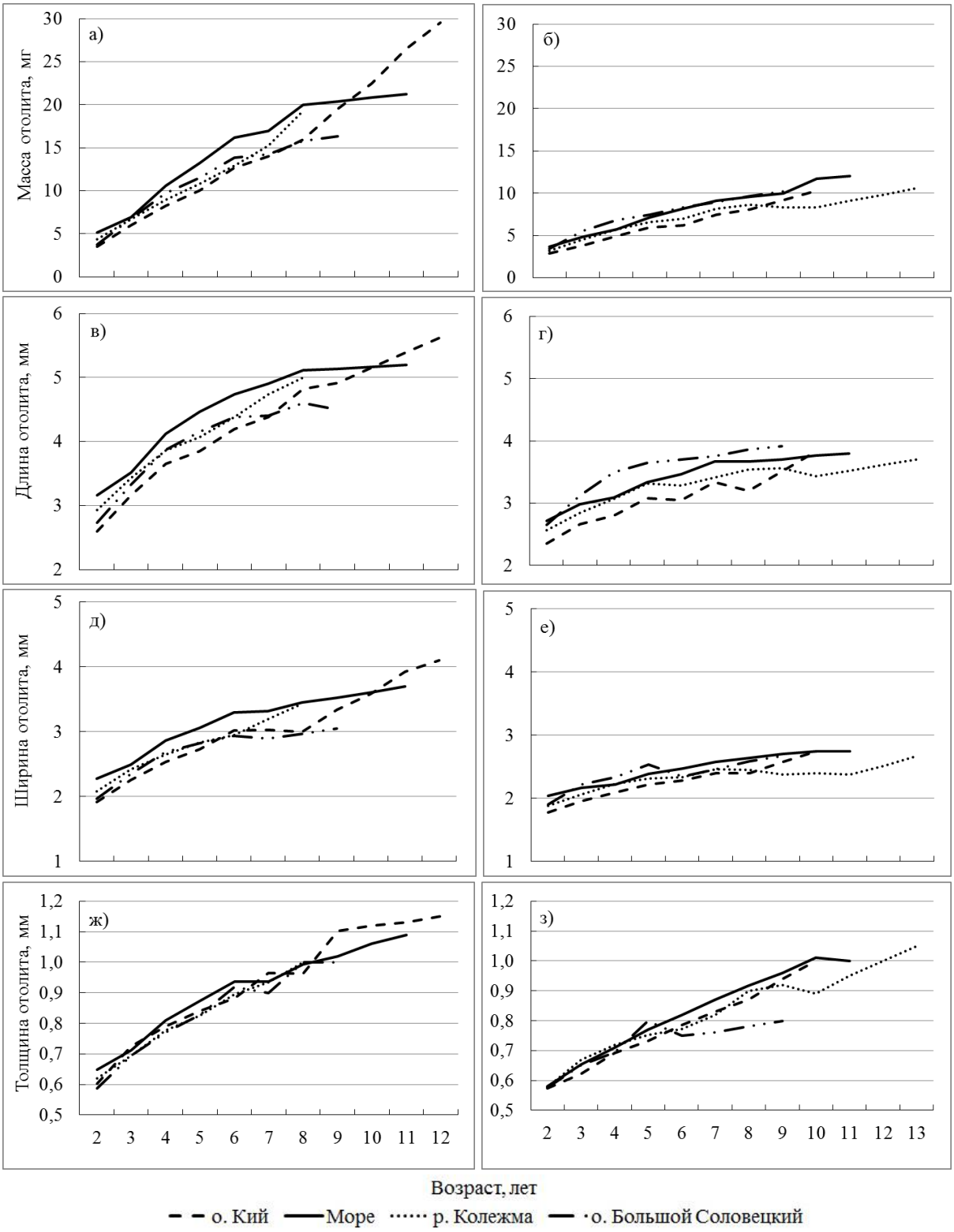


Рисунок 49 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Онежском заливе Белого моря: а), в), д), ж) – самки, б) г), е), з) – самцы

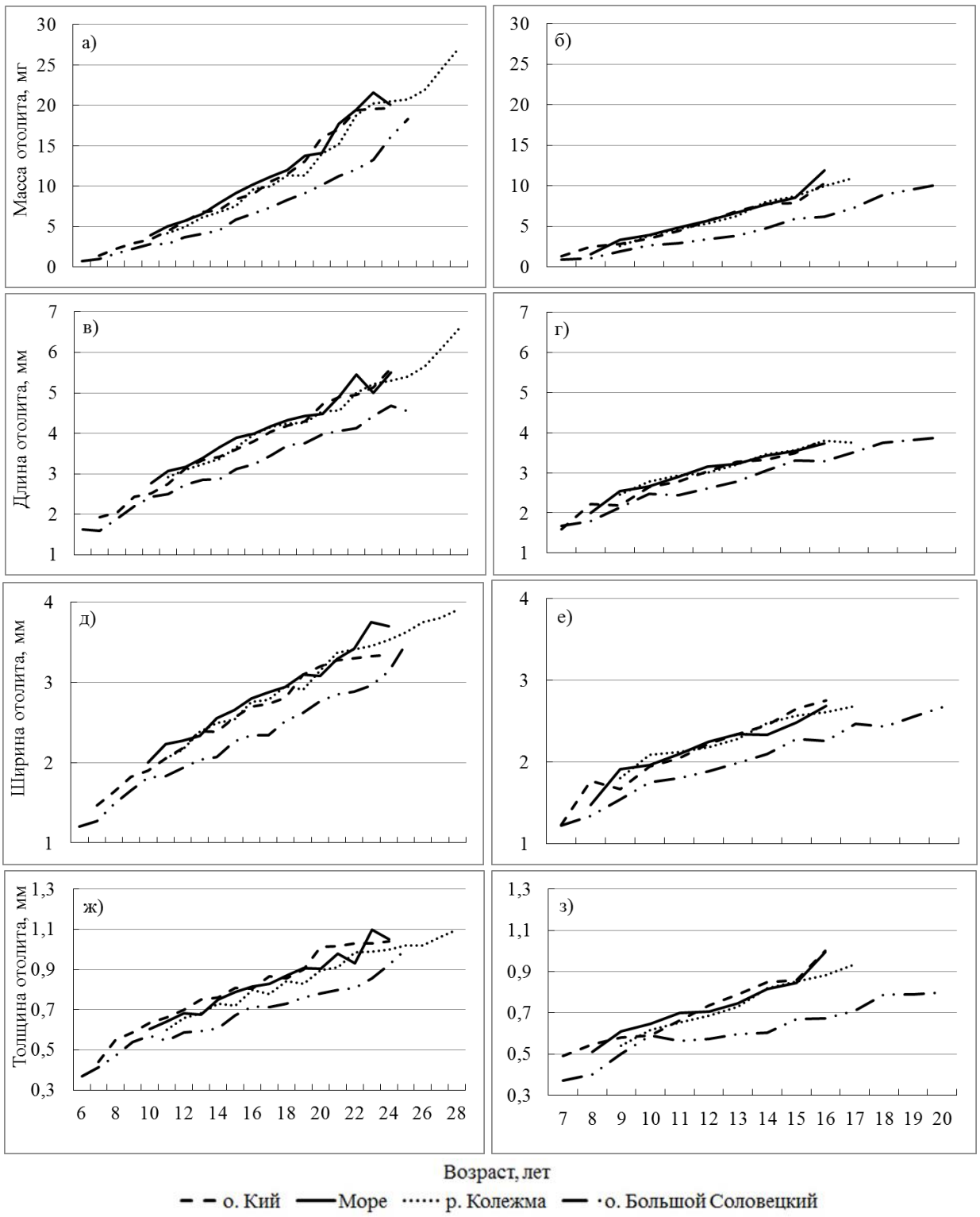


Рисунок 50 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Онежском заливе Белого моря: а), в), д), ж) – самки, б) г), е), з) – самцы

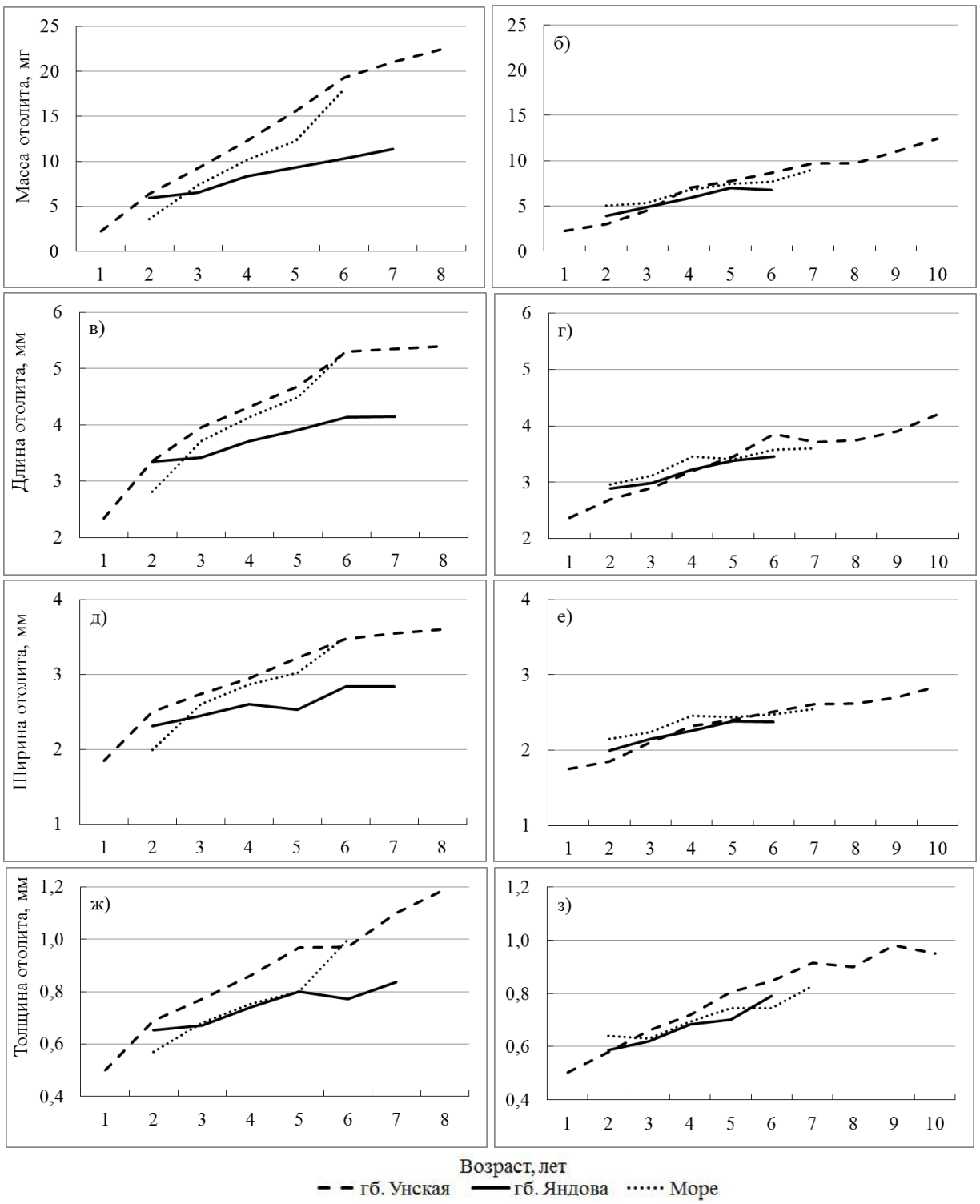


Рисунок 51 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Двинском заливе Белого моря: а), в), д), ж) – самки, б) г), е), з) – самцы

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 (Рисунок 52).

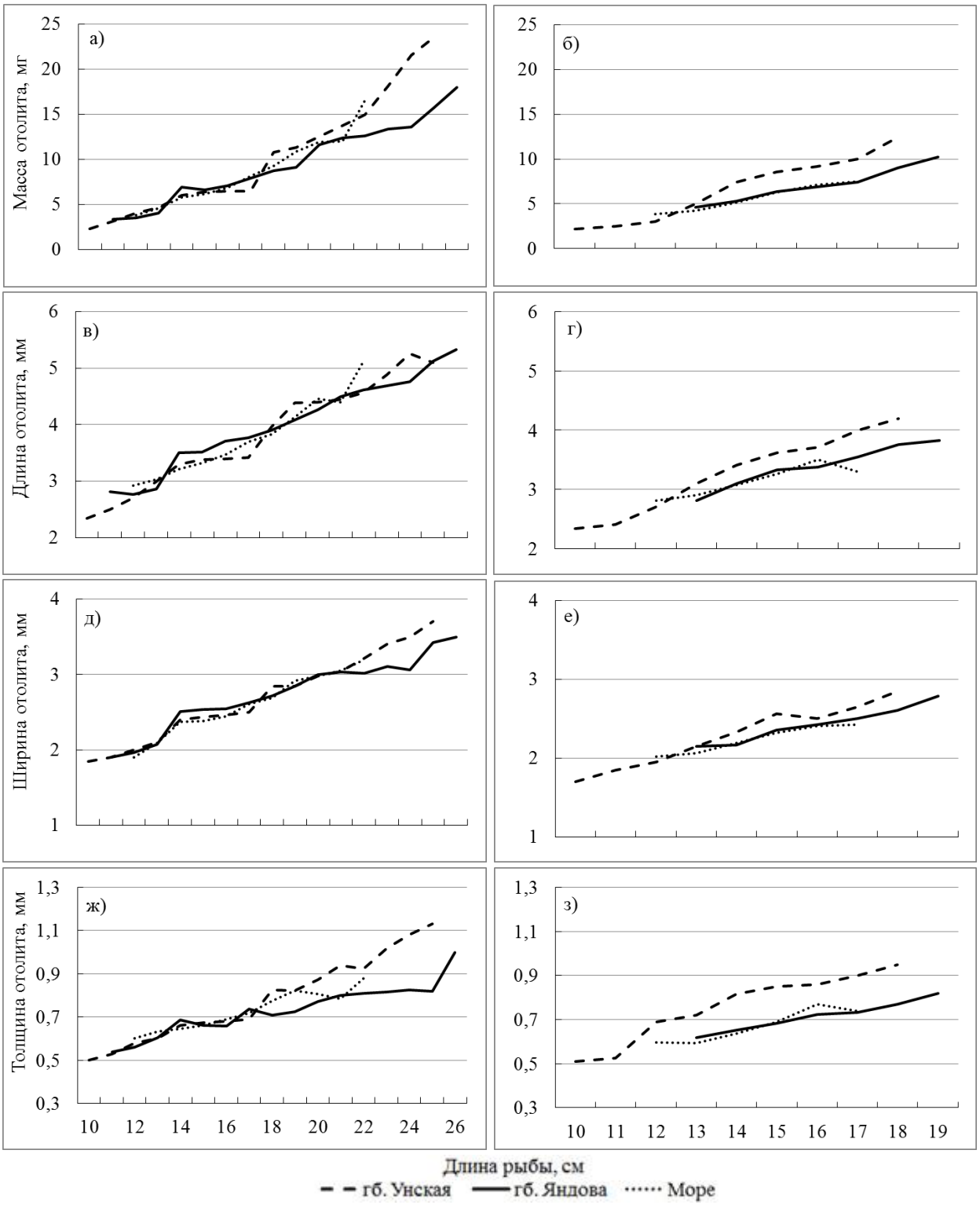


Рисунок 52 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Двинском заливе Белого моря: а), в), д), ж) – самки, б) г), е), з) – самцы

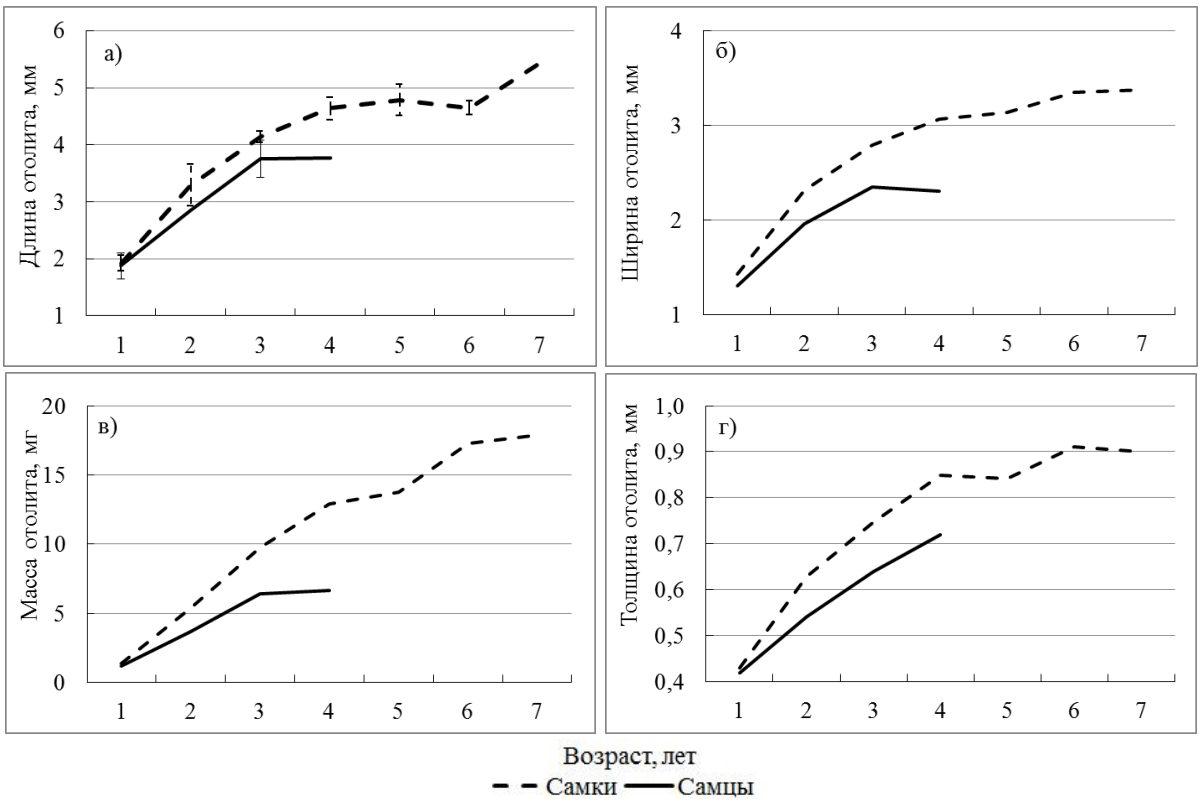


Рисунок 53 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Кандалакшском заливе Белого моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

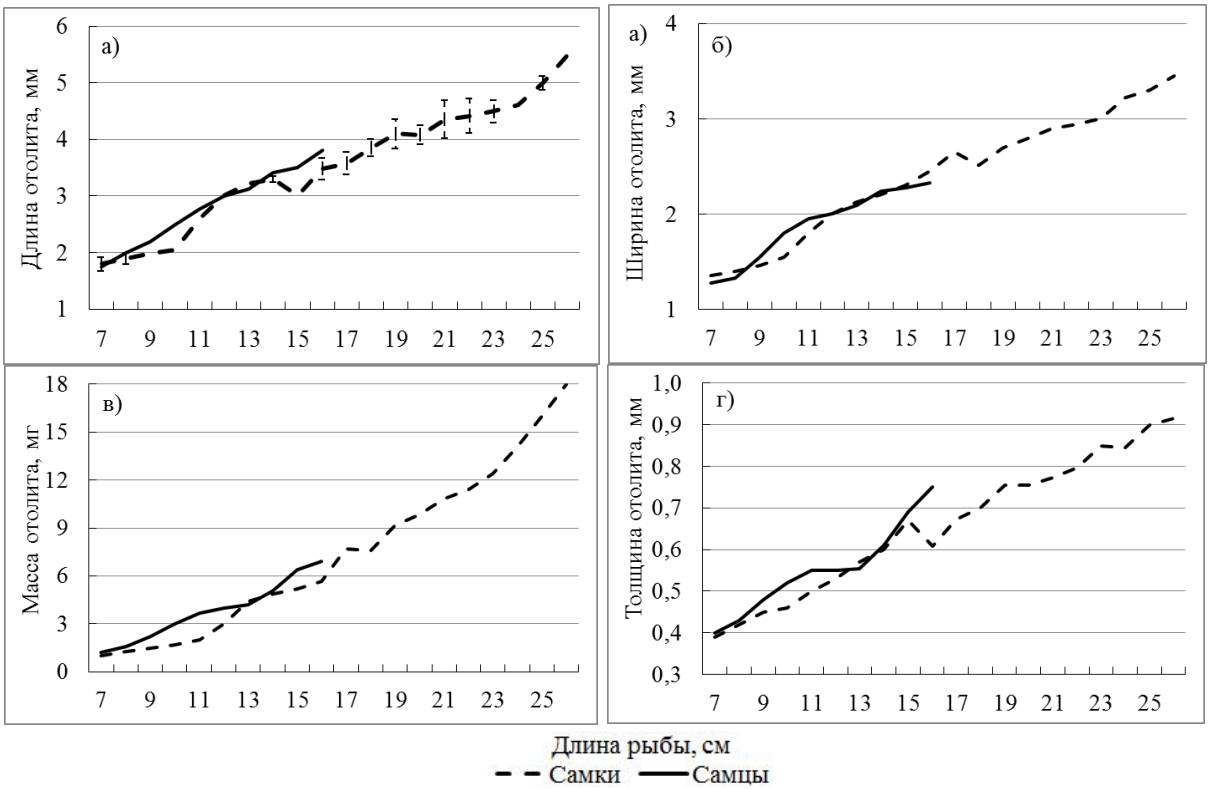


Рисунок 54 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Кандалакшском заливе Белого моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

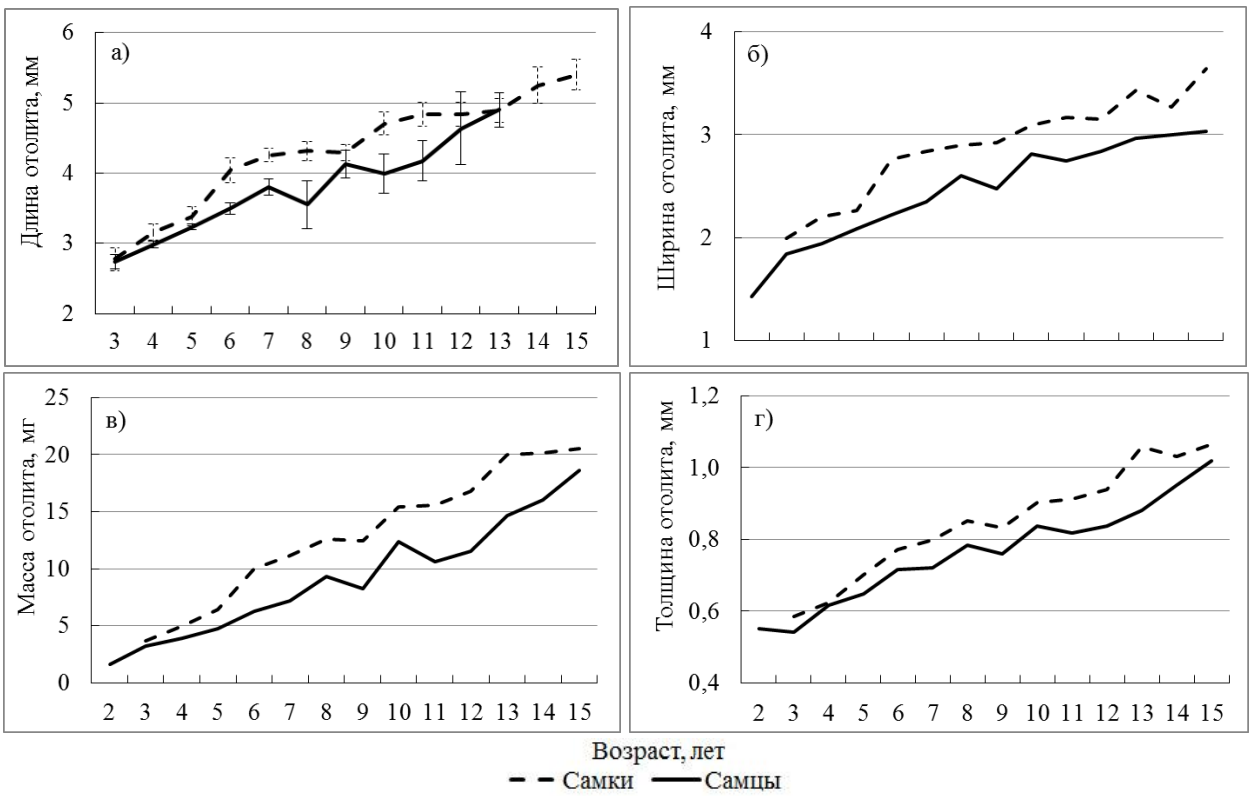


Рисунок 55 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Мезенском заливе Белого моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

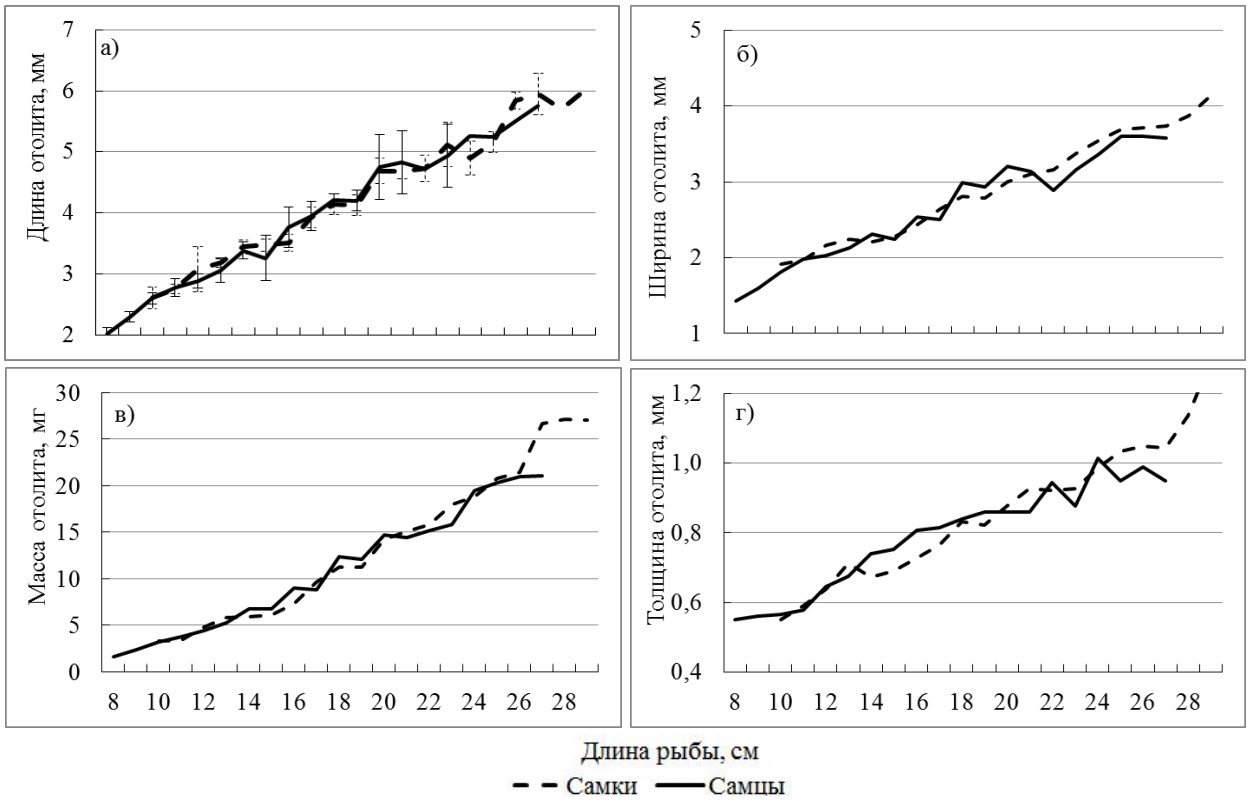


Рисунок 56 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Мезенском заливе Белого моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

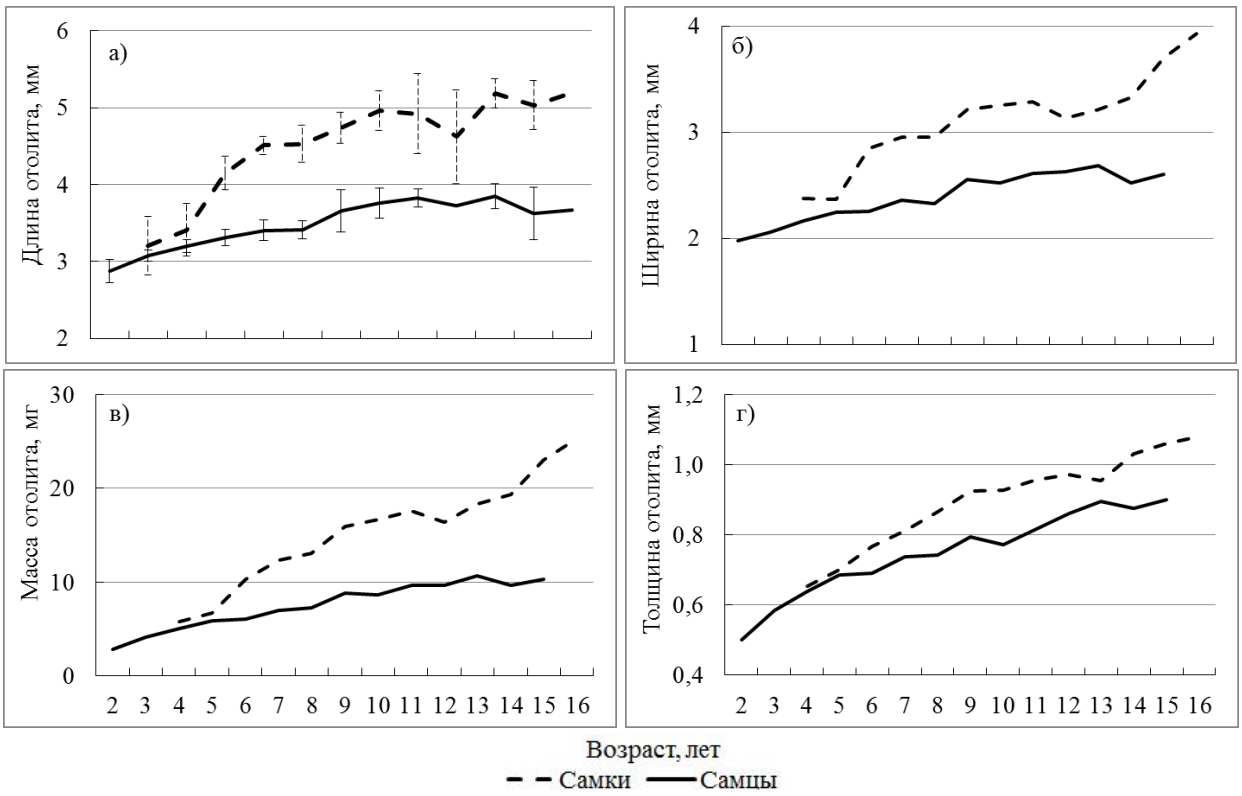


Рисунок 57 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Воронке Белого моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

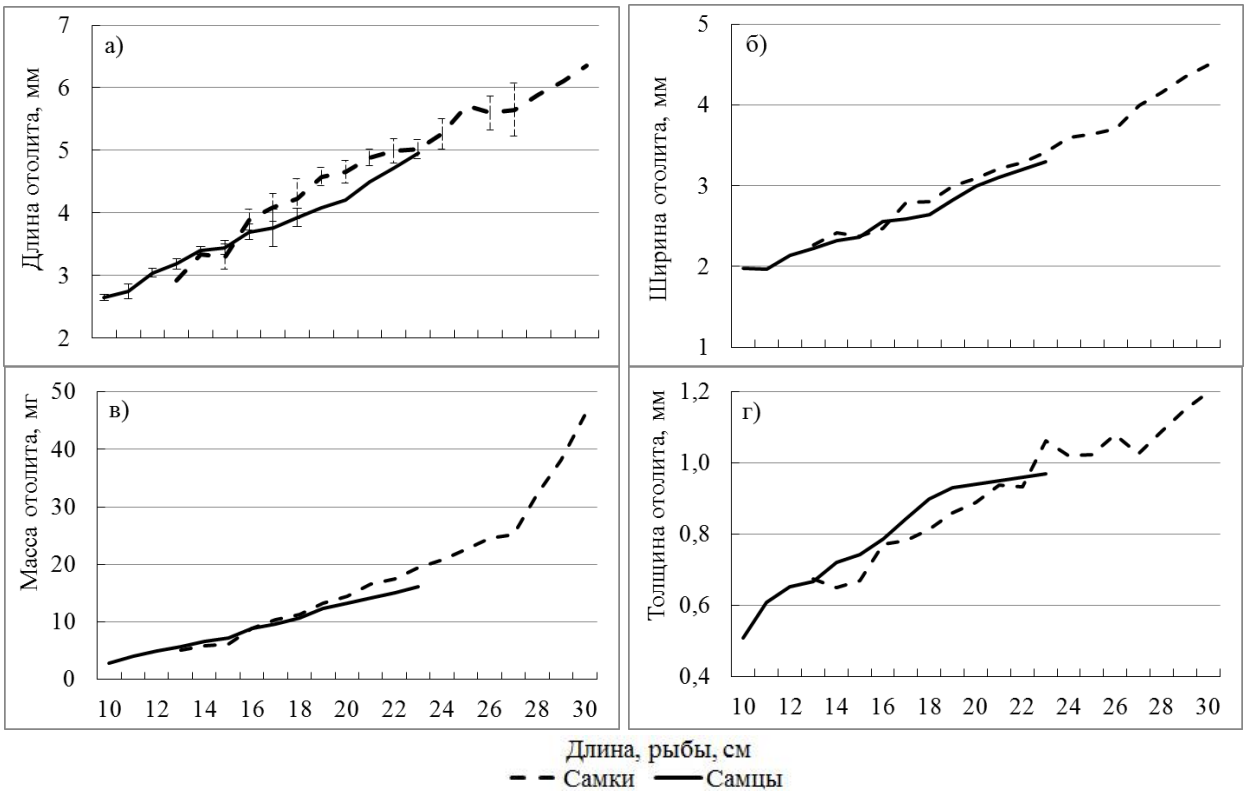


Рисунок 58 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Воронке Белого моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

В процессе работ рассчитаны коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы по каждому району исследований, результаты которых представлены в таблицах 7-11.

Таблица 7 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Кандалакшского залива

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9649	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7043	0,7442	-	-	-	-
Длина отолита	0,9628	0,8801	0,6268	-	-	-
Ширина отолита	0,9600	0,9018	0,6475	0,9588	-	-
Толщина отолита	0,9407	0,9512	0,8392	0,8586	0,9000	-
Масса отолита	0,9557	0,9317	0,8344	0,9307	0,9331	0,9635
Самки						
Масса тела	0,9099	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,8120	0,8489	-	-	-	-
Длина отолита	0,9489	0,8655	0,7947	-	-	-
Ширина отолита	0,9590	0,8606	0,7911	0,9403	-	-
Толщина отолита	0,8560	0,7789	0,7805	0,8933	0,8895	-
Масса отолита	0,9229	0,8903	0,8814	0,9435	0,9431	0,9208

Таблица 8 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Онежского залива

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9117	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,5969	0,3555	-	-	-	-
Длина отолита	0,8360	0,6406	0,7188	-	-	-
Ширина отолита	0,7821	0,5485	0,7324	0,8914	-	-
Толщина отолита	0,6715	0,4161	0,8577	0,7898	0,8125	-
Масса отолита	0,8124	0,6033	0,8609	0,9019	0,9061	0,9093
Самки						
Масса тела	0,9081	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7362	0,6024	-	-	-	-
Длина отолита	0,8654	0,6979	0,7832	-	-	-
Ширина отолита	0,8595	0,6774	0,7841	0,9213	-	-
Толщина отолита	0,7845	0,6072	0,8339	0,8433	0,8666	-
Масса отолита	0,8776	0,7492	0,8485	0,9326	0,9341	0,8941

Таблица 9 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Двинского залива

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9422	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7065	0,5967	-	-	-	-
Длина отолита	0,8537	0,7891	0,6958	-	-	-
Ширина отолита	0,8752	0,8251	0,6068	0,8550	-	-
Толщина отолита	0,7206	0,6049	0,8197	0,7547	0,7345	-
Масса отолита	0,8506	0,7788	0,8216	0,8911	0,8718	0,8980
Самки						
Масса тела	0,9510	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7041	0,6544	-	-	-	-
Длина отолита	0,9162	0,8711	0,6753	-	-	-
Ширина отолита	0,9111	0,8607	0,6812	0,9156	-	-
Толщина отолита	0,7885	0,7611	0,6927	0,7506	0,8106	-
Масса отолита	0,9105	0,8965	0,7361	0,9164	0,9403	0,8988

Таблица 10 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Мезенского залива

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9510	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7749	0,6681	-	-	-	-
Длина отолита	0,9564	0,9018	0,7925	-	-	-
Ширина отолита	0,9380	0,8783	0,7772	0,9498	-	-
Толщина отолита	0,8332	0,7183	0,8184	0,8179	0,8443	-
Масса отолита	0,9682	0,9148	0,8297	0,9661	0,9553	0,8802
Самки						
Масса тела	0,9026	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7529	0,6708	-	-	-	-
Длина отолита	0,9230	0,8133	0,7582	-	-	-
Ширина отолита	0,9213	0,8287	0,7352	0,9245	-	-
Толщина отолита	0,8206	0,7278	0,8647	0,7803	0,8132	-
Масса отолита	0,9251	0,8656	0,8450	0,9161	0,9247	0,8931

Таблица 11 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Воронки Белого моря

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9132	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7866	0,6340	-	-	-	-
Длина отолита	0,8541	0,8197	0,7090	-	-	-

Окончание таблицы 11

Ширина отолита	0,8550	0,8156	0,6888	0,8675	-	-
Толщина отолита	0,8398	0,7714	0,8066	0,7627	0,7736	-
Масса отолита	0,9315	0,8739	0,8357	0,9063	0,9052	0,9160
Самки						
Масса тела	0,8869	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7318	0,5535	-	-	-	-
Длина отолита	0,8554	0,7264	0,6642	-	-	-
Ширина отолита	0,8760	0,7594	0,6755	0,8568	-	-
Толщина отолита	0,7791	0,6874	0,7762	0,7132	0,7421	-
Масса отолита	0,9122	0,7944	0,7963	0,8823	0,9014	0,8800

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.

Т.Д. Баранова [11] отмечает, как одну из характеристик особенностей роста отолитов, отношение «длина/ширина». Нами проведены расчеты этого отношения, которое в большинстве районов находится в диапазоне 1,3-1,6. При этом минимальное его значение 1,29 у самок и 1,32 у самцов, максимальное 1,61 у самок и – 1,67 у самцов. На наш взгляд, отношение не зависит от пола, возраста рыб и района их обитания, и его значения имеют случайный характер (Рисунок 59), аналогичные данные получены в остальных морях, о чем будет сказано ниже.

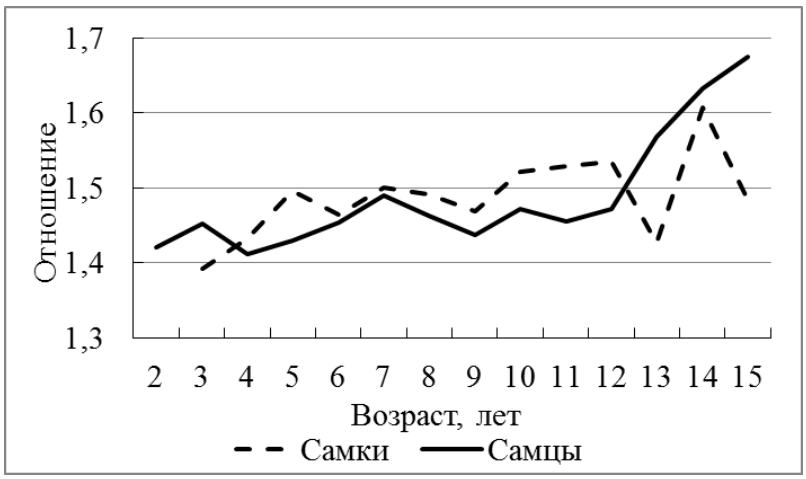


Рисунок 59 - Отношение «длина отолита/ширина отолита» полярной камбалы Мезенского залива

В то же время, в районе акватории о-ва Кий и р. Колежма, данные значения оказываются более высокими у самок на протяжении всей жизни (Рисунок 60).

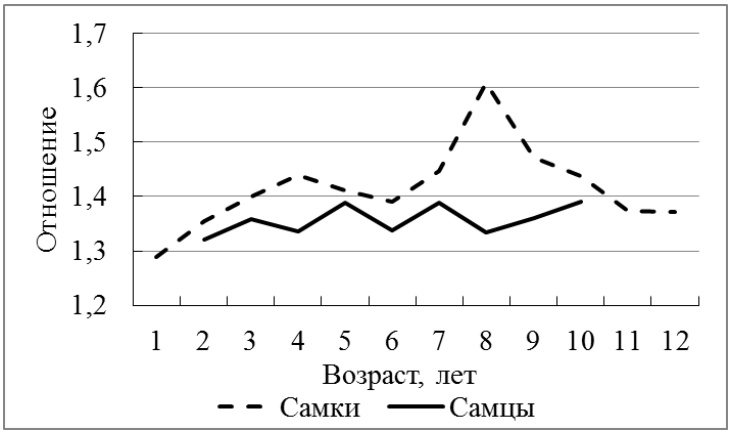


Рисунок 60 - Отношение «длина отолита/ширина отолита» полярной камбалы акватории о-ва Кий Онежского залива

4.5.2 Юго-восточная часть Баренцева моря

Для всех районов исследований рассчитаны уравнения и построены соответствующие графики зависимости длины и массы отолита от длины тела рыбы.

Высокие значения коэффициентов детерминации зависимости длины отолита от длины тела рыбы, в большинстве районов (среднее значение у самок – 0,838, у самцов – 0,795) свидетельствуют о сильной корреляционной

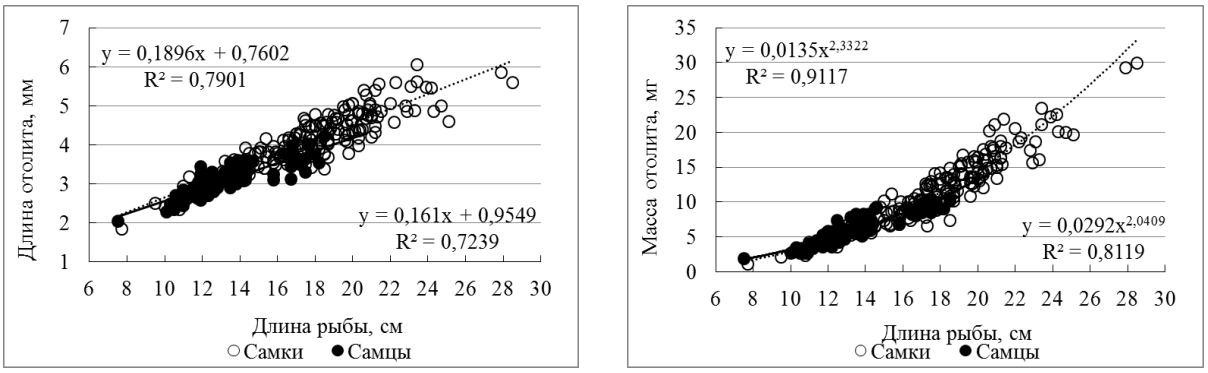
связи между длиной рыбы и длиной отолита. Для зависимости массы отолита от длины тела рыбы, коэффициенты детерминации несколько выше (среднее значение у самок 0,921, у самцов - 0,869). При сравнении коэффициентов по половому признаку оказалось, что в большинстве случаев он имеет более высокие значения у самок (Таблица 12).

Таблица 12 - Уравнения линейного и весового роста отолитов полярной камбалы

Район исследований	Зависимость длины отолита от длины тела		Зависимость массы отолита от длины тела рыбы	
	Самки			
Чёшская губа	$y = 0,1896x + 0,7602$	$R^2 = 0,7901$	$y = 0,0135x^{2,3322}$	$R^2 = 0,9117$
Поморский пролив	$y = 0,1820x + 0,6639$	$R^2 = 0,8095$	$y = 0,0254x^{2,0534}$	$R^2 = 0,8578$
Печорское море (Печорская губа)	$y = 0,1912x + 0,6004$	$R^2 = 0,8737$	$y = 0,0129x^{2,3075}$	$R^2 = 0,9410$
Печорское море (район пос. Варандей)	$y = 0,2018x + 0,4000$	$R^2 = 0,9247$	$y = 0,0123x^{2,3231}$	$R^2 = 0,9801$
Печорское море (Море)	$y = 0,1931x + 0,4386$	$R^2 = 0,8379$	$y = 0,0078x^{2,4643}$	$R^2 = 0,9350$
Вайгачский район	$y = 0,1922x + 0,5210$	$R^2 = 0,7894$	$y = 0,0102x^{2,3641}$	$R^2 = 0,8998$
	Самцы			
Чёшская губа	$y = 0,1610x + 0,9549$	$R^2 = 0,7239$	$y = 0,0292x^{2,0409}$	$R^2 = 0,8119$
Поморский пролив	$y = 0,1537x + 0,9143$	$R^2 = 0,7907$	$y = 0,0314x^{1,9317}$	$R^2 = 0,8745$
Печорское море (Печорская губа)	$y = 0,2423x - 0,1215$	$R^2 = 0,8915$	$y = 0,0048x^{2,7135}$	$R^2 = 0,8975$
Печорское море (район пос. Варандей)	$y = 0,1877x + 0,4433$	$R^2 = 0,9672$	$y = 0,0142x^{2,2339}$	$R^2 = 0,9743$
Печорское море (Море)	$y = 0,1857x + 0,4428$	$R^2 = 0,8452$	$y = 0,0094x^{2,4170}$	$R^2 = 0,9213$
Вайгачский район	$y = 0,1730x + 0,6731$	$R^2 = 0,5517$	$y = 0,0099x^{2,3801}$	$R^2 = 0,7357$

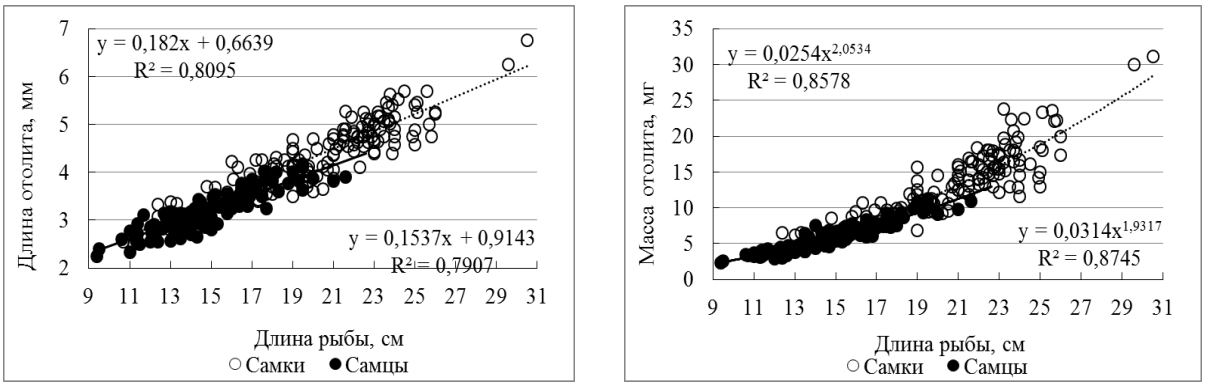
В ходе исследований в юго-восточной части Баренцева моря, также, как и в Белом море, выявлено, что зависимость длины отолита от длины тела имеет вид линейной, зависимость массы отолита от длины тела рыбы – степенной функции и эти параметры, в большинстве районов, не зависят от пола полярной камбалы. По линиям регрессии можно сказать, что в большинстве районов эти зависимости у самок незначительно выше, чем у самцов (Рисунок

61-69). Исключение составляет Печорская губа Печорского моря, где отолиты самцов растут быстрее.



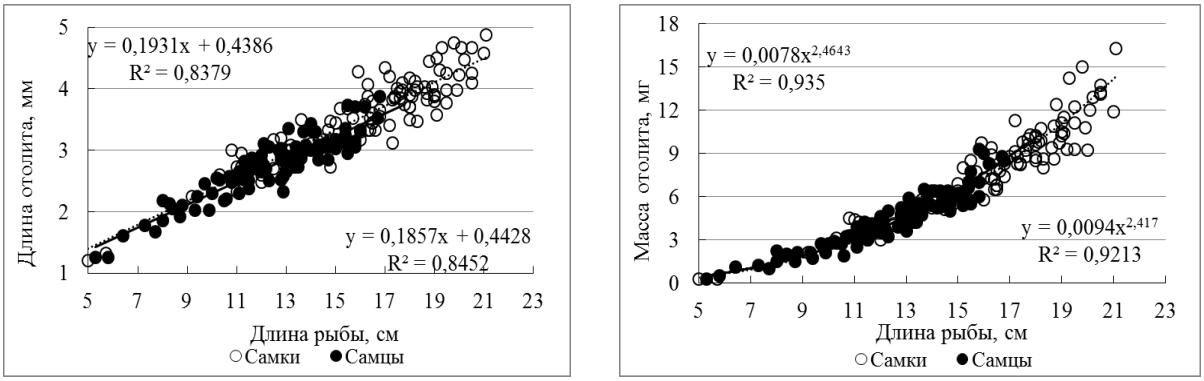
а б

Рисунок 61 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Чёшской губе



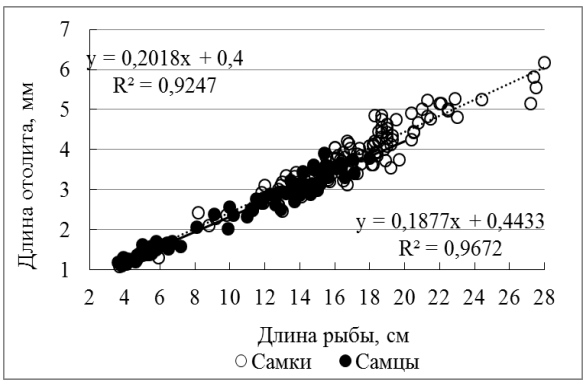
а б

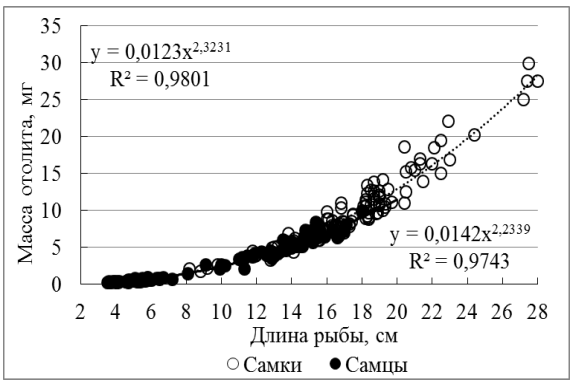
Рисунок 62 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Поморском проливе



а б

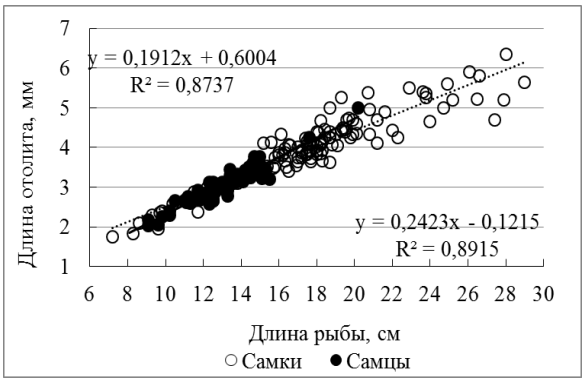
Рисунок 63 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в районе Море Печорского моря

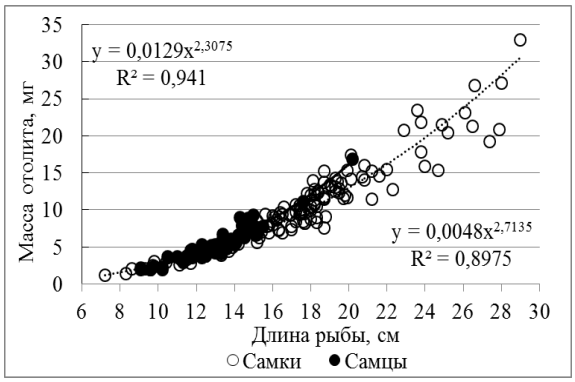




а б

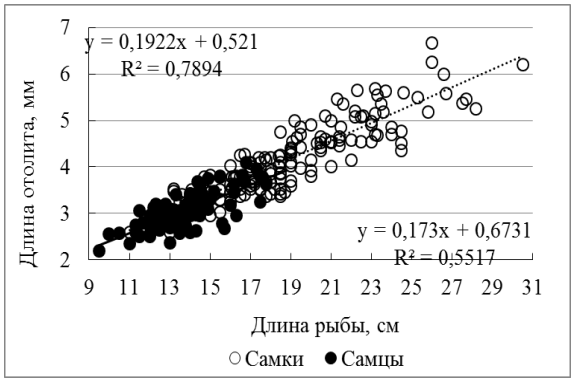
Рисунок 64 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в районе пос. Варандей Печорского моря

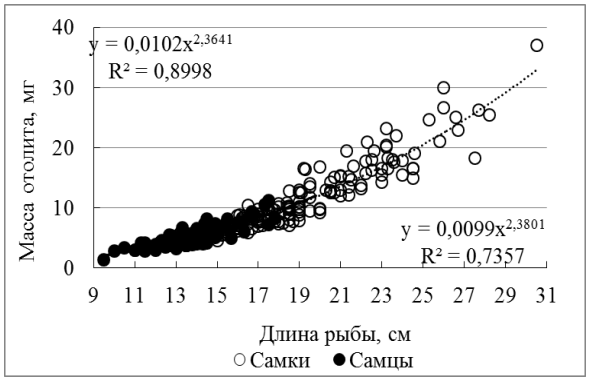




а б

Рисунок 65 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Печорской губе Печорского моря





а б

Рисунок 66 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Вайгачском районе

Также, как в Белом море, начиная с периода начала созревания, отолиты самок крупнее отолитов самцов (Рисунок 67, 72, 74, 76).

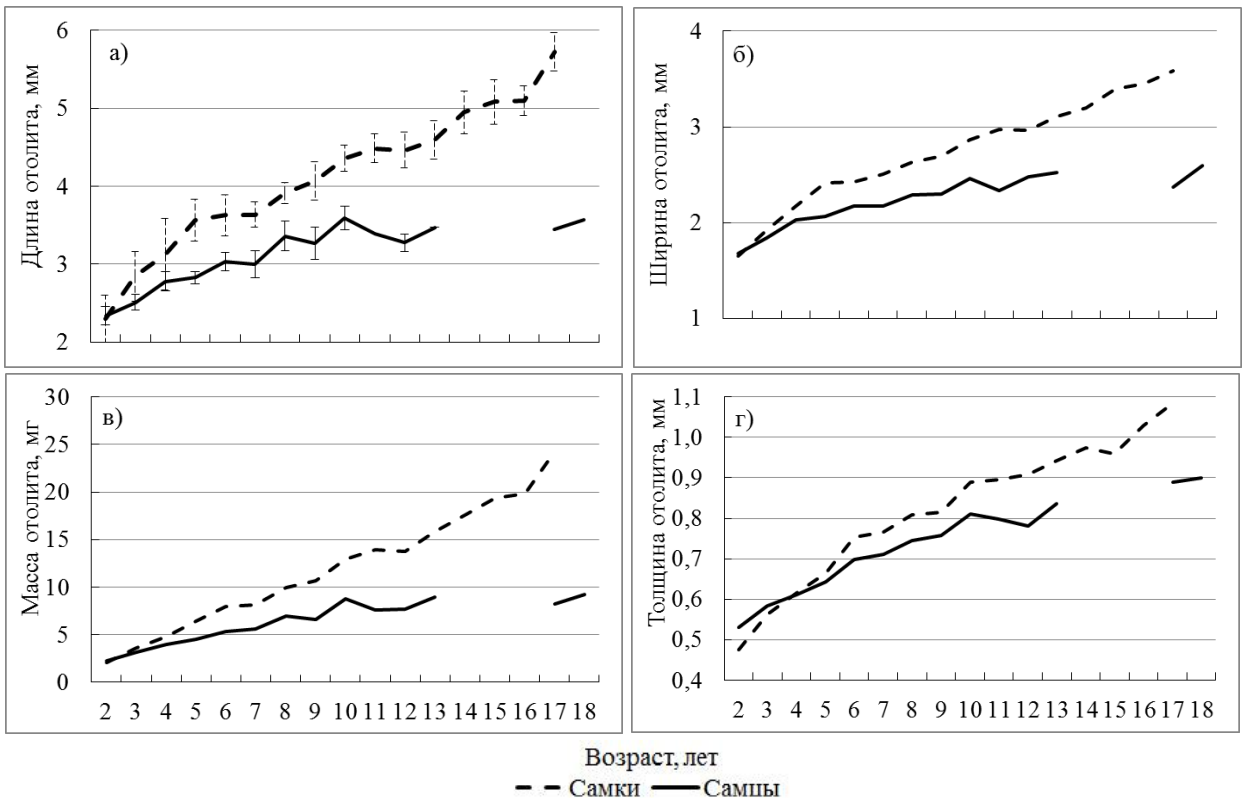


Рисунок 67 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Чёшской губе юго-восточной части Баренцева моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

В Чёшской губе линейные параметры отолитов одноразмерных самцов несколько выше, чем у самок, до достижения ими длины 14-16 см. Дальше различия сглаживаются (Рисунок 68).

В Поморском проливе отолиты самок, для рыб с размером 10-11 см, растут быстрее, чем одноразмерные самцы (Рисунок 70).

В Печорском море в прибрежных районах (Печорская губа и район пос. Варандей) отолиты самок и самцов несколько крупнее отолитов одновозрастных рыб в районе Море (Рисунок 71).

Параметры отолитов одноразмерных рыб в Печорском море не зависят от пола и местообитания, линии графиков практически сливаются в один (Рисунок 72).

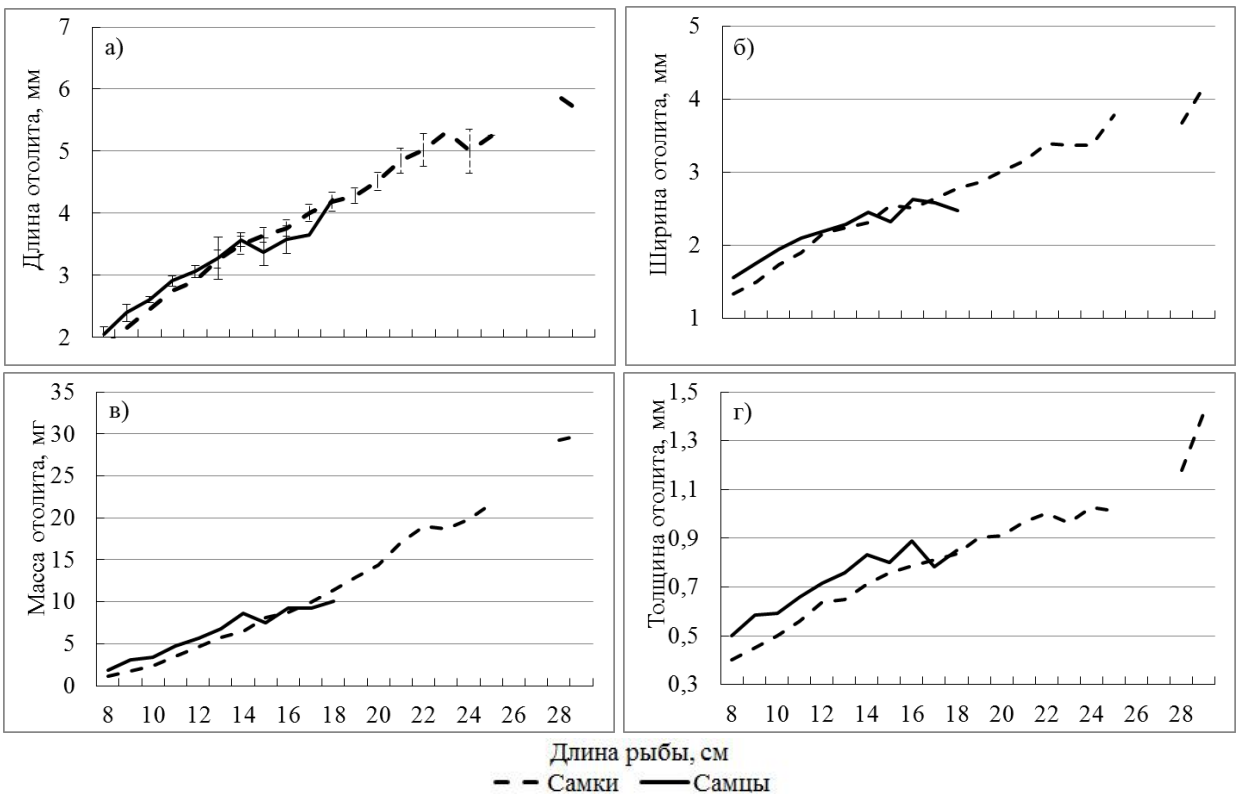


Рисунок 68 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Чёшской губе юго-восточной части Баренцева моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

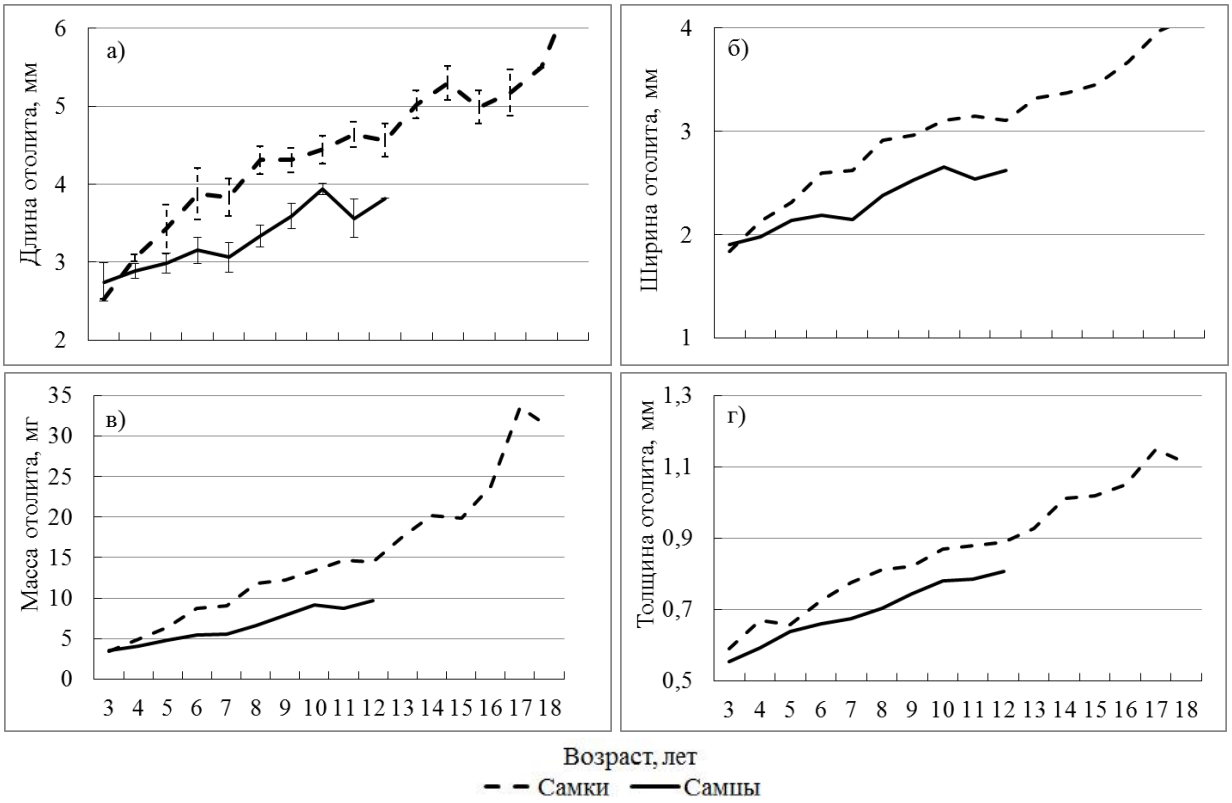


Рисунок 69 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Поморском проливе юго-восточной части Баренцева моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

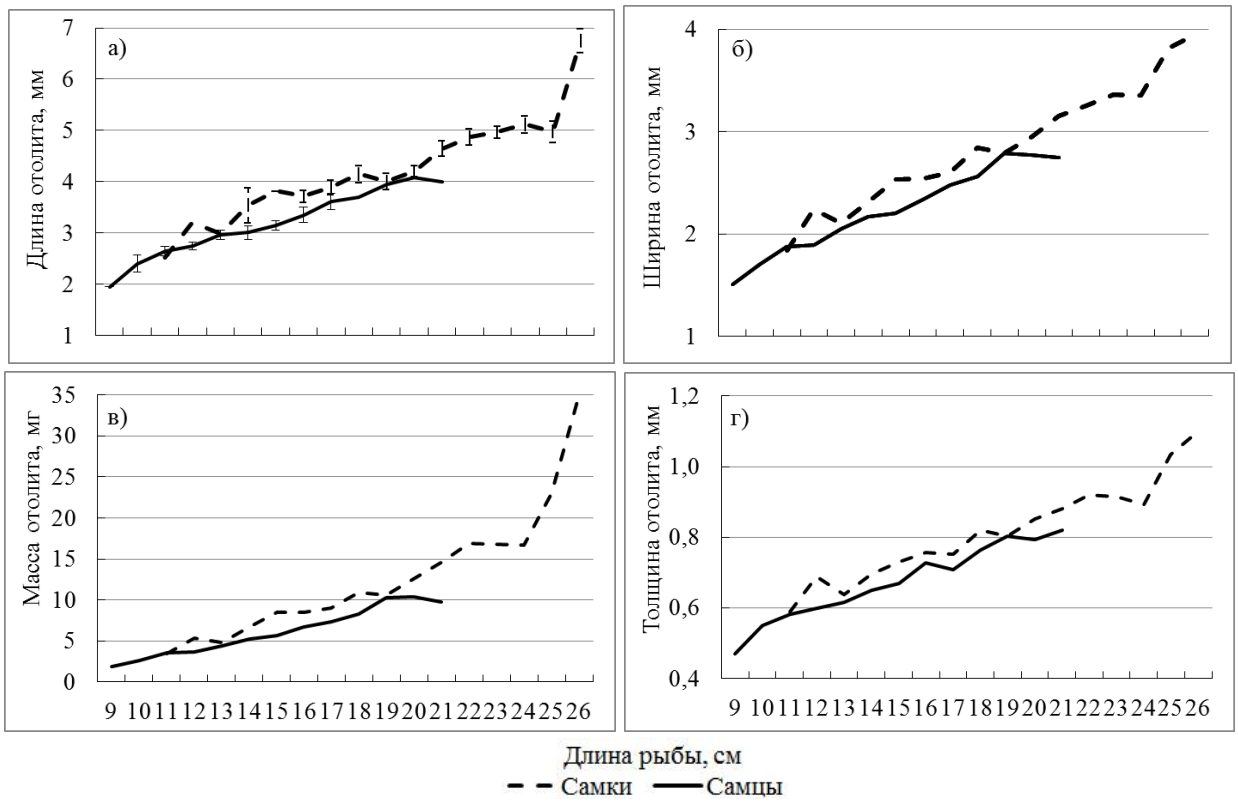


Рисунок 70 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Поморском проливе юго-восточной части Баренцева моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

В ходе исследований рассчитаны коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту по каждому району, результаты представлены в таблицах 13-16.

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.

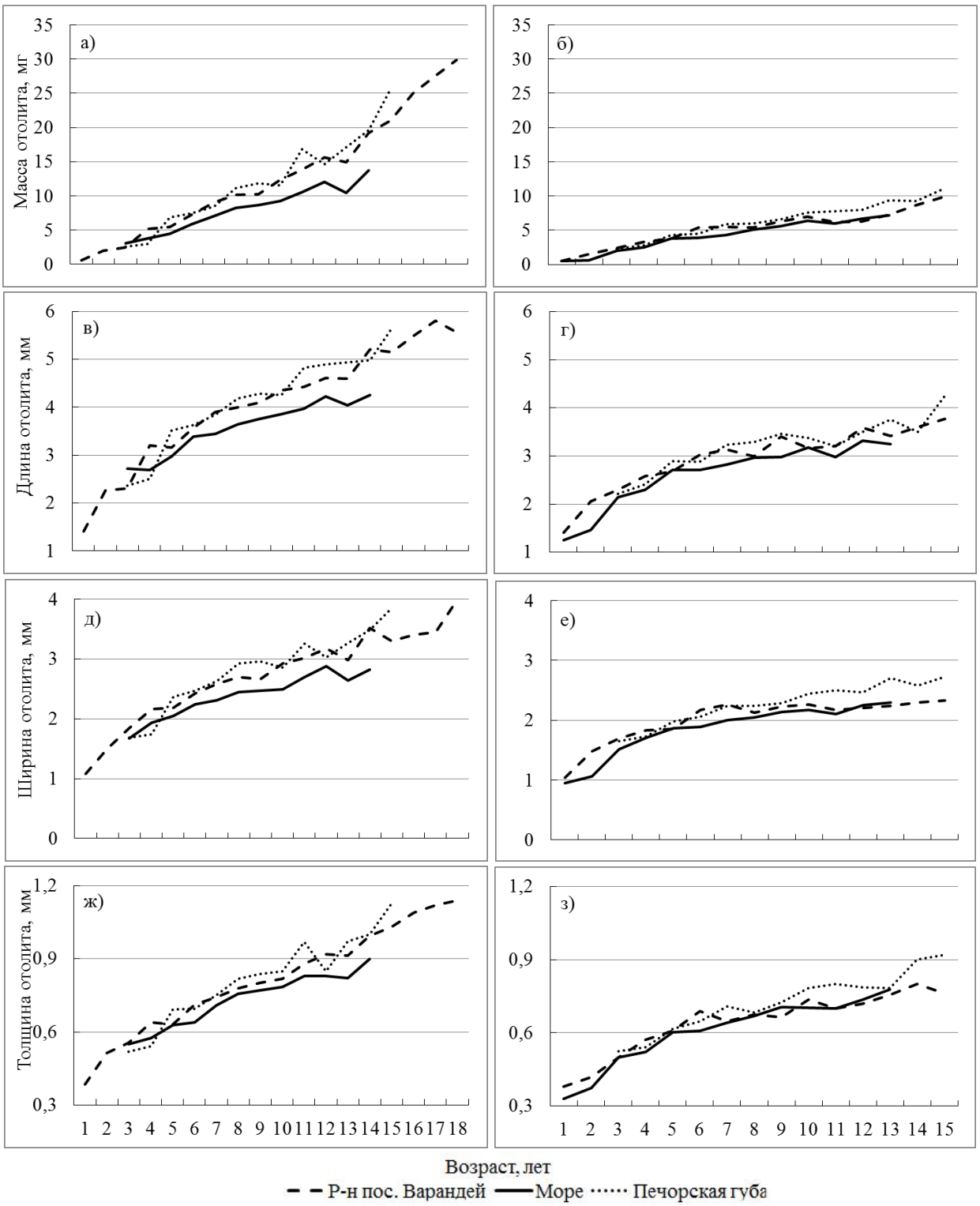


Рисунок 71 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Печорском море юго-восточной части Баренцева моря: а), в), д), ж) – самки, б) г), е), з) – самцы

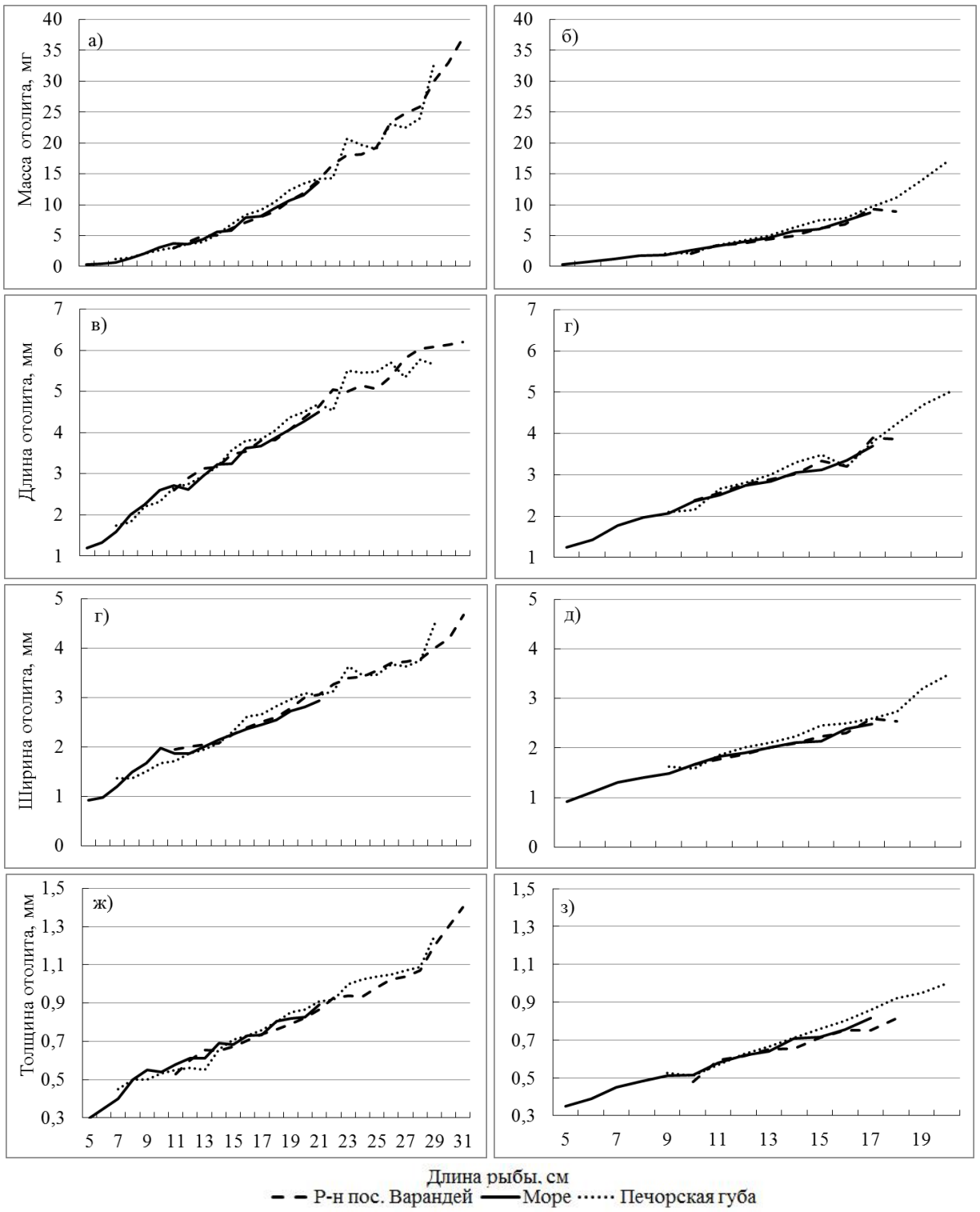


Рисунок 72 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Печорском море юго-восточной части Баренцева моря: а), в), д), ж) – самки, б) г), е), з) – самцы

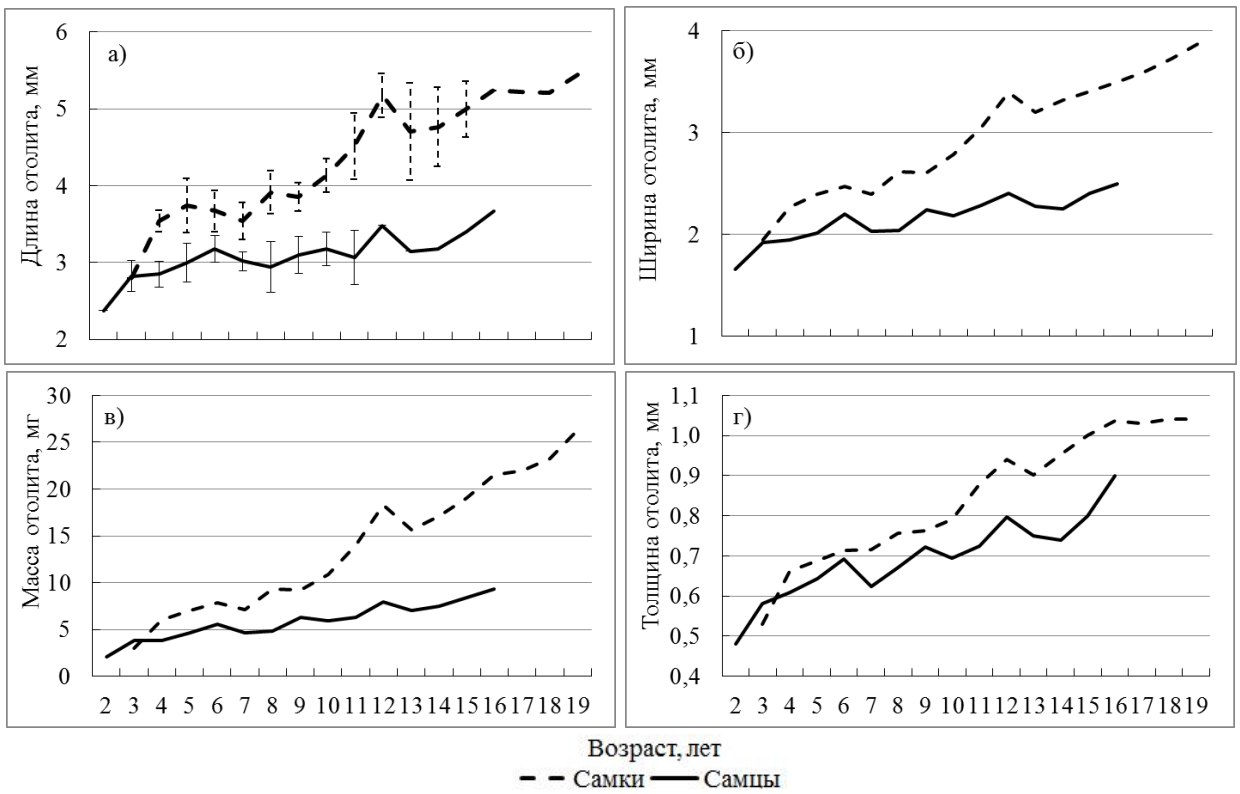


Рисунок 73 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Вайгачском районе юго-восточной части Баренцева моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

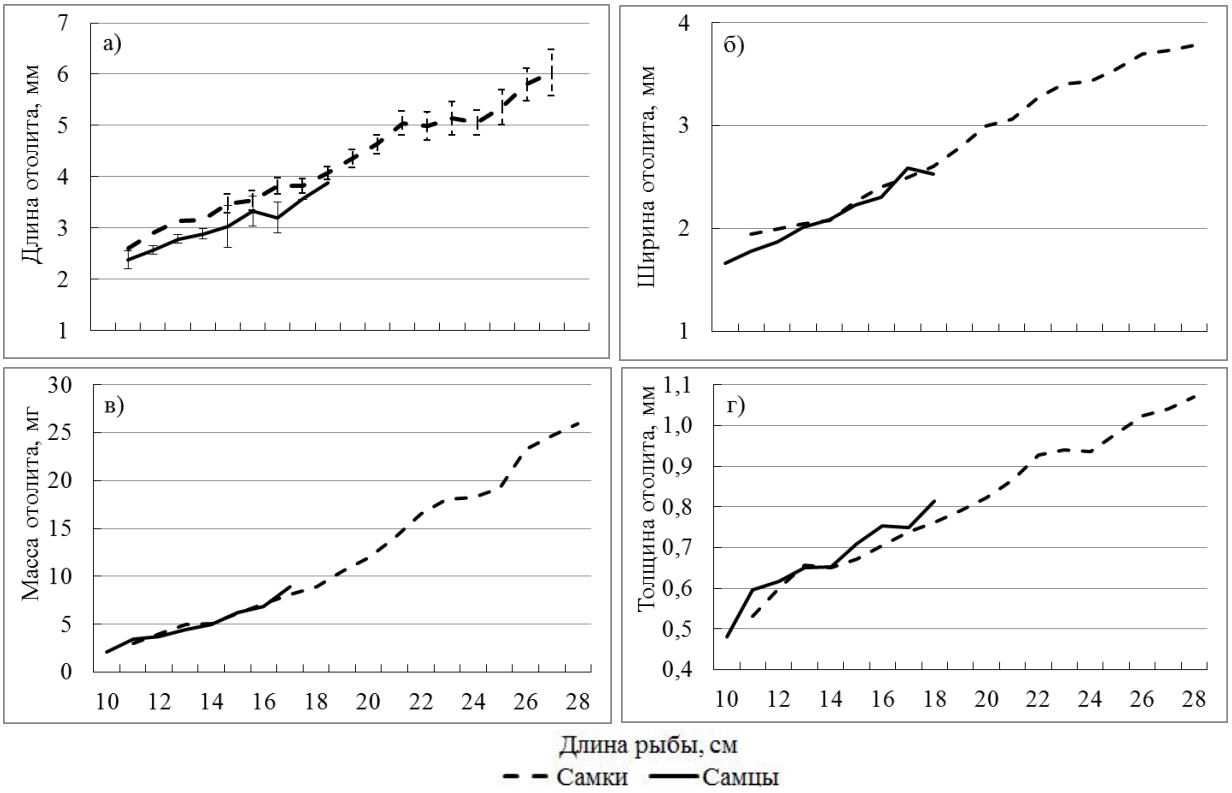


Рисунок 74 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Вайгачском районе юго-восточной части Баренцева моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

Таблица 13 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Чёшской губы

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,8184	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7192	0,6907	-	-	-	-
Длина отолита	0,8832	0,7113	0,7041	-	-	-
Ширина отолита	0,8432	0,6551	0,7149	0,8793	-	-
Толщина отолита	0,8359	0,6966	0,8124	0,8539	0,8497	-
Масса отолита	0,8984	0,7878	0,8165	0,9036	0,8639	0,9079
Самки						
Масса тела	0,8670	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,8575	0,8043	-	-	-	-
Длина отолита	0,9008	0,7379	0,7947	-	-	-
Ширина отолита	0,9225	0,7796	0,8308	0,9161	-	-
Толщина отолита	0,9012	0,7283	0,8500	0,8438	0,8768	-
Масса отолита	0,9289	0,8451	0,8636	0,9218	0,9331	0,9064

Таблица 14 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Поморского пролива

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,6850	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7552	0,5335	-	-	-	-
Длина отолита	0,8892	0,6025	0,6188	-	-	-
Ширина отолита	0,9108	0,6264	0,7157	0,8926	-	-
Толщина отолита	0,7958	0,5683	0,7989	0,6686	0,7957	-
Масса отолита	0,9348	0,6720	0,8047	0,8939	0,9435	0,8725
Самки						
Масса тела	0,9130	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7799	0,6295	-	-	-	-
Длина отолита	0,8769	0,7901	0,7086	-	-	-
Ширина отолита	0,8671	0,7500	0,7233	0,8879	-	-
Толщина отолита	0,7778	0,6275	0,8417	0,7548	0,7951	-
Масса отолита	0,9147	0,8309	0,7851	0,9098	0,8945	0,8527

Таблица 15 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Печорского моря

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,8917	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,8594	0,8088	-	-	-	-
Длина отолита	0,9616	0,8690	0,8154	-	-	-
Ширина отолита	0,9526	0,8474	0,8149	0,9674	-	-
Толщина отолита	0,9339	0,8479	0,8678	0,9309	0,9361	-
Масса отолита	0,9236	0,9144	0,8502	0,9491	0,9448	0,9353
Самки						
Масса тела	0,8572	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,8662	0,7579	-	-	-	-
Длина отолита	0,9445	0,7779	0,8106	-	-	-
Ширина отолита	0,9368	0,7844	0,7918	0,9456	-	-
Толщина отолита	0,9273	0,7951	0,8535	0,8949	0,9213	-
Масса отолита	0,9240	0,9157	0,8424	0,9110	0,9284	0,9199

Таблица 16 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Вайгачского района

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9433	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,6171	0,5027	-	-	-	-
Длина отолита	0,7428	0,7439	0,3214	-	-	-
Ширина отолита	0,8148	0,7950	0,4488	0,8509	-	-
Толщина отолита	0,7115	0,7114	0,5875	0,6217	0,7206	-
Масса отолита	0,8482	0,8628	0,5391	0,8967	0,9163	0,8198
Самки						
Масса тела	0,8772	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7693	0,7153	-	-	-	-
Длина отолита	0,8885	0,8155	0,6429	-	-	-
Ширина отолита	0,9062	0,8251	0,6919	0,9382	-	-
Толщина отолита	0,9008	0,8452	0,7551	0,8715	0,9093	-
Масса отолита	0,9262	0,9041	0,7511	0,9423	0,9560	0,9475

По аналогии с Белым морем проведены расчеты отношения «длина/ширина», в большинстве районов оно находится в диапазоне 1,3-1,6, минимальное значение – 1,26 у самок и 1,33 у самцов, максимальное – 1,68 у самок и 1,63 у самцов. Это отношение не зависит от пола, возраста и района, его значения имеют случайный характер. Для примера приведен график по

Печорской губе Печорского моря (Рисунок 75). Исключение составляет Чёшская губа, где данные значения выше у самок на протяжении почти всей жизни (Рисунок 76).

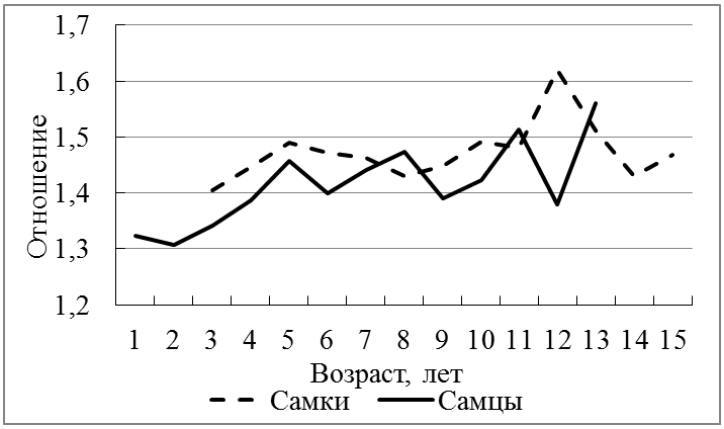


Рисунок 75 - Отношение «длина отолита/ширина отолита» полярной камбалы Печорской губы Печорского моря

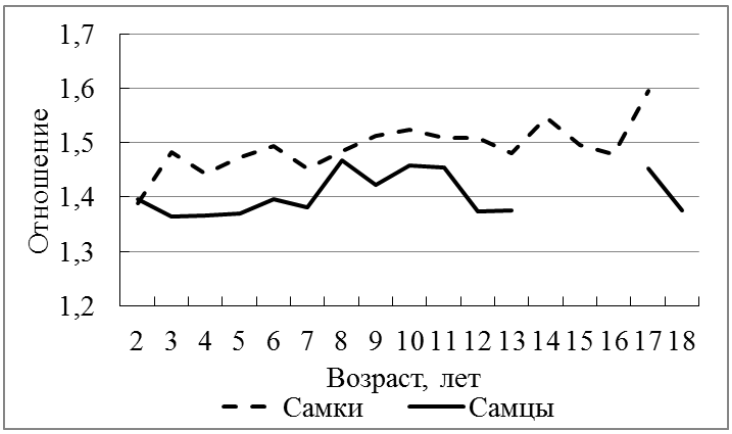


Рисунок 76 - Отношение «длина отолита/ширина отолита» полярной камбалы Чёшской губе

4.5.3 Юго-западная часть Карского моря

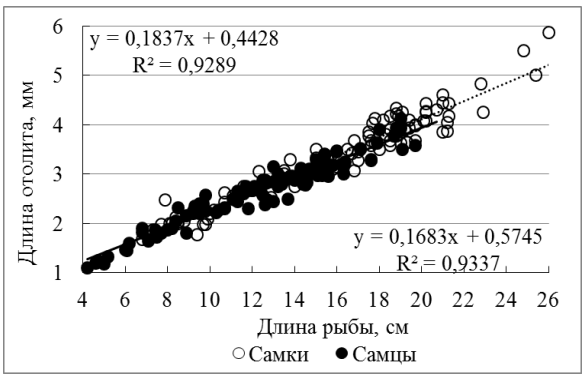
Для всех районов исследований рассчитаны уравнения и построены графики зависимости длины и массы отолита от длины тела рыбы. Высокие значения коэффициентов детерминации в большинстве районов (среднее значение у самок – 0,883, у самцов – 0,947) свидетельствуют о сильной корреляционной связи между длиной рыбы и длиной отолита. Для зависимости массы отолита от длины тела рыбы, коэффициенты детерминации выше (среднее значение у самок – 0,834, у самцов – 0,912). При

сравнении коэффициентов по половому признаку оказалось, что во всех случаях он больше у самок, Таблица 17.

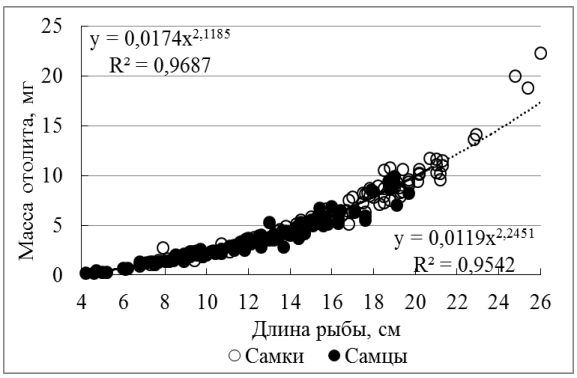
Таблица 17 - Уравнения линейного и весового роста отолитов полярной камбалы

Район исследований	Зависимость длины отолита от длины тела		Зависимость массы отолита от длины тела	
	Самки			
Карская губа	y = 0,1672x + 0,8778	R² = 0,8128	$y = 0,0225x^{2,0642}$	R² = 0,9173
Байдарацкая губа	y = 0,1837x + 0,4428	R² = 0,9289	$y = 0,0174x^{2,1185}$	R² = 0,9687
Западное побережье п-ова Ямал	y = 0,1719x + 0,5565	R² = 0,9092	$y = 0,0128x^{2,2268}$	R² = 0,9554
	Самцы			
Карская губа	y = 0,1633x + 0,6706	R² = 0,7247	$y = 0,0156x^{2,1621}$	R² = 0,8432
Байдарацкая губа	y = 0,1683x + 0,5745	R² = 0,9337	$y = 0,0119x^{2,2451}$	R² = 0,9542
Западное побережье п-ова Ямал	y = 0,1729x + 0,5036	R² = 0,8444	$y = 0,0149x^{2,1685}$	R² = 0,9390

Зависимость длины отолита от длины тела полярной камбалы в Карском море также имеет вид линейной, массы отолита от длины тела – степенной функции и эти параметры, в большинстве районов исследований, не зависят от пола полярной камбалы. Данные зависимости у самок Карской губы лишь незначительно выше, чем у самцов полярной камбалы из других районов моря (Рисунок 77-82).

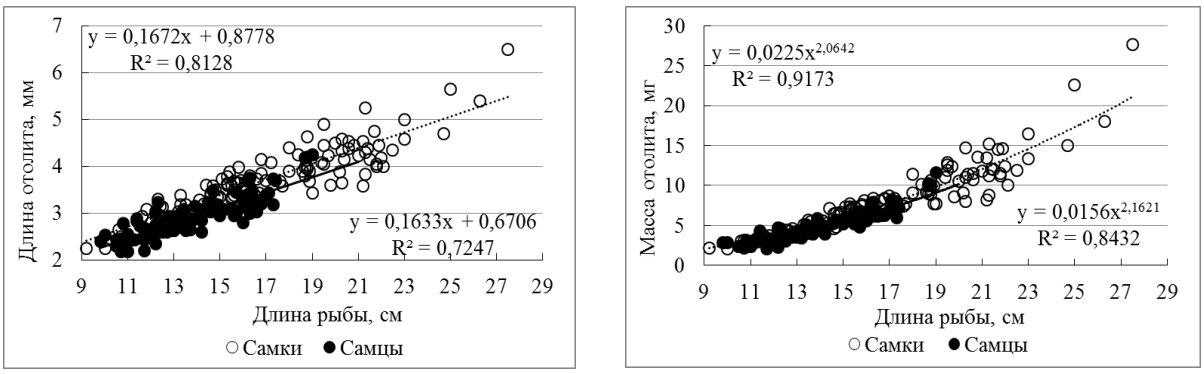


а



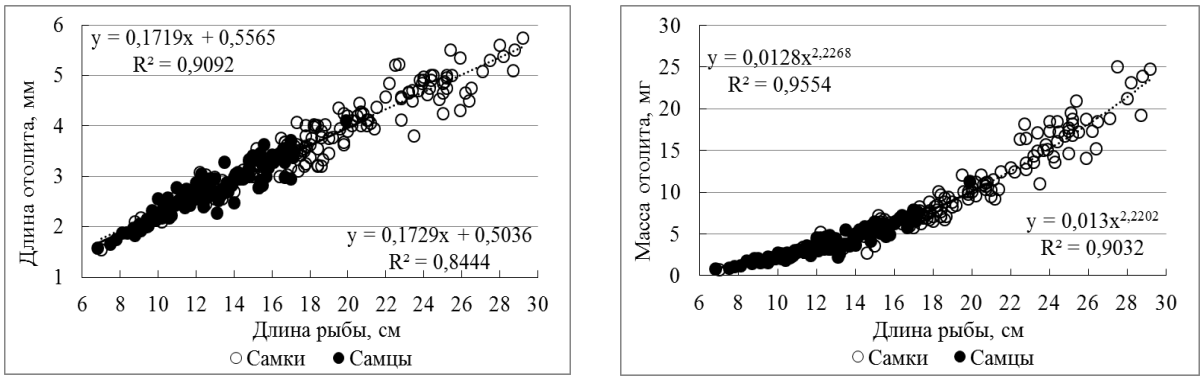
б

Рисунок 77 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Байдарацкой губе



а б

Рисунок 78 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы в Карской губе



а б

Рисунок 79 - Зависимость длины (а) и массы отолита (б) от зоологической длины тела полярной камбалы на западном побережье п-ова Ямал

Графические результаты работ по отолитометрии в юго-западной части Карского моря представлены на рисунках 80-88. Также, как в Белом и юго-восточной части Баренцева моря, отолиты самок повсеместно крупнее, чем у самцов, начиная с периода начала созревания. Зависимость параметров отолита от длины тела рыб не связаны с их половой принадлежностью, линии графиков практически сливаются в один. Только в Карской губе длина и ширина отолитов самок немного больше таковых у самцов (Рисунок 81а, 84б).

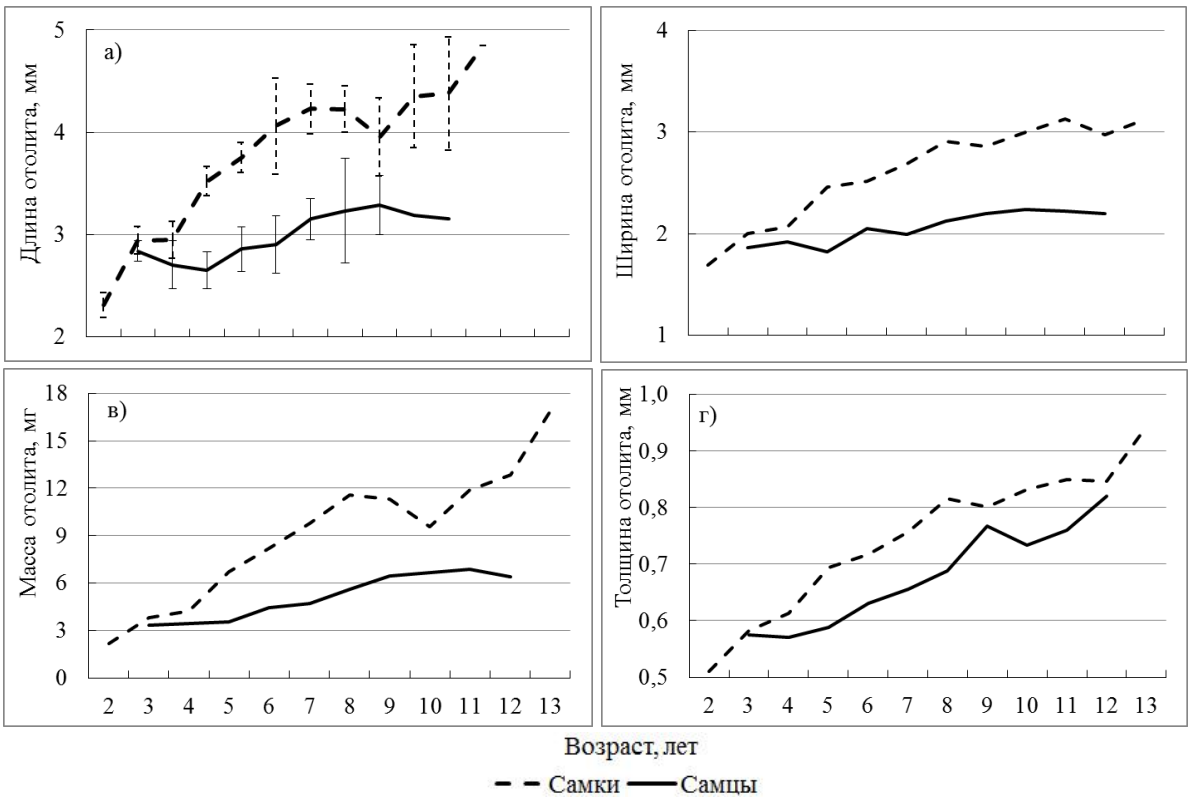


Рисунок 80 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Карской губе юго-западной части Карского моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

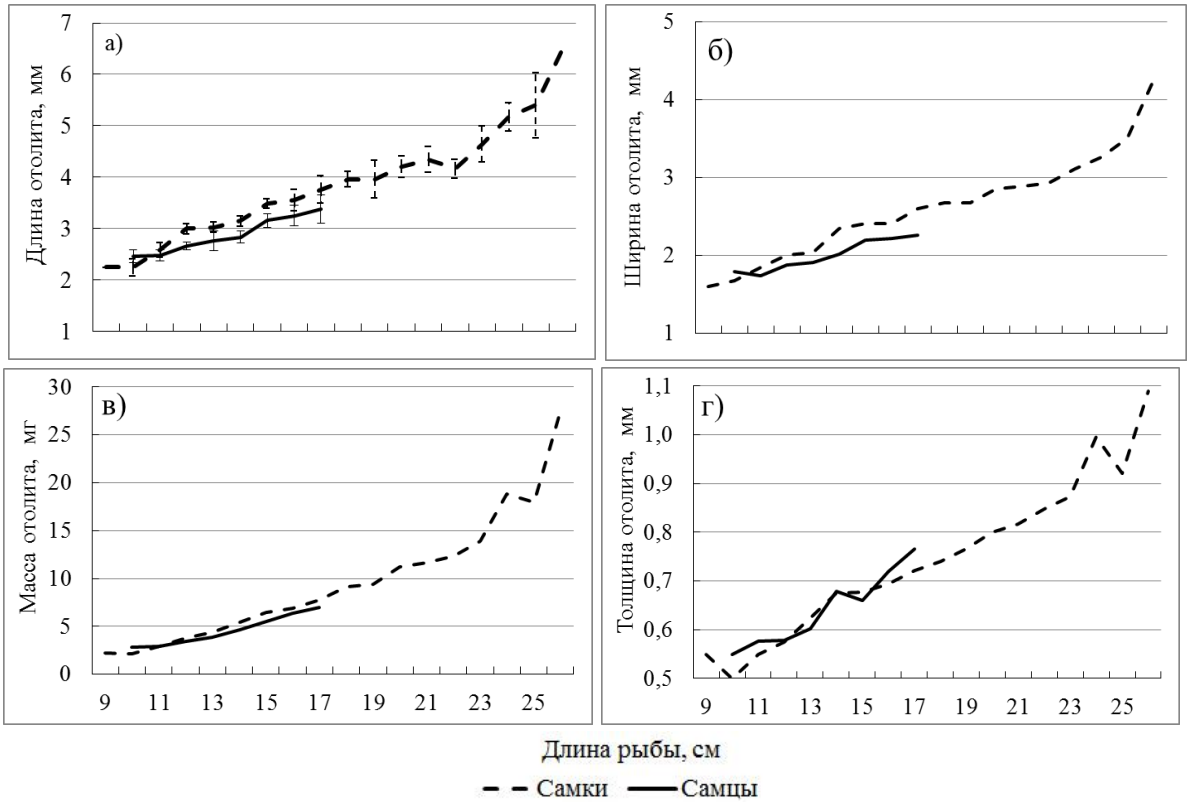


Рисунок 81 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Карской губе юго-западной части Карского моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

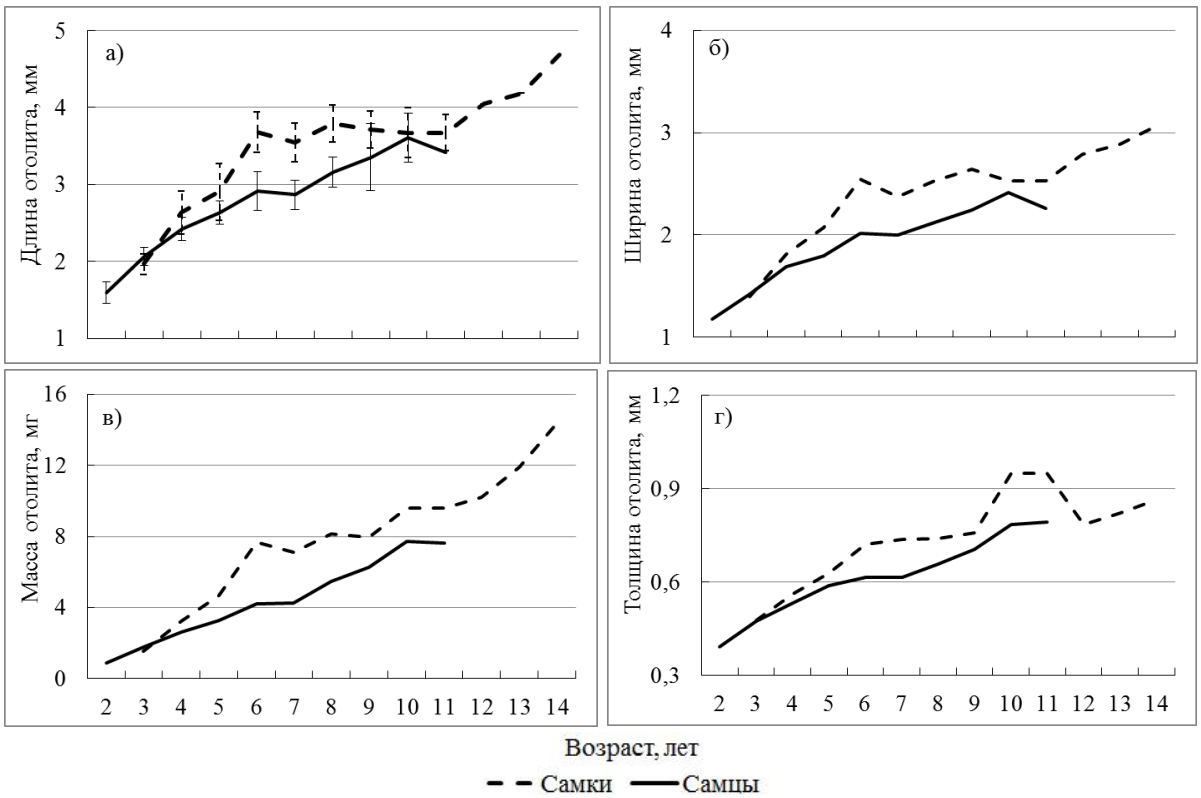


Рисунок 82 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы в Байдарацкой губе юго-западной части Карского моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

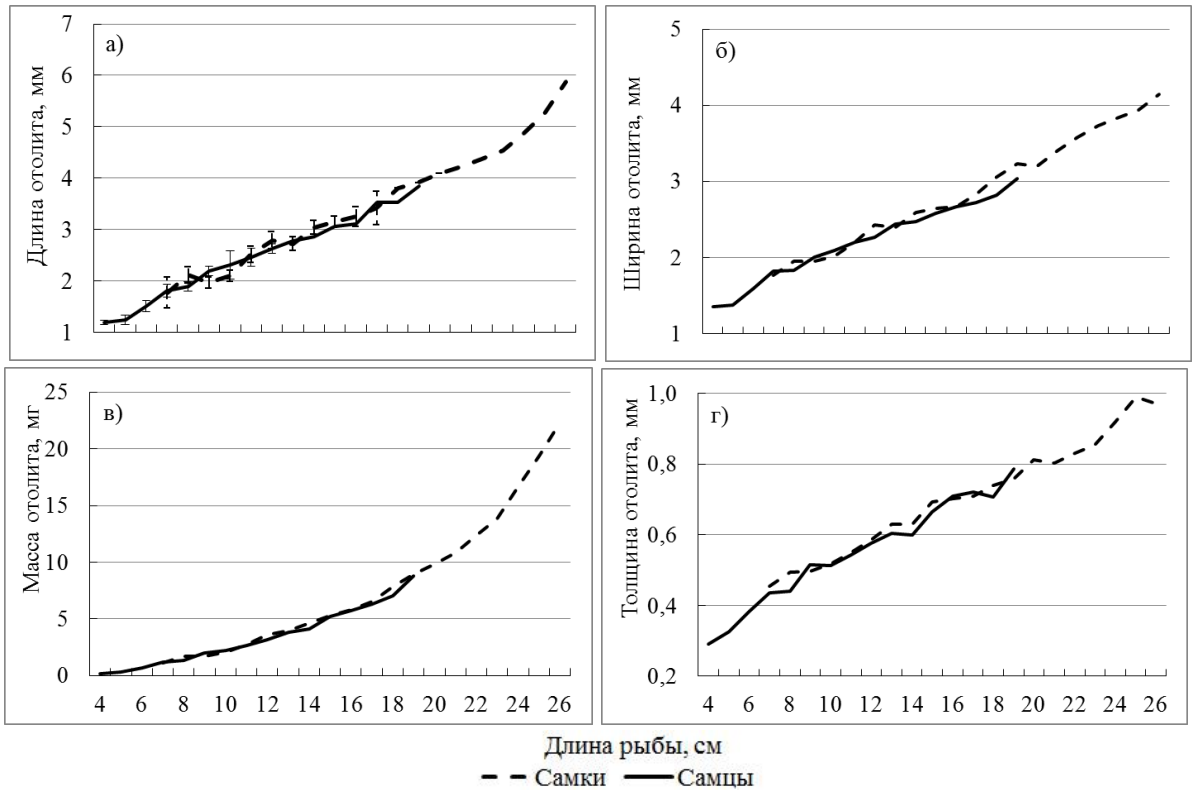


Рисунок 83 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы в Байдарацкой губе юго-западной части Карского моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

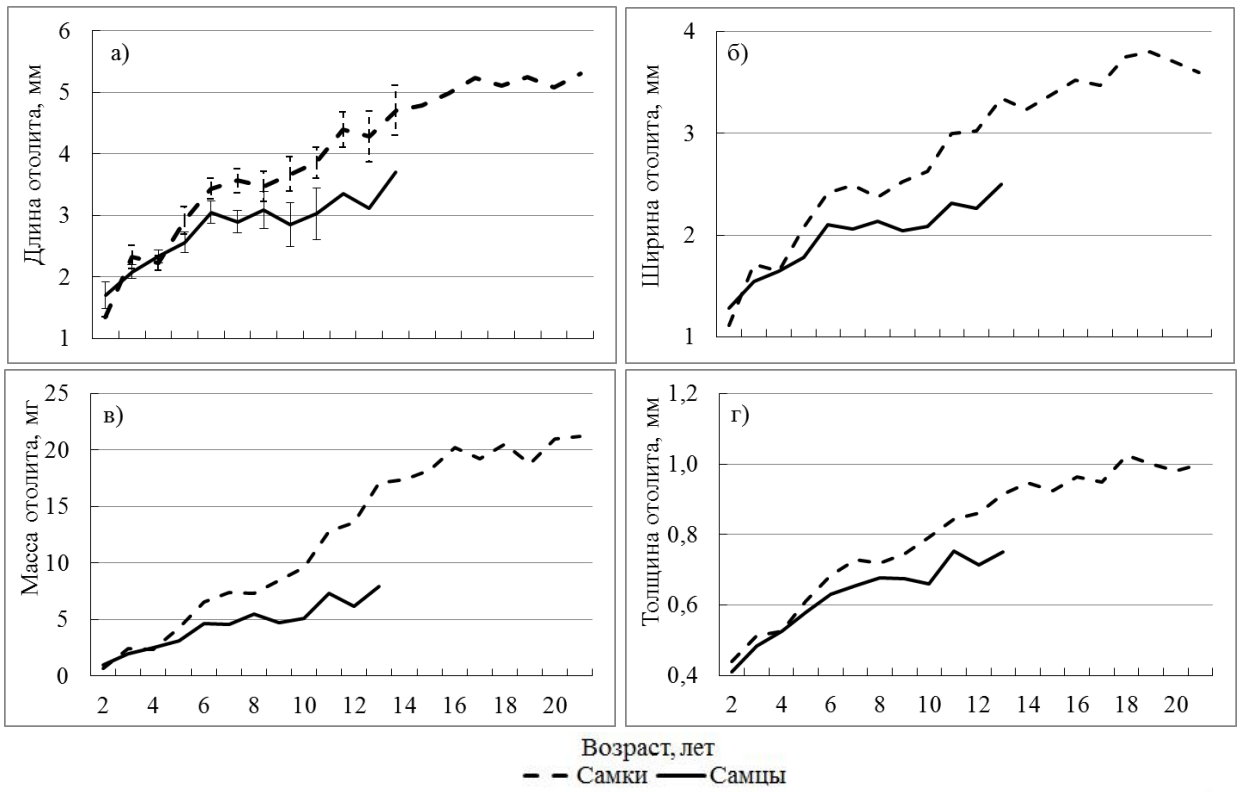


Рисунок 84 - Зависимость параметров отолита от возраста полярной камбалы на западном побережье п-ова Ямал юго-западной части Карского моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

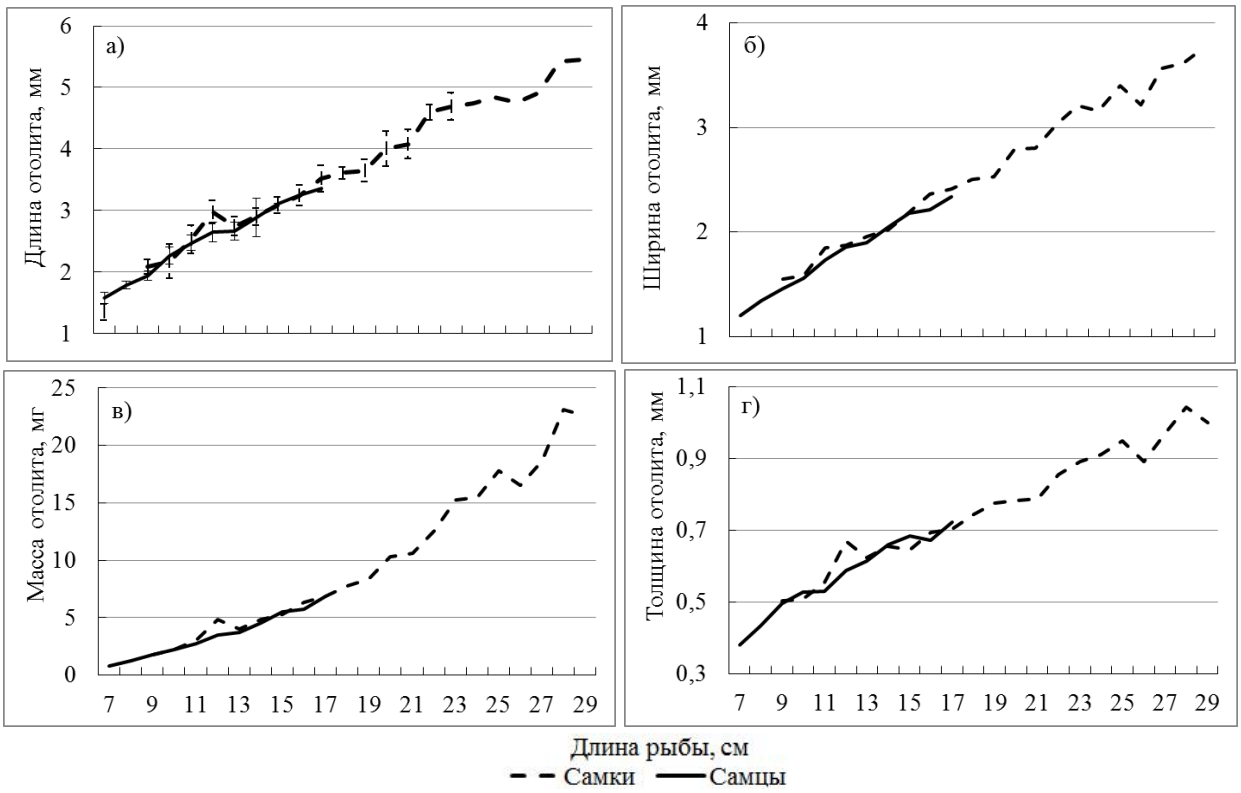


Рисунок 85 - Зависимость параметров отолита от длины полярной камбалы на западном побережье п-ова Ямал юго-западной части Карского моря: а) – длина отолита, б) – ширина отолита, в) – масса отолита, г) – толщина отолита

В процессе проведения работ, также рассчитаны коэффициенты корреляции по каждому району исследований, результаты которых представлены в таблицах 18-20.

В Карской губе и на западном побережья п-ова Ямал большинство значений коэффициентов 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 невысокой изменчивости полярной камбалы этого района.

Таблица 18 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Карской губы

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9666	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7650	0,7093	-	-	-	-
Длина отолита	0,8513	0,8762	0,5693	-	-	-
Ширина отолита	0,8193	0,8267	0,5349	0,9229	-	-
Толщина отолита	0,7965	0,7635	0,7761	0,6520	0,6597	-
Масса отолита	0,9148	0,9313	0,7270	0,9343	0,9223	0,8178
Самки						
Масса тела	0,9572	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,8459	0,8365	-	-	-	-
Длина отолита	0,8954	0,8692	0,7740	-	-	-
Ширина отолита	0,8816	0,8560	0,7670	0,9285	-	-
Толщина отолита	0,8950	0,8614	0,8277	0,8388	0,8330	-
Масса отолита	0,9182	0,9190	0,8392	0,9581	0,9382	0,9027

Таблица 19 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы Байдарацкой губы

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9190	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,8625	0,7869	-	-	-	-
Длина отолита	0,9574	0,8689	0,8127	-	-	-
Ширина отолита	0,9468	0,8388	0,8009	0,9654	-	-
Толщина отолита	0,9266	0,8364	0,8655	0,9092	0,8944	-
Масса отолита	0,9495	0,9464	0,8495	0,9518	0,9372	0,9141

Окончание таблицы 19

Самки						
Масса тела	0,9252	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7802	0,7112	-	-	-	-
Длина отолита	0,9638	0,9161	0,7519	-	-	-
Ширина отолита	0,9635	0,9157	0,7343	0,9680	-	-
Толщина отолита	0,9293	0,8621	0,8147	0,9146	0,9083	-
Масса отолита	0,9390	0,9754	0,7752	0,9546	0,9432	0,9092

Таблица 20 - Коэффициенты корреляции измеренных параметров отолита к длине и возрасту полярной камбалы западного побережья п-ова Ямал

Признак	Длина тела	Масса тела	Возраст рыбы	Длина отолита	Ширина отолита	Толщина отолита
Самцы						
Масса тела	0,9520	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,7889	0,7262	-	-	-	-
Длина отолита	0,9114	0,8832	0,7209	-	-	-
Ширина отолита	0,9205	0,8926	0,7439	0,9371	-	-
Толщина отолита	0,8801	0,8086	0,8496	0,8120	0,8479	-
Масса отолита	0,9316	0,9371	0,8172	0,9310	0,9515	0,8925
Самки						
Масса тела	0,9373	-	-	-	-	-
Возраст рыбы	0,8691	0,8434	-	-	-	-
Длина отолита	0,9466	0,8875	0,8226	-	-	-
Ширина отолита	0,9572	0,8946	0,8275	0,9629	-	-
Толщина отолита	0,9195	0,8582	0,8567	0,8978	0,9098	-
Масса отолита	0,9519	0,9576	0,8742	0,9491	0,9568	0,9210

Подобным образом, как в Белом и юго-восточной части Баренцева моря, проведены расчеты отношения «длина/ширина». По полученным данным, оно находится в диапазоне 1,2-1,6, минимальное значение – 1,22 у самок и 1,32 у самцов, максимальное – 1,56 у самок и 1,51 у самцов. Это отношение также не зависит от пола, возраста и района обитания камбалы, его значения имеют случайный характер – для примера приведен график по Байдарацкой губе (Рисунок 86).

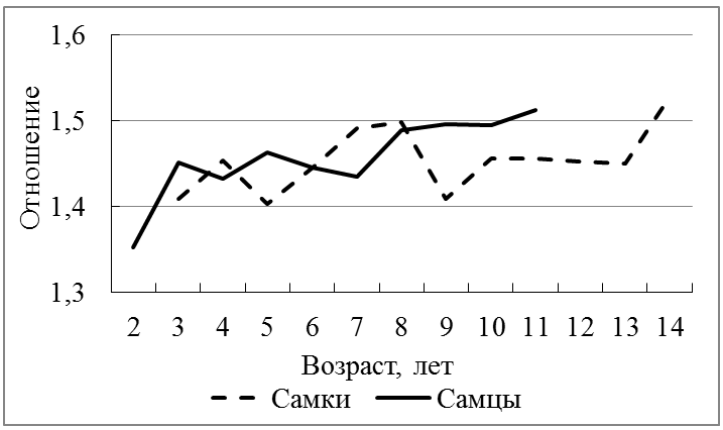


Рисунок 86 - Отношение «длина отолита/ширина отолита» полярной камбалы в Байдарацкой губе Карского моря

Сравнительный анализ расчетных данных, полученных материалов 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 отолитов – с возрастом рыб. Поскольку толщина имеет большие вариации в течение жизни, мы предлагаем для определения возраста как экспресс метод, использовать их массу, что подтверждается исследованиями в последние десятилетия [79, 130, 136, 137, 149, 157, 186, 185, 203] по другим видам рыб. Кроме этого, Кардинале [137] 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 [203]. Таким образом, для реконструкции длины полярной камбалы 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 точность уменьшается до 6%, в этом случае разница зависит от наполнения желудочно-кишечного тракта и стадии зрелости гонад. В большинстве исследованных районов коэффициент корреляции близок или выше 0,9.

Этот способ представляется нам объективным, поскольку позволяет сравнивать не только бассейны и районы различных морей, или более мелкие (локальные) области, например, рыбопромысловые участки. Для большей точности необходимо использовать методику построения размерно-весового ключа [112], что также гораздо легче и быстрее, чем определение возраста методом обжига, этот способ применяют при экспресс определении возраста. При его построении нужно помнить, что чем больше измеренных отолитов (величина выборки), тем меньше ошибок в определении возраста. Ниже, для примера, приведен размерно-возрастной ключ для особей полярной камбалы акватории о-ва Кий Онежского залива, как одного из районов с репрезентативным объемом выборки (Таблица 21, 22).

Таблица 21 - Размерно-возрастной ключ по длине 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

Таблица 22 - Размерно-возрастной ключ по массе отолита для самок полярной камбалы акватории о-ва Кий Онежского залива Белого моря, %

Масса отолита, мг	Возраст, лет											%
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
2	100,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100,0
3	-	80,0	20,0	-	-	-	-	-	-	-	-	100,0
4	-	75,0	-	25,0	-	-	-	-	-	-	-	100,0
5	-	33,3	50,0	16,7	-	-	-	-	-	-	-	100,0
6	-	11,1	88,9	-	-	-	-	-	-	-	-	100,0
7	-	-	29,4	58,8	5,9	5,9	-	-	-	-	-	100,0
8	-	-	-	83,3	16,7	-	-	-	-	-	-	100,0
9	-	-	13,3	73,3	13,3	-	-	-	-	-	-	100,0
10	-	-	6,3	37,5	50,0	6,3	-	-	-	-	-	100,0
11	-	-	-	50,0	25,0	-	25,0	-	-	-	-	100,0

Окончание таблицы 22

12	-	-	-	27,3	27,3	9,1	36,4	-	-	-	-	100,0
13	-	-	-	-	-	60,0	20,0	20,0	-	-	-	100,0
14	-	-	-	50,0	50,0	-	-	-	-	-	-	100,0
15	-	-	-	-	33,3	66,7	-	-	-	-	-	100,0
16	-	-	-	-	50,0	-	-	50,0	-	-	-	100,0
17	-	-	-	-	-	-	66,7	-	33,3	-	-	100,0
18	-	-	-	-	-	-	40,0	-	20,0	40,0	-	100,0
19	-	-	-	-	-	100,0	-	-	-	-	-	100,0
20	-	-	-	-	-	-	33,3	33,3	33,3	-	-	100,0
21	-	-	-	-	-	-	-	-	100,0	-	-	100,0
22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100,0	100,0

Метод используется в Европе, например, при определении возраста в ходе промысла балтийской трески и морской камбалы [136] однако для полярной камбалы он применен впервые.

Результаты отолитометрии не ограничиваются применением только в ихтиологии, их можно использовать при решении вопросов, связанных с палеонтологией, таксономией, стратиграфией, археологией, зоогеографией, биогеографией и эволюцией рыб [151, 154, 189, 199].

5 РОСТ ОТОЛИТОВ

Изучение роста животных представляет большой интерес для ученых. Для получения объективной информации о скорости роста того или иного вида или популяции рыб необходимо иметь достоверные данные по группе особей из локального местообитания или относительно изолированных от других подобных совокупностей. В этом случае камбаловые, в частности полярная камбала, является удобным объектом для проведения подобных исследований, так как она не совершает протяженных миграций и ее места обитаний, особенно в Белом море, географически разделены.

Рост – сложный количественный процесс, связанный с приращением массы и линейных размеров. Рыбы растут в течение всей жизни, при этом с возрастом темп роста снижается [25, 30]. Под скоростью или темпом роста рыбы подразумевают увеличение ее длины или массы за условно взятый промежуток времени [112]. Рост рыб представляет собой изменение длины и массы организма, его можно отобразить математической функцией, у которой числовые значения параметров будут постоянны; его изучение необходимо для оценки биологических параметров популяции, которые, в свою очередь, являются частью задач промысловой ихтиологии для изучения системы «запас-промысел» [119].

Одним из специфических признаков популяции является закономерность роста отолитов составляющих ее особей. Отолиты рыб начинают функционировать как регистрирующие структуры в самом раннем онтогенезе – еще до выклева рыб [5]. Рост рыбы и рост чешуи (а также костей и отолитов) закономерно связаны между собой и продолжаются всю жизнь [112, 174, 204]. Отолиты служат источником сведений истории жизни рыбы [160], и они хранят информацию о ежедневном приросте, размере, росте и онтогенезе рыб [153]. Одной из самых привлекательных характеристик отолитов является отсутствие резорбции. Это означает, что при неблагоприятных условиях, в том числе при отсутствии должного питания, минералы отолитов не будут расходоваться [174]. Таким образом, они являются одним из самых надежных

инструментов для определения возраста, темпов роста, структуры популяции оценки запасов, а также позволяют судить о биологических параметрах рыбы [134, 173, 174].

Для объективного изучения скорости роста необходимы наиболее широкий возрастной ряд и репрезентативная выборка по каждому возрастному классу. Рыбы обладают чрезвычайной изменчивостью показателей роста, в том числе при внутрипопуляционных сравнениях. К концу жизни длина и масса особи приближается к предельным (асимптотическим) значениям, которые характеризуются уравнением Берталанфи. Камбаловые виды рыб являются медленнорастущими, кривая роста слабо изогнута [55].

В работе рассмотрены следующие аспекты роста отолитов:

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

2) идентификация фактов пропуска нереста по размеру годовых колец 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 [66, 85, 172].

В процессе определения возраста полярной камбалы выявлено несколько типов роста отолитов: уменьшение скорости роста, особенно после возраста созревания (Рисунок 87а), равномерный (Рисунок 87б), неравномерный с пропуском нереста (Рисунок 87в). Они определяются визуально, или графическим способом (Рисунок 88) при наличии радиусов до каждого годового кольца. Автором установлено, что в Белом море преимущественно встречаются типы роста отолитов полярной камбалы А и Б, в Мезенском заливе и Воронке Белого моря единично В. 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.

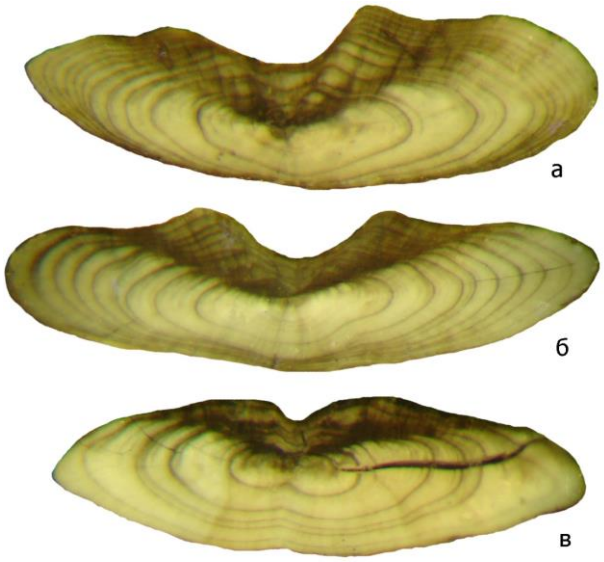


Рисунок 87 - Типы роста отолитов полярной камбалы: а) – уменьшение скорости роста, б) - равномерный рост, в) - неравномерный рост с пропуском нереста

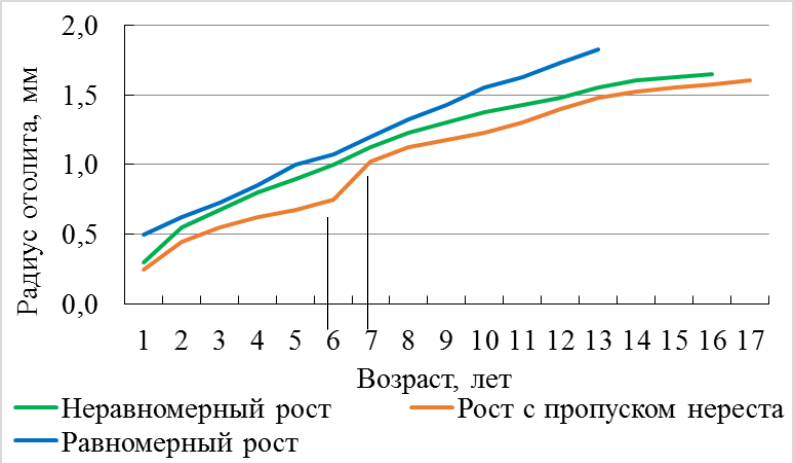


Рисунок 88 - Графические типы роста отолитов полярной камбалы

В ходе проведения работ обнаружены зоны увеличенного прироста после наступления половой зрелости. Автор предлагает называть их зонами пропуска нереста. Доказательством обнаружения таких зон, является стадия

зрелости гонад VI-II в преднерестовый период для повторно нерестующих рыб в текущем году. Данное явление более характерно для особей полярной камбалы в юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей (Рисунок 89).

Рисунок 89 - Возможный пропуск нереста полярной камбалы в Карском море (показано стрелкой) [104]

5.1 Белое море

Ниже, на Рисунок 90 виден размер кольца первого года жизни рыбы (отмечен красной точкой) самок полярной камбалы в Двинском заливе. Для удобства фотографирования центр отолита сдвинут к отметке 10 окуляр-микрометра.

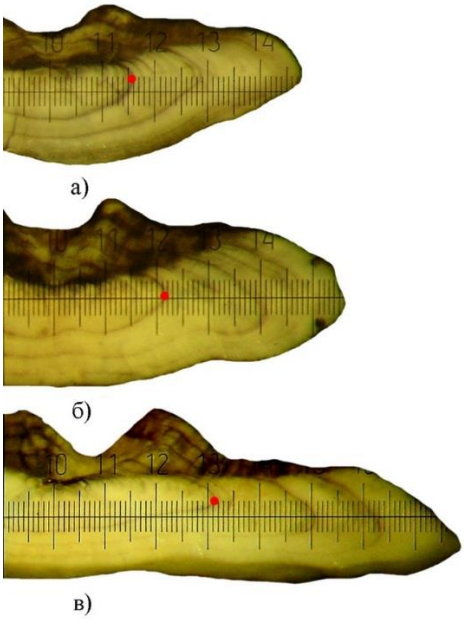


Рисунок 90 - Размер кольца первого года жизни отолитов самок полярной камбалы по районам в Двинском заливе: а) – Участок Море, б) – Унская губа, в) – Яндова губа

Для всех районов исследований рассчитаны уравнения зависимости длины и массы отолита от длины тела полярной камбалы (Таблица 23).

Высокие значения коэффициентов детерминации в большинстве районов (выше 0,9) свидетельствуют о сильной корреляционной связи между длиной тела, длиной и массой отолита, причем значения коэффициентов выше для связи: длина рыбы – масса отолита.

Таблица 23 - Уравнения зависимости длины и массы отолита от длины тела полярной камбалы в разных районах Белого моря

Район исследований	Зависимость длина отолита – длина рыбы		Зависимость масса отолита – длина рыбы	
	Самки			
Кандалакшский залив	$y = 0,1801x + 0,5336$	$R^2 = 0,9096$	$y = 0,0129x^{2,2092}$	$R^2 = 0,9660$
Онежский залив (о-в Кий)	$y = 0,2015x + 0,6144$	$R^2 = 0,9111$	$y = 0,0301x^{2,0737}$	$R^2 = 0,9336$
Онежский залив (Море)	$y = 0,1776x + 1,1551$	$R^2 = 0,8171$	$y = 0,0556x^{1,8719}$	$R^2 = 0,8734$
Онежский залив (р. Колежма)	$y = 0,1901x + 0,7992$	$R^2 = 0,8423$	$y = 0,0509x^{1,8738}$	$R^2 = 0,8850$
Онежский залив (о-в Большой Соловецкий)	$y = 0,1597x + 0,7452$	$R^2 = 0,9092$	$y = 0,0164x^{2,1519}$	$R^2 = 0,9594$
Двинский залив (Унская губа)	$y = 0,1829x + 0,6904$	$R^2 = 0,8664$	$y = 0,0120x^{2,3265}$	$R^2 = 0,9286$
Двинский залив (Яндова губа)	$y = 0,1993x + 0,3372$	$R^2 = 0,8113$	$y = 0,0141x^{2,2426}$	$R^2 = 0,8537$
Двинский залив (Море)	$y = 0,1700x + 0,8914$	$R^2 = 0,8846$	$y = 0,0317x^{1,9470}$	$R^2 = 0,9182$
Мезенский залив	$y = 0,1771x + 0,9161$	$R^2 = 0,8524$	$y = 0,0239x^{2,1118}$	$R^2 = 0,9140$
Воронка Белого моря	$y = 0,1832x + 0,9736$	$R^2 = 0,7316$	$y = 0,0179x^{2,2310}$	$R^2 = 0,8607$
	Самцы			
Кандалакшский залив	$y = 0,2207x + 0,0426$	$R^2 = 0,9270$	$y = 0,0099x^{2,3164}$	$R^2 = 0,9663$
Онежский залив (о-в Кий)	$y = 0,2027x + 0,5599$	$R^2 = 0,8739$	$y = 0,0159x^{2,3578}$	$R^2 = 0,9497$
Онежский залив (Море)	$y = 0,1658x + 1,1036$	$R^2 = 0,6950$	$y = 0,0319x^{2,0848}$	$R^2 = 0,8068$
Онежский залив (р. Колежма)	$y = 0,1696x + 1,0448$	$R^2 = 0,6544$	$y = 0,0236x^{2,1877}$	$R^2 = 0,8090$
Онежский залив (о-в Большой Соловецкий)	$y = 0,1750x + 0,5211$	$R^2 = 0,8668$	$y = 0,0095x^{2,3499}$	$R^2 = 0,9407$

Окончание таблицы 23

Двинский залив (Унская губа)	y = 0,2392x + 0,0244	R^2 = 0,9078	$y = 0{,}0017x^{3{,}1400}$	R^2 = 0,9582
Двинский залив (Яндова губа)	y = 0,1723x + 0,6865	R^2 = 0,6549	$y = 0{,}0071x^{2{,}4987}$	R^2 = 0,8484
Двинский залив (Море)	y = 0,1607x + 0,8391	R^2 = 0,5581	$y = 0{,}0318x^{1{,}9396}$	R^2 = 0,6962
Мезенский залив	y = 0,1932x + 0,5867	R^2 = 0,9161	$y = 0{,}0244x^{2{,}1047}$	R^2 = 0,9285
Воронка Белого моря	y = 0,1656x + 1,0254	R^2 = 0,7294	$y = 0{,}0282x^{2{,}0644}$	R^2 = 0,8501

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 [119]. Автор впервые предлагает использовать его для описания роста отолитов. Для примера приведены графические данные по полярной камбале Мезенского залива Белого моря (Рисунок 91, 95).

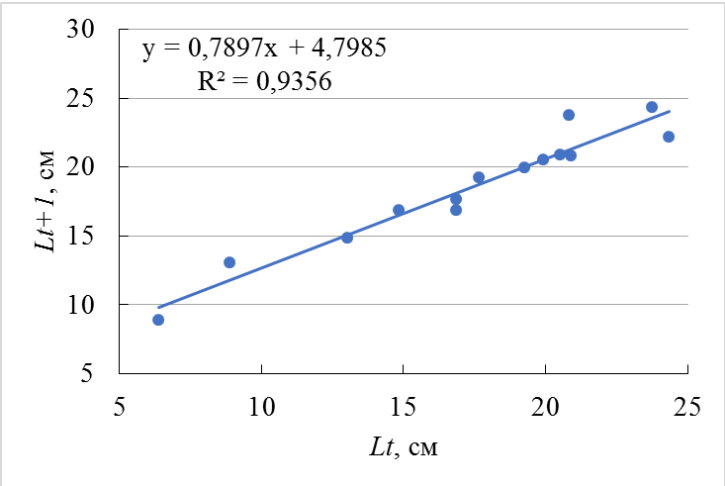


Рисунок 91 – Линейный рост самок полярной камбалы в Мезенском заливе Белого моря по уравнению Форда-Уолфорда

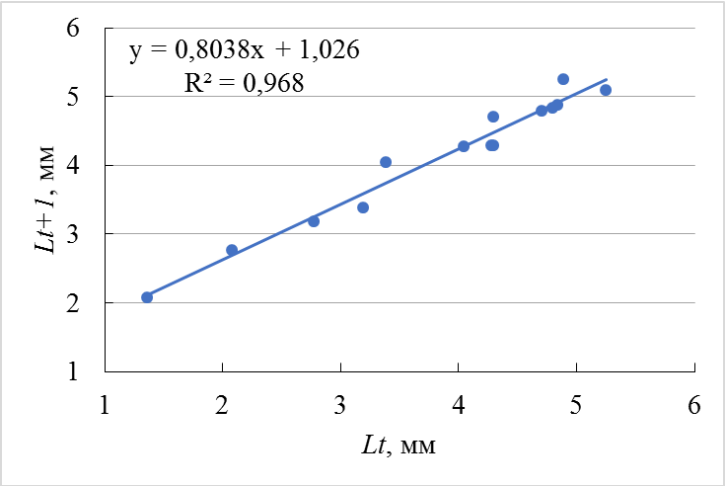


Рисунок 92 – Линейный рост отолитов самок полярной камбалы в Мезенском заливе Белого моря по уравнению Форда-Уолфорда

Диапазон коэффициента детерминации составил 0,82-0,99 для длины рыбы и 0,89-0,99 (Таблица 24) 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. Кроме того, угловые коэффициенты линий тренда очень близки, и по отолиту можно изучать рост рыбы.

Таблица 24 - Значения коэффициента детерминации при исследовании роста отолитов полярной камбалы в Белом море по формуле Форда-Уолфорда

Район, залив	Пункт наблюдения	Самки
Кандалакшский залив	Губа Чупа	0,8967
Онежский залив	О-в Кий	0,9882
	Р. Колежма	0,9637
	О-в Большой Соловецкий	0,9838
	Море	0,9550
Двинский залив	Губа Унская	0,9587
	Губа Яндова	0,8368
	Море	0,9344
Мезенский залив	Р. Чижа	0,9680
Воронка Белого моря	Р. Шойна	0,9254

С помощью уравнения Форда-Уолфорда найдены параметры уравнения Берталанфи (Таблица 25).

Таблица 25 - Параметры уравнения Берталанфи для роста отолитов полярной камбалы в районах Белого моря

Район, залив	Пункт наблюдения	Самки				Самцы			
		K	L_∞	t_0	R^2	K	L_∞	t_0	R^2
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

Для сравнения методик изучения роста построены кривые по трем моделям (Рисунок 93) для примера взят Мезенский залив. Коэффициент корреляции между фактическим ростом и уравнением Берталанфи составил 0,9839, фактическим ростом и обратным расчислением – 0,9689, уравнением Берталанфи и обратным расчислением 0,9790. Исходя из этого, можно сказать, что рост отолитов полярной камбалы может быть описан с помощью уравнения Берталанфи.

Нами установлено, что наименьшей изменчивостью роста обладает полярная камбала Белого моря, коэффициент детерминации очень высок (0,95-0,98). Исключение составляют особи Мезенского залива и самцы Воронки Белого моря, 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.

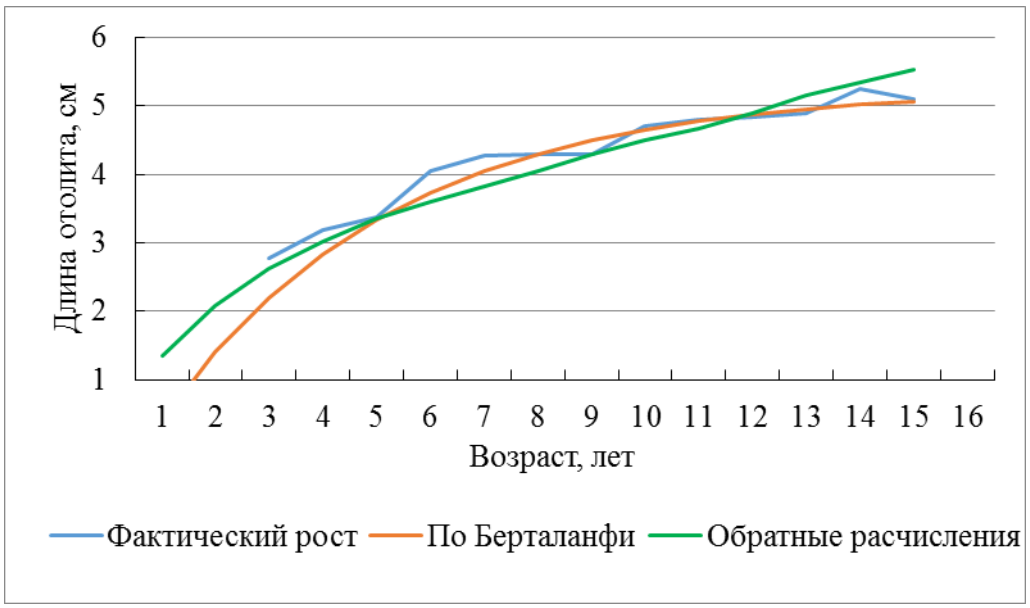


Рисунок 93 – Кривые роста отолитов полярной камбалы в Мезенском заливе Белого моря по разным моделям

Для сравнения скорости роста отолитов полярной камбалы построен график по районам Белого моря (Рисунок 94). Полученные линии аппроксимации показывают, что отолиты самок полярной камбалы, обитающих в западных районах моря, растут быстрее, чем у особей восточной части моря. В Кандалакшском заливе они растут быстрее всего, далее по убывающей – Двинский залив – Онежский залив – Воронка Белого моря – Мезенский залив. При этом следует отметить, что два последних района находятся рядом, не отделены друг от друга географически (как Двинский и Онежский заливы), что сказывается на очень близких темпах линейного роста полярной камбалы и, соответственно, ее отолитов. Вероятно, это можно рассматривать как следствие высокой смешиваемости особей в этих районах. Таким образом, наши данные подтверждают ранее проведенные исследования темпов роста полярной камбалы в Белом море [82].

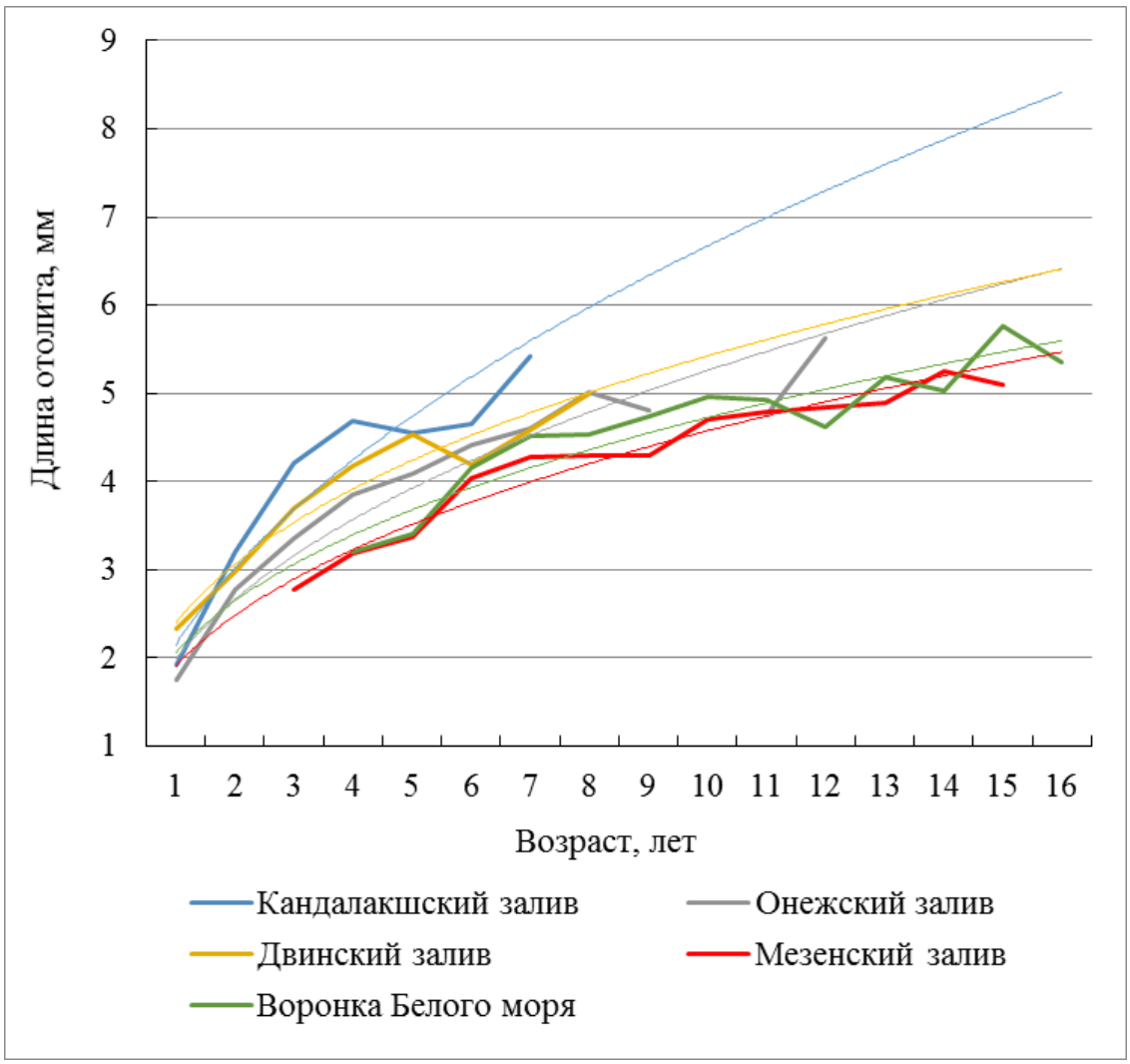


Рисунок 94 - Темп роста отолитов самок полярной камбалы в районах Белого моря

5.2 Юго-восточная часть Баренцева моря

Для сравнения темпа роста отолитов в исследованных районах юго-восточной части Баренцева моря построены графики по районам (Рисунок 95). Полученные данные показывают, что во всех районах кривые роста самцов и самок многократно пересекаются, и выявить принадлежность особи к тому или иному местообитанию не представляется возможным, о чем уже говорилось в одной из работ автора [Фукс, 2016, 101].

Также, как по Белому морю, проведены расчеты по уравнению Форда-Уолфорда и Берталанфи (Таблица 26) во всех районах юго-восточной части

Баренцева моря. В таблице 27 мы видим, что коэффициент детерминации везде выше 0,9.

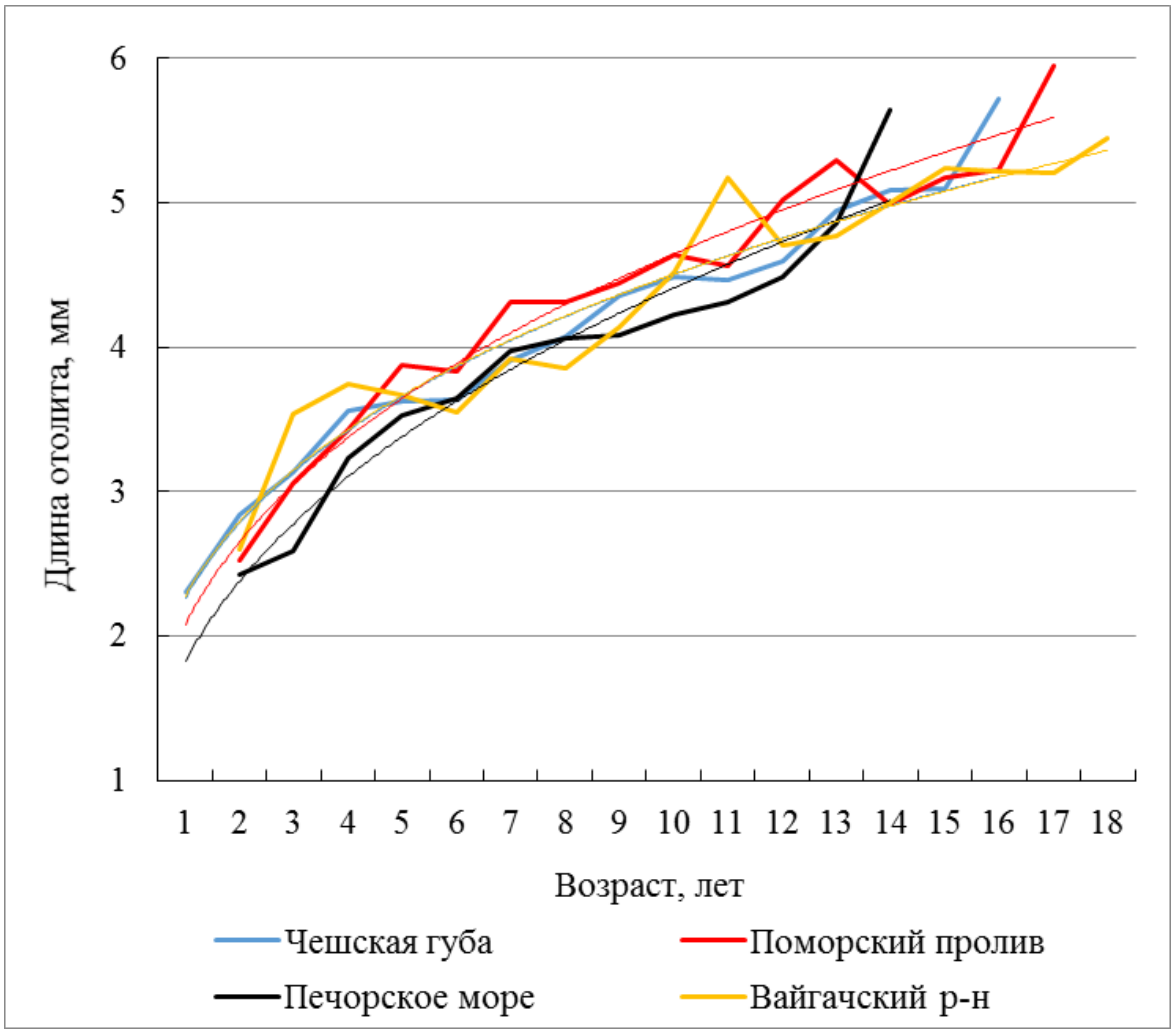


Рисунок 95 - Темп роста отолитов самок полярной камбалы в районах юго-восточной части Баренцева моря

Таблица 26 - Параметры уравнения Берталанфи для роста отолитов полярной камбалы в юго-восточной части Баренцева моря

Район, залив	Пункт наблюдения	Самки				Самцы			
		K	L_∞	t_0	R^2	K	L_∞	t_0	R^2
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

Таблица 27 - Значения коэффициента детерминации при исследовании роста отолитов полярной камбалы в юго-восточной части Баренцева моря по формуле Форда-Уолфорда

Район, залив	Пункт наблюдения	Самки
Чёшская губа	Р. Пёша	0,9624
Поморский пролив	Южное побережье	0,9739
Печорское море	Печорская губа	0,9397
	Район пос. Варандей	0,9278
	Море	0,9397
Вайгачский р-н	Р. Каратайка	0,9564

5.3 Юго-западная часть Карского моря

Сравнение темпа роста отолитов в исследованных районах юго-западной части Карского моря показано на рисунке 96. Полученный материал и линии аппроксимации показывают, что до возраста около 10 лет отолиты быстрее растут в Карской губе, далее их рост замедляется и линия тренда пересекается с особями из западного побережья п-ова Ямал.

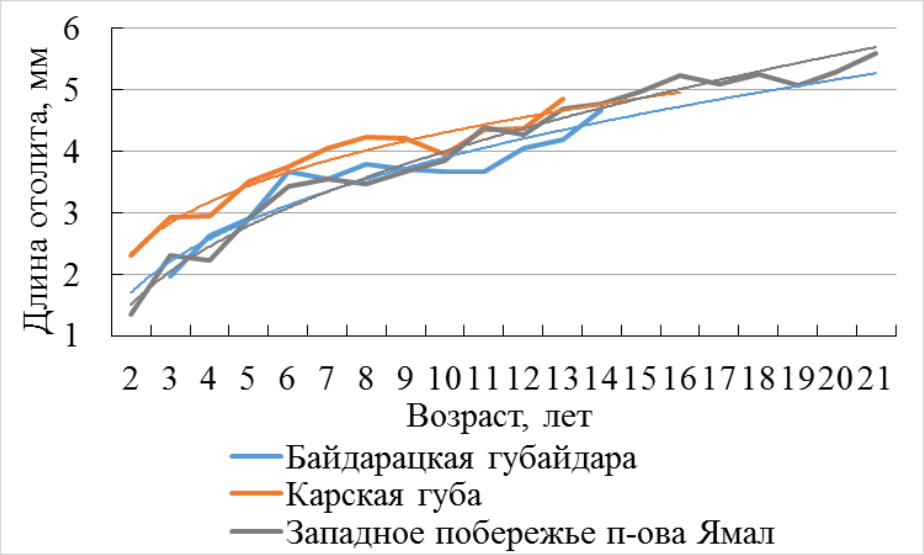


Рисунок 96 - Темп роста отолитов самок полярной камбалы в районах юго-западной части Карского моря

Аналогично проведено исследование роста отолитов полярной камбалы по формуле Форда-Уолфорда. В таблице 28 мы видим, что коэффициент детерминации по всем районам близко или выше 0,9.

Таблица 28 - Значения коэффициента детерминации при исследовании роста отолитов полярной камбалы в юго-западной части Карского моря по формуле Форда-Уолфорда

Район, залив	Пункт наблюдения	Самки
Карская губа	Р. Кара	0,8919
Байдарацкая губа	Море	0,9317
Западное побережье п-ова Ямал	Западное побережье п-ова Ямал	0,9659

Также рассчитаны параметры уравнения Берталанфи (Таблица 29).

Таблица 29 - Параметры уравнения Берталанфи для роста отолитов полярной камбалы в разных районах юго-западной части Карского моря

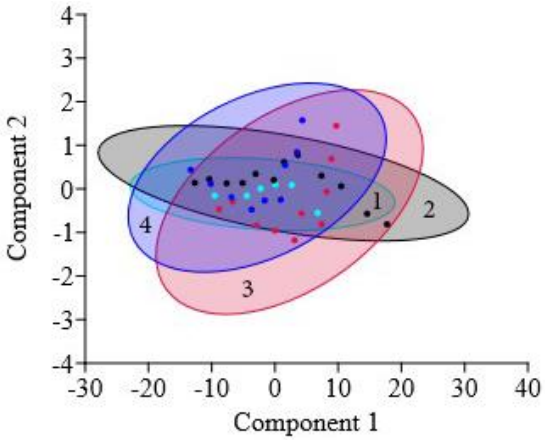
Район, залив	Пункт наблюдения	Самки				Самцы			
		K	L_∞	t_0	R^2	K	L_∞	t_0	R^2
Карская губа	Р. Кара	0,366	4,51	-0,321	0,891	0,501	3,17	0,464	0,855
Байдарацкая губа	Море	0,132	5,79	-0,388	0,932	0,254	3,62	-0,204	0,959
Западное побережье п-ова Ямал	Западное побережье п-ова Ямал	0,125	5,83	0,052	0,966	0,501	3,17	0,464	0,855

Для рыб характерно образование различных внутрипопуляционных группировок, различающихся темпом роста, размерами, скоростью созревания в пределах их ареалов, которые могут быть весьма обширными. В этом смысле особый интерес представляет собой Белое море, являясь внутренним водоемом с географически разделенными районами моря, имеющими свой особый гидрологический режим, глубины, а также состав кормовой базы рыб с характерным для них спектром кормовых организмов.

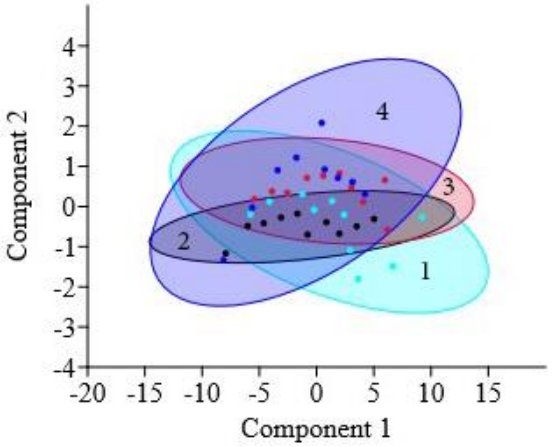
По результатам исследований в Белом, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей предпринята попытка выявить

популяционные группировки полярной камбалы с помощью отолитометрии по методике З.А. Чешевой [110]. Подобных исследований в водах Северного рыбохозяйственного бассейна не проводилось, и мы попытаемся выявить наличие таких популяций у полярной камбалы с использованием отолитометрии. Задачи современной прикладной ихтиологии требуют всестороннего изучения жизненных процессов промысловых видов рыб. Внутривидовые группировки полярной камбалы не изучены, хотя некоторые исследователи высказывают предположения об их наличии.

Для выявления популяционных различий по районам исследований, был проведен статистический анализ параметров отолитов с применением метода главных компонент с использованием программы PAST [156]. Оценивались различия всех измеренных признаков для уровня значимости, соответствующего 95 %-ному доверительному интервалу. Графические результаты представлены на рисунках 97-105.

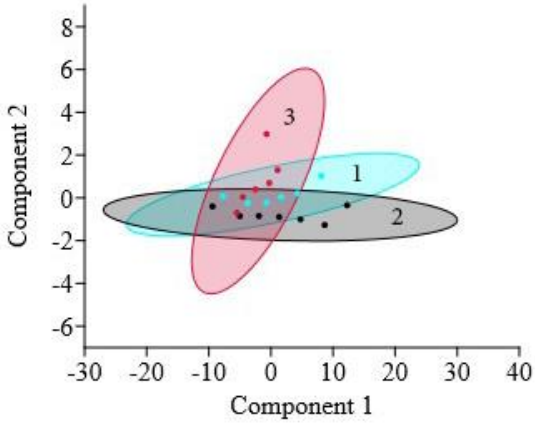


а

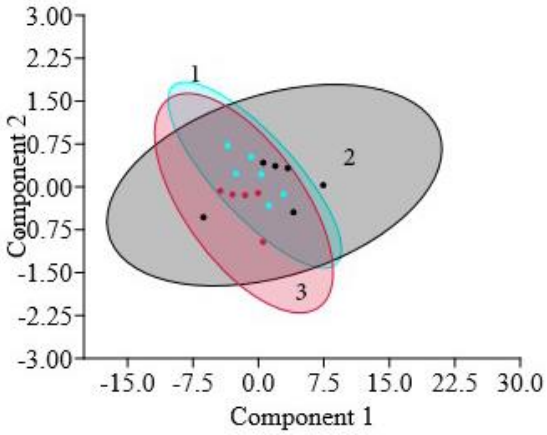


б

Рисунок 97 - Результаты анализа главных компонент параметров отолита и возраста полярной камбалы Онежского залива Белого моря, самки – а), самцы – б): 1 – Море, 2 – акватория о-ва Кий, 3 – р. Колежма, 4 – о-в Большой Соловецкий

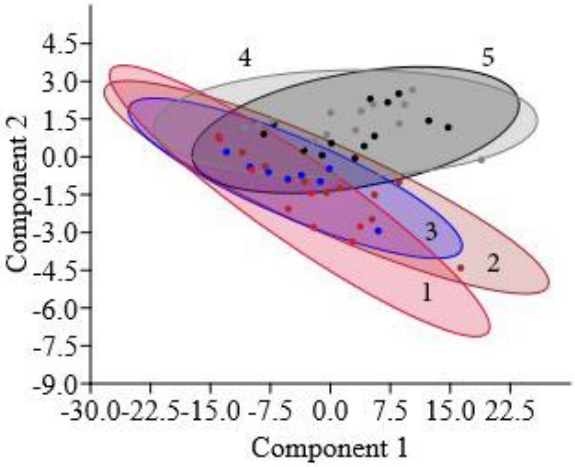


а

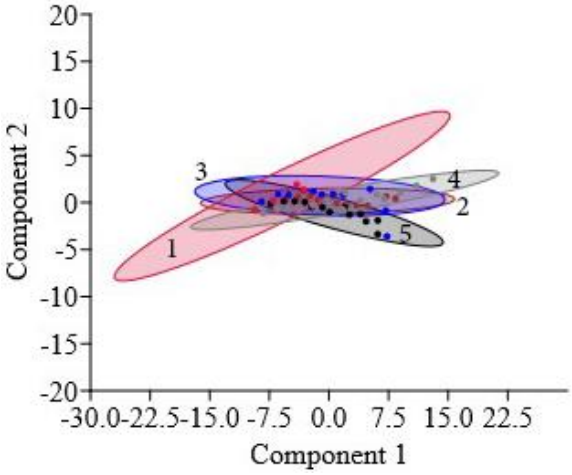


б

Рисунок 98 - Результаты анализа главных компонент параметров отолита и возраста полярной камбалы Двинского залива Белого моря, самки – а), самцы – б): 1 – Море, 2 – Унская губа, 3 – Яндова губа

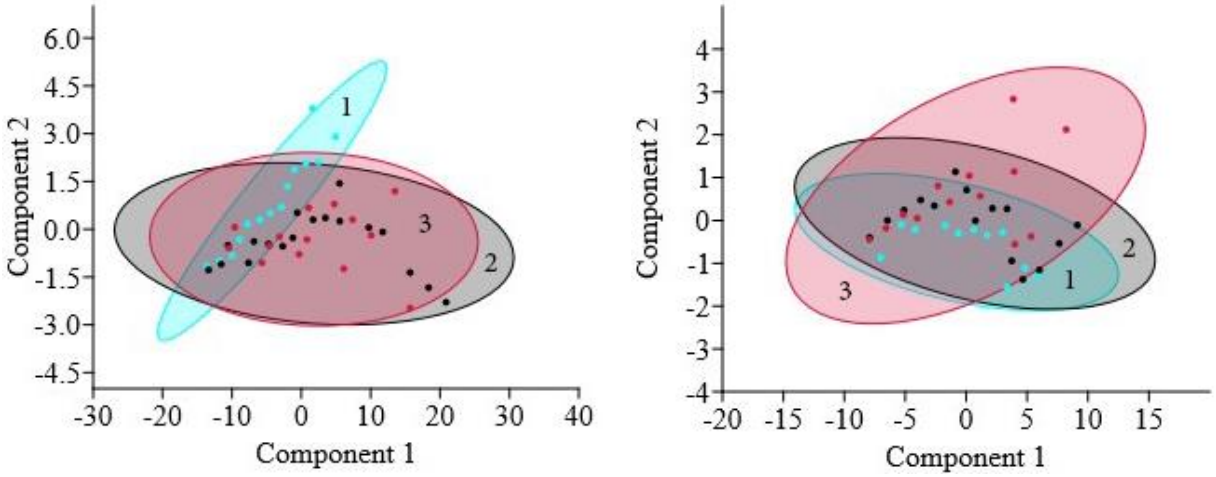


а



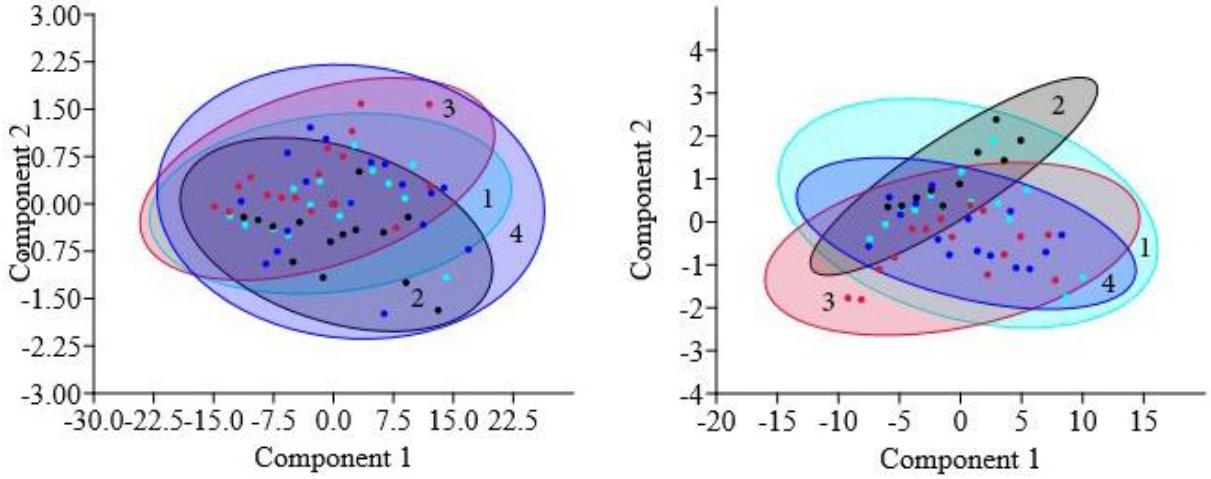
б

Рисунок 99 - Результаты анализа главных компонент параметров отолита и возраста полярной камбалы Белого моря, самки – а), самцы – б): 1 – Кандалакшский залив, 2 – Онежский залив, 3 – Двинский залив, 4 – Мезенский залив, 5 – Воронка Белого моря



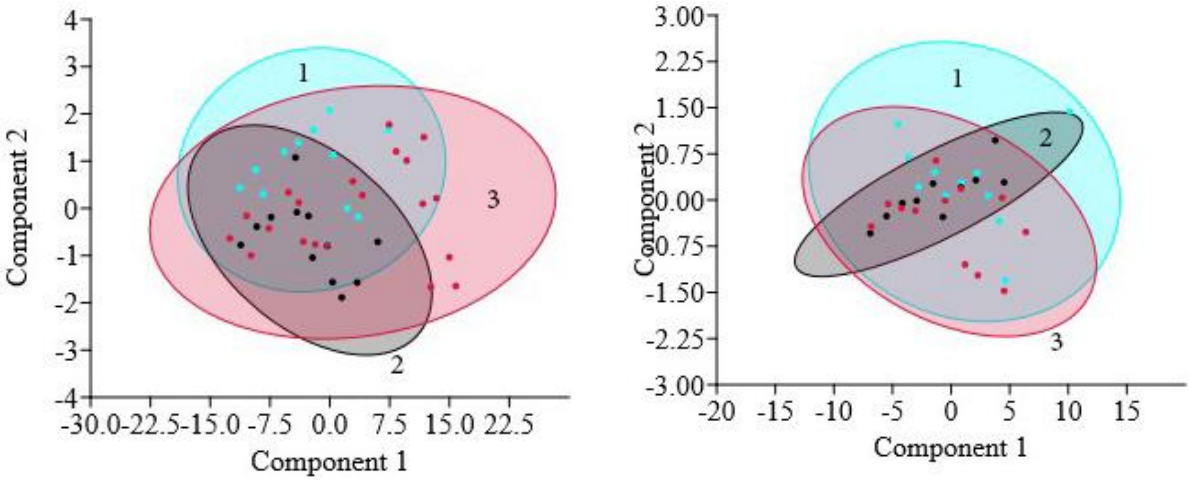
а б

Рисунок 100 - Результаты анализа главных компонент параметров отолита и возраста полярной камбалы Печорского моря, самки – а), самцы – б): 1 – Море, 2 – район пос. Варандей, 3 – Печорская губа



а б

Рисунок 101 - Результаты анализа главных компонент параметров отолита и возраста полярной камбалы юго-восточной части Баренцева моря, самки – а), самцы – б): 1 – Чёшская губа, 2 – Поморский пролив, 3 – Печорское море, 4 – Вайгачский район

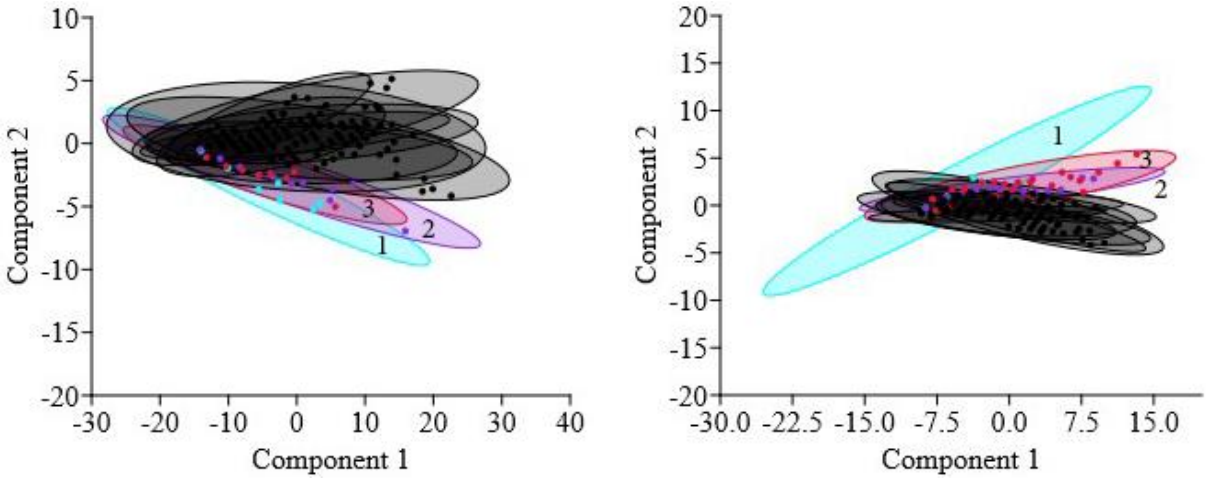


а б

Рисунок 102 - Результаты анализа главных компонент параметров отолита и возраста полярной камбалы юго-западной части Карского моря самки – а), самцы – б): 1 – Карская губа, 2 – Байдарацкая губа, 3 – западное побережье п-ова Ямал

В подавляющем большинстве случаев не обнаружено особых различий – полигоны сильно перекрываются. Основными признаками, вносящими вклад в компоненту, являются связи по длине тела и длине, ширине и массе отолита, в большинстве случаев, имеющих коэффициент корреляции близким или выше 0,9. Хотя варьирование признаков вдоль осей различается в Двинском заливе по самкам (Рисунок 98), в Белом море в целом по самкам, Мезенский залив и Воронка Белого моря сильно отделены от других районов (Рисунок 99). Возможно, для выявления более четких различий необходимо большее количество статистического материала по некоторым районам.

Также проведен подобный анализ параметров отолитов полярной камбалы для всех районов одновременно. Можно выдвинуть гипотезу, 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 (Рисунок 103). В восточных районах полигоны сильно перекрываются, особенно у самцов.



а б

Рисунок 103 - Результаты анализа главных компонент параметров отолита и возраста полярной камбалы во всех исследованных районах у самок (а) и самцов (б): 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.

6.1 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.

6.1.1 Белое море

По результатам исследований выявлено, что отолиты самок полярной камбалы крупнее таковых у одновозрастных самцов во всех районах Белого моря. В качестве примера приведена схема роста отолитов в Онежском заливе, возраст – 12 лет (Рисунок 36). В первые годы роста, до начала полового созревания, размер отолитов примерно одинаковый, в то же время у самцов, в некоторых районах, они могут быть крупнее. Начиная с периода созревания (в

возрасте 2-4 лет), в зависимости от района, у самок отолит становится больше, и такое соотношение прослеживается до конца жизни. Годовой прирост отолитов у самцов уменьшается по сравнению с самками. После созревания отолиты самок становятся крупнее, чем у самцов того же возраста. В ниже представленных схемах показаны только отолиты самок. У самцов отмечен похожий рисунок.

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.

До начала созревания отолиты имеют более округлую форму, в дальнейшем пропорции меняются. Для сравнения их размеров взяты рыбы 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 104). Размер колец отолитов первых лет жизни является показательным при выделении внутривидовых группировок популяции. Особенно четко различия в биологических показателях 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.

Рассчитаны коэффициенты корреляции длины отолита с длиной и массой рыбы. Большинство значений выше 0,9. Это доказывает тесную взаимосвязь между длиной, возрастом рыбы и параметрами отолита.

В Онежском заливе исследована возрастная структура полярной камбалы в 4 районах. Анализ темпа роста отолитов показал, что самый быстро растущий отолит – у самок полярной камбалы в акватории р. Колежма, наиболее медленно растущий – в акватории о-ва Большой Соловецкий. По-видимому, это может быть связано с более низкой температурой воды. Самый большой отолит первого года жизни – у полярной камбалы, обитающей в акватории р. Колежма (Рисунок 105).

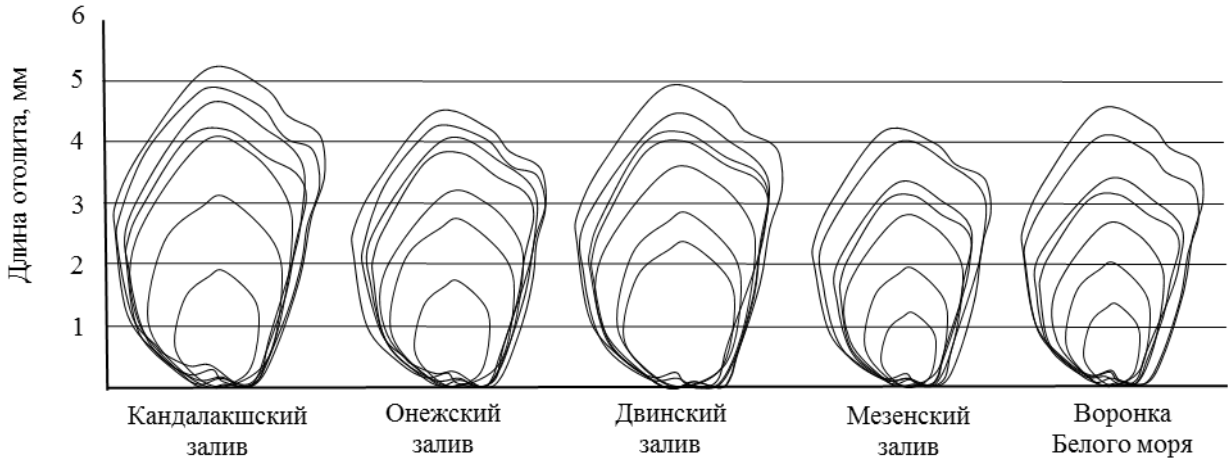


Рисунок 104 - Схема роста отолитов у самок полярной камбалы в Белом море по районам

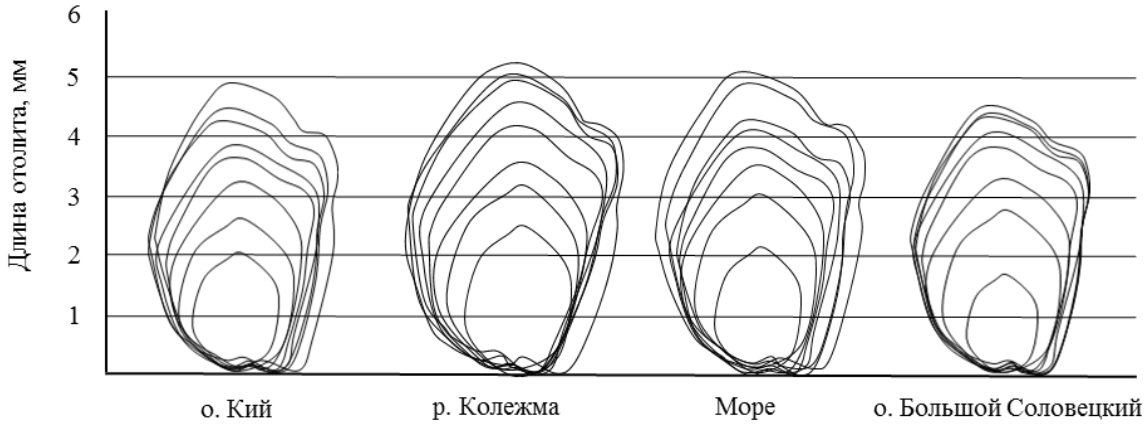


Рисунок 105 - Схема роста отолитов у самок полярной камбалы по районам в Онежском заливе

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 (Рисунок 106). У самцов четких различий темпа роста по районам не обнаружено.

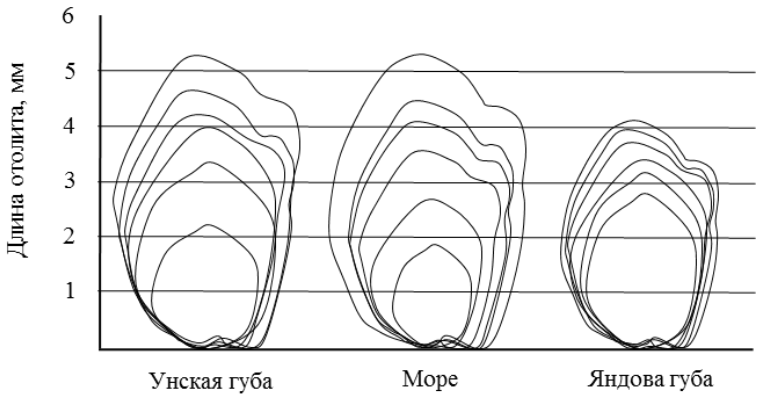


Рисунок 106 - Схема роста отолитов у самок полярной камбалы по районам в Двинском заливе

6.1.2 Юго-восточная часть Баренцева моря

Ниже представлены результаты работ по отолитометрии в юго-восточной части Баренцева моря. Для сравнения роста отолитов полярной камбалы построены схемы роста по юго-восточной части Баренцева моря, проанализированы особи в возрасте 17 лет, выловленные во всех сравниваемых районах. На рисунке 107 приведены схемы роста правых отолитов самок полярной камбалы, для самцов отмечены похожие результаты. Отолиты рыб 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.

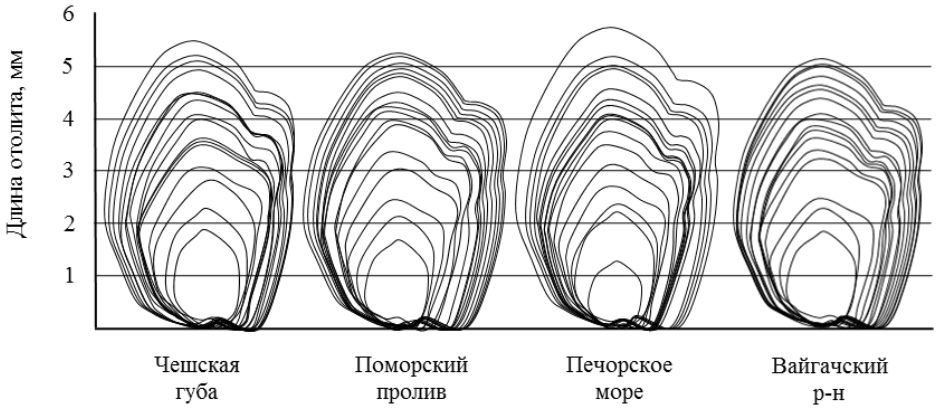


Рисунок 107 - Схема роста отолитов самок полярной камбалы в юго-восточной части Баренцева моря по районам

Анализ темпа роста отолитов в районах Печорского моря показал, что у самок полярной камбалы они быстрее растут в прибрежной части, чем в районе Море. Наиболее крупные отолиты первого года жизни рыбы отмечены у полярной камбалы, обитающей в акватории района пос. Варандей (Рисунок 108).

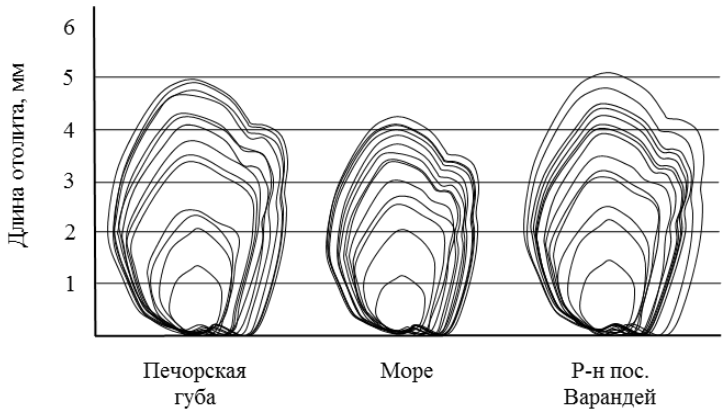


Рисунок 108 - Схема роста отолитов самок полярной камбалы по районам в Печорском море

6.1.3 Юго-западная часть Карского моря

Для сравнения схем роста взят возраст рыб, выловленных во всех районах, который составил 13 лет. На рисунке 109 приведены схемы роста правых отолитов самок полярной камбалы, для самцов отмечены похожие результаты; их размер в исследуемом возрасте во всех районах оказался практически одинаковым. Отолит рыбы в возрасте 1 года самый крупный в Карской губе, т.е., в прибрежном районе, как и в других морях. Более равномерные ежегодные приросты отолита отмечены в Байдарацкой губе.

Анализ строения отолитов можно рассматривать как метод изучения экологии рыб [5, 54]. Изучению отолитометрии посвящены многие работы [24, 48, 57, 65, 68, 110, 129, 132, 162], форме отолитов [8,133, 166, 181, 182, 183,

200], взаимосвязи между возрастом рыбы, длиной и массой отолита [137, 163, 176, 185, 190].

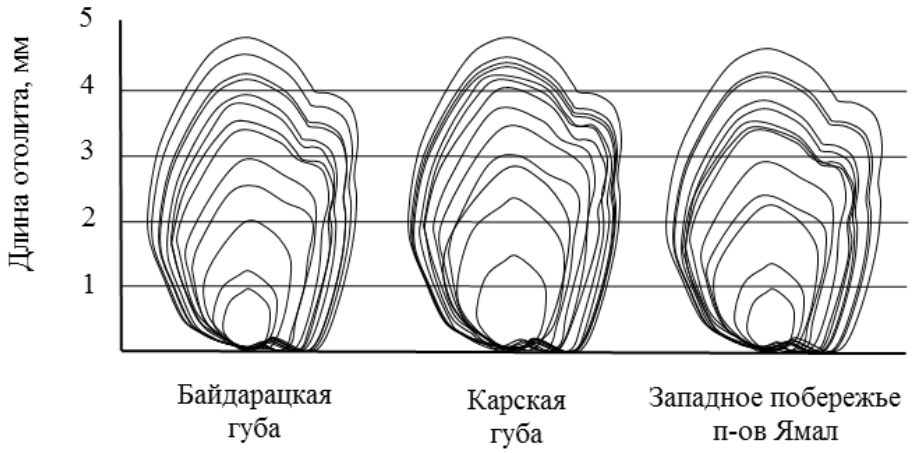


Рисунок 109 - Схема роста отолитов самок полярной камбалы в Карском море по районам

Наибольшим темпом роста отолитов (из 20-ти 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 [82, 105]. 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 110). Похожие данные получены по остальным параметрам отолита, в том числе и у самцов. Одной из причин уменьшения темпа роста в восточном направлении может служить уменьшение температуры воды. Например, средняя температура воды вегетационного периода май-октябрь включительно, в 2001-2018 г., уменьшалась от 11,1-14,3 °С в Онежском заливе Белого моря (самый теплый залив), до 2,2-7,1 °С в Карской губе юго-западной части Карского моря; о такой же тенденции говорит в своей работе А. Ломбарт [171].

В ходе работ проанализированы темпы роста отолитов полярной камбалы во всех районах. В зависимости длина отолита – длина рыбы найти какие-либо закономерности практически невозможно из-за многократного пересечения кривых (Рисунок 111).

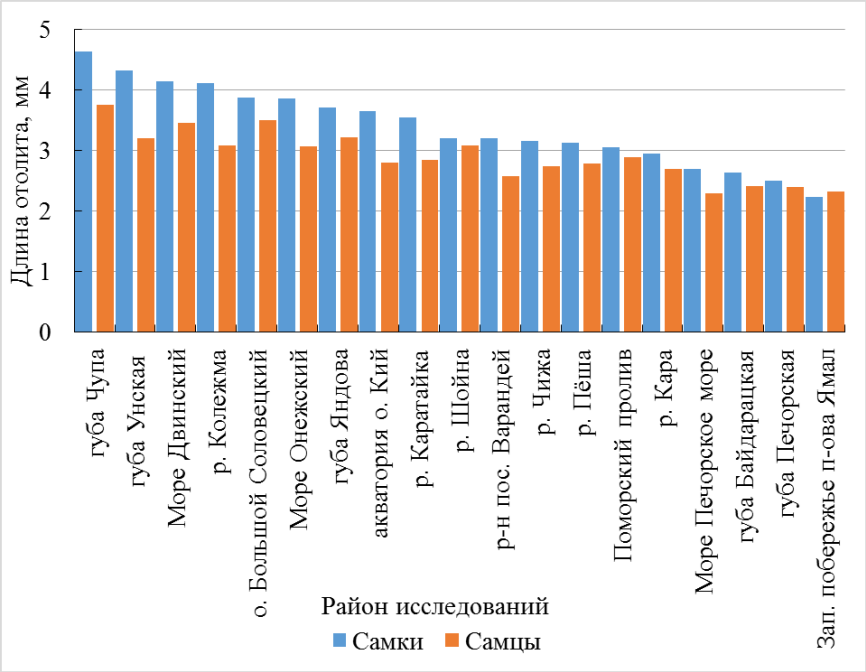


Рисунок 110 - Длина отолита у полярной камбалы в возрасте 4 лет в различных районах исследований

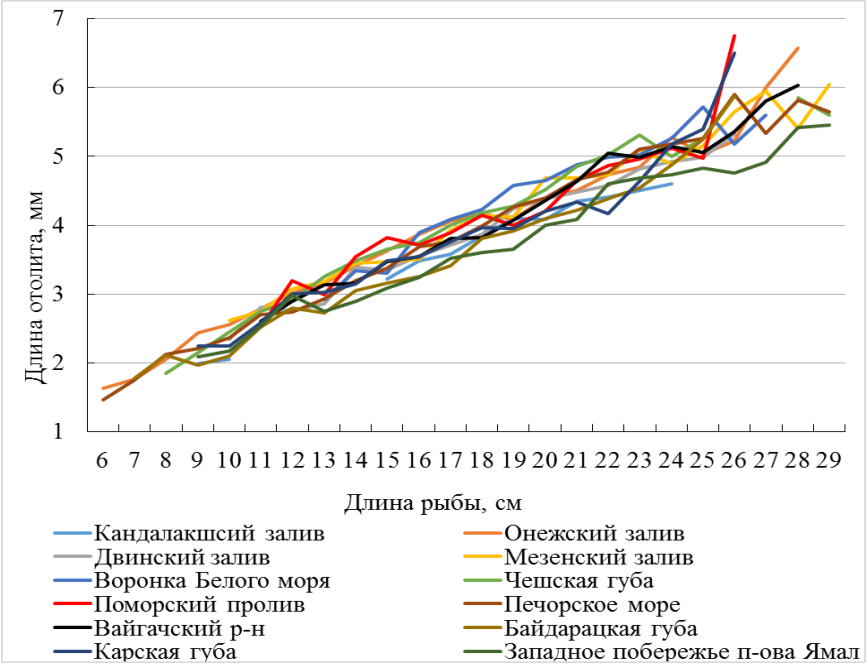


Рисунок 111 - Сравнительная динамика роста отолитов по отношению к длине

Анализ зависимости всех параметров отолита от возраста рыбы показал, что, построенные аппроксимированные кривые позволяют выделить районы с быстрым и медленным ростом. Для примера приведен график по длине отолита у самок (Рисунок 112). В Белом море у одновозрастных самок размер отолитов уменьшается с запада на восток, в Баренцевом и Карском морях кривые роста сильно пересекаются, тем не менее, в юго-западной части Карского моря параметры отолитов меньше. Самые маленькие размеры отолитов отмечены на западном побережье п-ова Ямал.

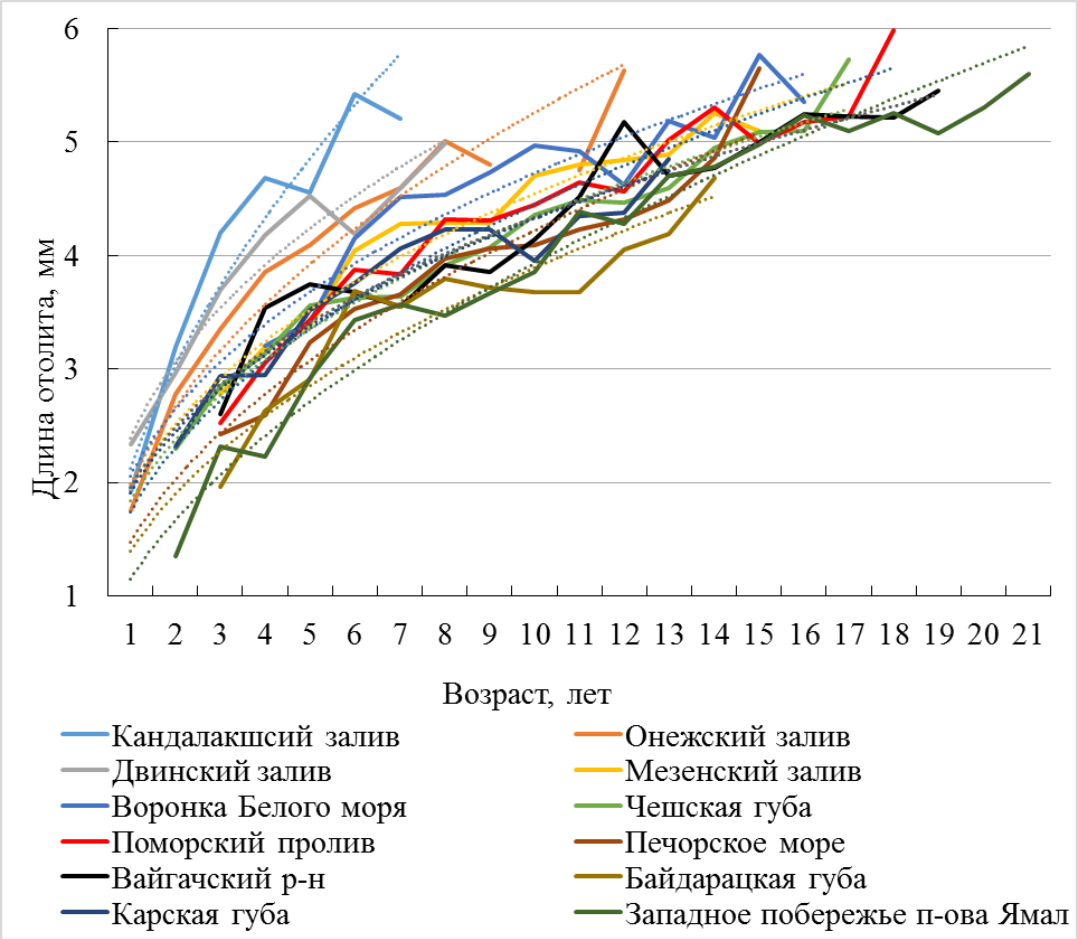


Рисунок 112 - Сравнительная динамика роста отолитов по отношению к возрасту

Анализ кривых регрессии возраста рыбы и параметров отолита позволяет сделать вывод о различном темпе роста отолитов сравниваемых группировок в течение жизни. Корреляционная связь величин длина тела – длина отолита

выражена линейной зависимостью, параметры которой различны для полярной камбалы разных районов.

Увеличение размера отолита происходит аналогично длине рыб до наступления половой зрелости, после которой замедление линейного роста сказывается на росте размеров отолита и на изменении его формы. Кольца часто могут располагаться близко друг к другу.

В ходе проведения сравнительного анализа темпа роста отолитов полярной камбалы в Белом, юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей, построены кривые по осредненным данным по всем параметрам отолита и полам рыбы. Все кривые имеют похожий рисунок, для примера приведен график увеличения длины отолитов самок полярной камбалы (Рисунок 113). В Белом море темп роста отолитов быстрее, чем в других исследованных морях, отолиты юго-западной части Карского моря растут медленнее всех.

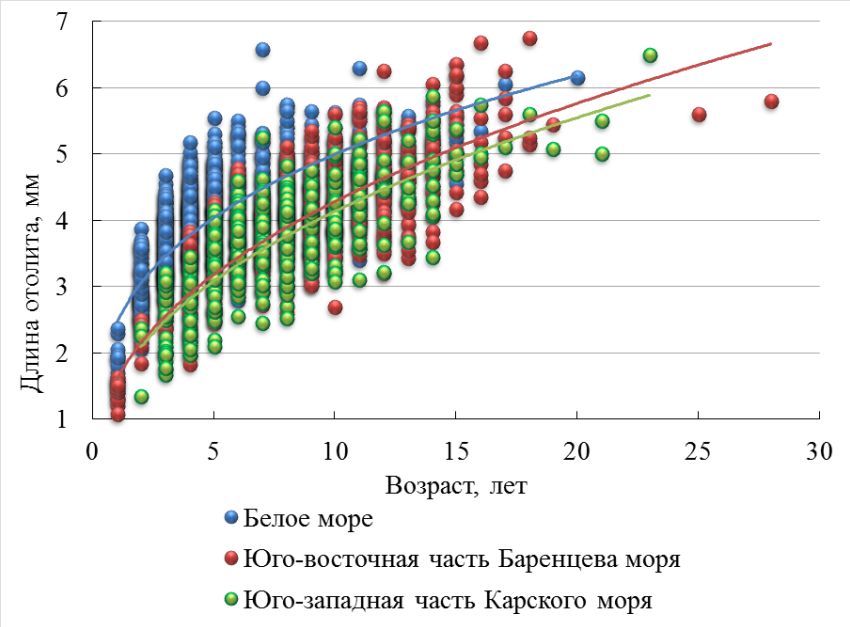


Рисунок 113 - Зависимость длины отолита от возраста по осредненным данным в исследованных морях

В результате сравнения скорости роста в разные года сбора материала отмечено, что, например, в Вайгачском районе (Рисунок 114) и Карской губе полярная камбала медленнее росла во втором десятилетии XXI века, чем в

1980-е годы прошлого столетия, в Поморском проливе закономерностей не отмечено (Рисунок 115). В Вайгачском районе отмечено увеличение тренда температуры с 5,4°С в 1984 г. до 6,6°С в 2016 г., в Поморском проливе с 5,8°С в 1976 г. до 7,4°С в 2016 г. Можно сказать, что температура воды не является определяющим фактором увеличения скорости роста полярной камбалы, являющейся арктическим видом.

К сожалению, из-за отсутствия данных по другим районам, невозможно проанализировать полученную информацию в полном объеме.

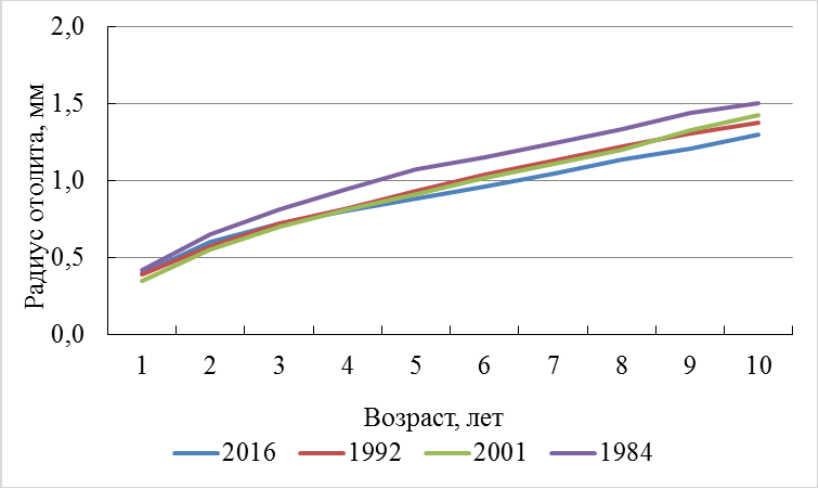


Рисунок 114 - Рост отолитов полярной камбалы в различные периоды сбора данных (Вайгачский р-н, самки)

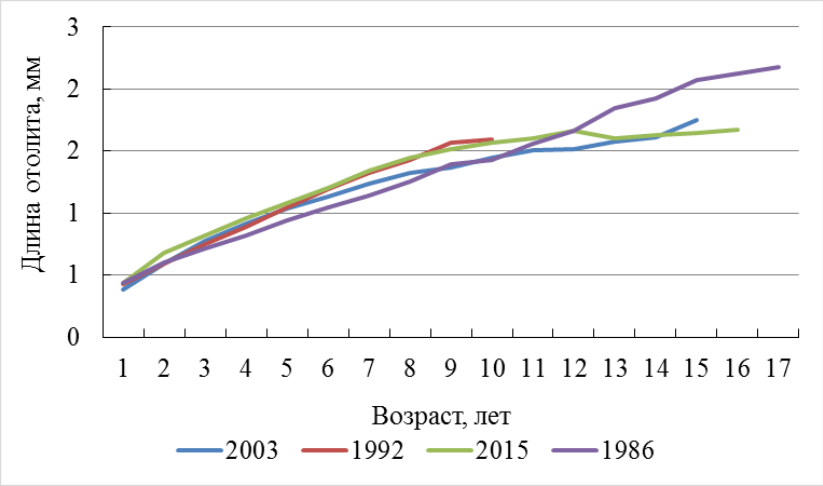


Рисунок 115 - Рост отолитов полярной камбалы в различные периоды сбора данных (Поморский пролив, самки)

6.2 Исследование размера отолита полярной камбалы первого года жизни

6.2.1 Белое море

В ходе проведения исследований роста отолитов автором установлено, что размер первого кольца имеет очень большой разброс, разница между крайними значениями превышала 3-х кратную величину. При этом, не учитывалось ядро отолита, окруженное колечком (далеко не всегда), которое не следует смешивать с первым годовым кольцом [112]. На рост отолита существенное влияние оказывают изменения условий внешней среды, прежде всего температура воды. Чем резче изменения, тем значительнее изменяются физиологические показатели особи [53]. Для изучения данного вопроса получены средние размеры первого кольца отолитов полярной камбалы по всем годам в каждом районе. Так как воздействие того или иного абиотического фактора вынуждает приспособление группы рыб к условиям обитания в данном районе, в качестве определяющего фактора, влияющего на скорость роста рыбы, взята температура воды (использованы данные ФГБУ «Северное управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды», г. Архангельск). Для доказательства влияния температуры поверхностного слоя воды проанализирована изменчивость размеров первого годового кольца отолитов полярной камбалы в течение вегетационного сезона в отдельные годы. Н.А. Лепесевич [49] также отмечает важность диаметра этого годового кольца, особенно для выявления популяционных группировок. 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 [61]. Оказалось, что при более высокой температуре рост рыб на первом году жизни выше и это отражается на размерах первого годового кольца на отолитах, для примера приведен графический материал в Мезенском заливе Белого моря (Рисунок 116, 120). Динамика изменений размеров первого

годового кольца из года в год практически совпадает у обоих полов. Также свою роль может сыграть растянутость выклева предличинок [37]. В Белом море он весьма растянут, например, в Кандалакшском заливе выклев начинается в первой половине апреля, заканчивается в июле [22], в Двинском заливе конец мая – начало июля [67]. С учетом того, что полярная камбала растет с мая по сентябрь [61], выклев в середине вегетационного сезона может иметь определяющее значение для размера годовика и, соответственно, первого кольца, т.е. чем позже выклев, тем меньше его размер.

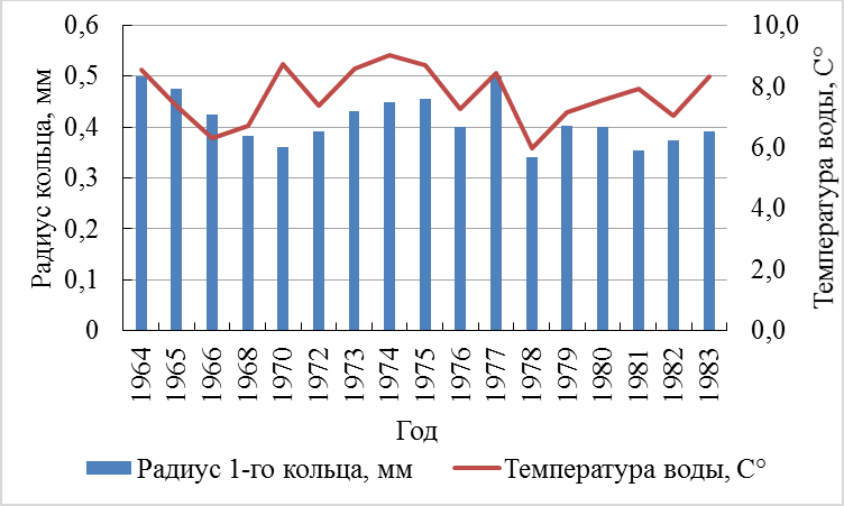


Рисунок 116 – Соотношение межгодовой динамики средней температуры воды в течение вегетационного сезона с радиусом первого кольца отолита у самок полярной камбалы в Мезенском заливе

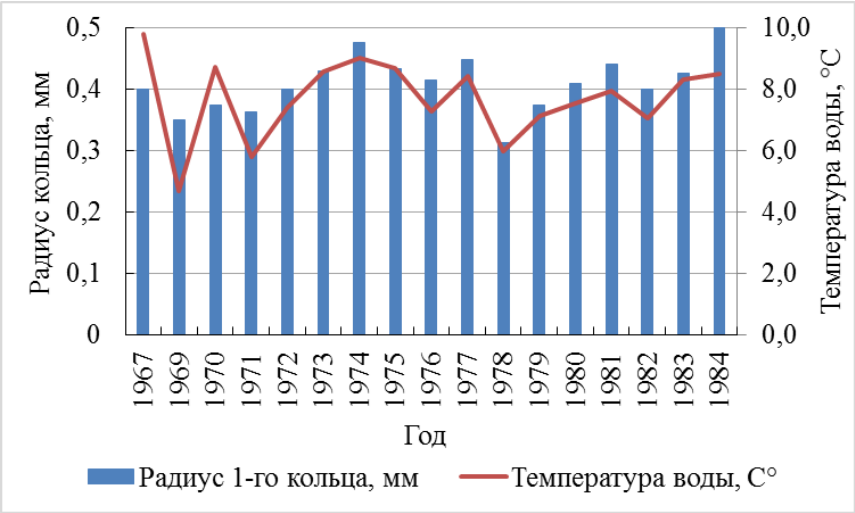


Рисунок 117 – Соотношение межгодовой динамики средней температуры воды в течение вегетационного сезона с радиусом первого кольца отолита у самцов полярной камбалы в Мезенском заливе

В ходе проведения исследований выявлено, что связь межу размером первого годового кольца и общим размером отолита отсутствует, коэффициент детерминации составляет менее 0,1 (Рисунок 118), то есть, это не говорит о том, у крупной рыбы должен быть крупный отолит в годовалом возрасте.

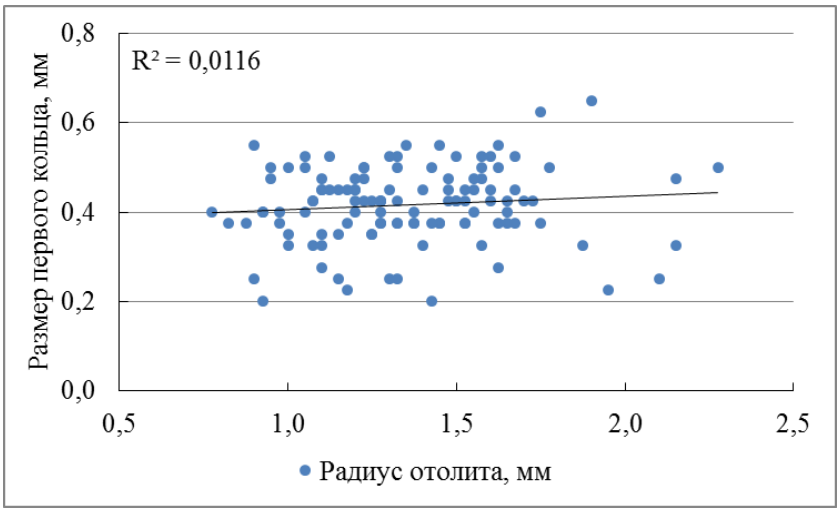


Рисунок 118 – Соотношение между размером первого годового кольца и радиусом отолита у самок полярной камбалы Мезенского залива

В работе рассчитаны коэффициенты корреляции между кольцами отолитов полярной камбалы. Выявлено, что самое низкое значение 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 (Таблица 30, 31). 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.

Таблица 30 - Значения коэффициентов корреляции между годовыми кольцами полярной камбалы в Белом море, самки

Пункт наблюдения	Возраст, лет									
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11
Губа Чупа	0,81	0,92	0,98	0,98	-	-	-	-	-	-
Губа Гридина	0,95	0,99	0,98	0,99	0,99	0,99	1,00	-	-	-
О-в Кий	0,78	0,91	0,94	0,98	0,98	0,99	0,98	0,99	-	-
Р. Колежма	0,76	0,89	0,98	0,99	0,99	-	-	-	-	-
О-в Большой Соловецкий	0,57	0,95	0,98	0,98	0,99	1,00	-	-	-	-
Море Онежский залив	0,73	0,89	0,96	0,98	0,99	0,99	-	-	-	-
Губа Унская	0,77	0,96	0,98	0,98	1,00	1,00	-	-	-	-
Губа Яндова	0,78	0,85	0,91	0,95	-	-	-	-	-	-
Море Двинский залив	0,65	0,75	0,95	1,00	-	-	-	-	-	-
Р. Чижа	0,71	0,87	0,92	0,96	0,97	0,98	0,98	0,99	0,99	1,00
Р. Шойна	0,69	0,88	0,92	0,95	0,96	0,98	0,99	0,99	0,99	1,00

Таблица 31 - Значения коэффициентов корреляции между годовыми кольцами полярной камбалы в Белом море, самцы

Пункт наблюдения	Возраст, лет									
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11
Белое море										
Губа Чупа	1,00	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-
Губа Гридина	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
О-в Кий	0,75	0,85	0,98	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00	-	-
Р. Колежма	0,73	0,93	0,98	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
О-в Большой Соловецкий	0,74	0,96	1,00	1,00	-	-	-	-	-	-
Море Онежский залив	0,76	0,88	0,98	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	1,000	1,000
Губа Унская	0,67	0,97	0,99	0,99	1,00	1,00	-	-	-	-
Губа Яндова	0,79	0,97	0,95	1,00	-	-	-	-	-	-
Море Двинский залив	0,81	0,73	0,80	0,99	1,00	-	-	-	-	-
Р. Чижа	0,79	0,88	0,97	0,98	0,98	0,98	0,99	0,99	1,00	1,00
Р. Шойна	0,74	0,89	0,94	0,97	0,98	0,99	0,99	0,98	1,00	1,00

6.2.2 Юго-восточная часть Баренцева моря

Также как в Белом море, в юго-восточной части Баренцева моря размер первого кольца имеет очень большой разброс. Построенные графики зависимости размера первого кольца годовика у обоих полов от температуры воды, также доказывают связь этих величин (Рисунок 119, 123). Для примера приведен графический материал соотношения размеров кольца первого года жизни полярной камбалы с температурой воды в Чёшской губе.

Рисунок 119 - Соотношение межгодовой динамики средней температуры воды в течение вегетационного сезона с радиусом первого кольца отолита у самок полярной камбалы в Чёшской губе

Рисунок 120 - Соотношение межгодовой динамики средней температуры воды в течение вегетационного сезона с радиусом первого кольца отолита у самцов полярной камбалы в Чёшской губе

Кроме этого, рассчитаны коэффициенты корреляции между годовыми кольцами отолитов полярной камбалы. Выявлено, что самый низкий коэффициент между первым и вторым кольцами, что закономерно и объясняется большой вариацией значений первого кольца, с увеличением возраста рыбы он стремится к 1 (Таблица 32, 33).

Таблица 32 - Значения коэффициентов корреляции между годовыми кольцами полярной камбалы в юго-восточной части Баренцева моря, самки

Пункт наблюдения	Возраст, лет													
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15
Р. Пёша	0,61	0,84	0,94	0,94	0,97	0,98	0,98	0,99	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00
Поморский пролив, южное побережье	0,69	0,83	0,93	0,91	0,93	0,96	0,96	0,96	0,97	0,98	0,99	1,00	1,00	0,99
Печорская губа	0,67	0,85	0,89	0,89	0,92	0,96	0,98	0,99	0,99	0,98	1,00	-	-	-
Район пос. Варандей	0,70	0,80	0,89	0,95	0,97	0,98	0,99	0,99	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00
Море Печорское море	0,56	0,84	0,86	0,96	0,96	0,98	0,98	0,99	0,99	0,97	0,95	-	-	-
Р. Каратайка	0,65	0,88	0,92	0,93	0,96	0,97	0,99	0,96	0,98	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00

Таблица 33 - Значения коэффициентов корреляции между годовыми кольцами полярной камбалы в юго-восточной части Баренцева моря, самцы

Пункт наблюдения	Возраст, лет											
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13
Р. Пёша	0,56	0,87	0,92	0,90	0,92	0,98	0,98	0,95	0,96	1,00	-	-
Поморский пролив, южное побережье	0,56	0,87	0,92	0,90	0,92	0,98	0,98	0,95	0,96	1,00	-	-
Печорская губа	0,52	0,92	0,88	0,36	0,05	0,97	1,00	-	-	-	-	-
Район пос. Варандей	0,59	0,87	0,94	0,97	0,99	1,00	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00	-
Море Печорское море	0,67	0,83	0,90	0,97	0,99	0,99	0,99	0,99	1,00	0,99	1,00	-
Р. Каратайка	0,71	0,82	0,92	0,93	0,95	0,96	0,97	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00

6.2.3 Юго-западная часть Карского моря

Аналогично, как в Белом и юго-восточной части Баренцева морей размер первого кольца имеет очень большой разброс. Построенный графический материал подтверждает зависимость размера первого кольца годовика у обоих полов по Карской губе от температуры воды, также доказывают связь этих величин (Рисунок 121, 125).

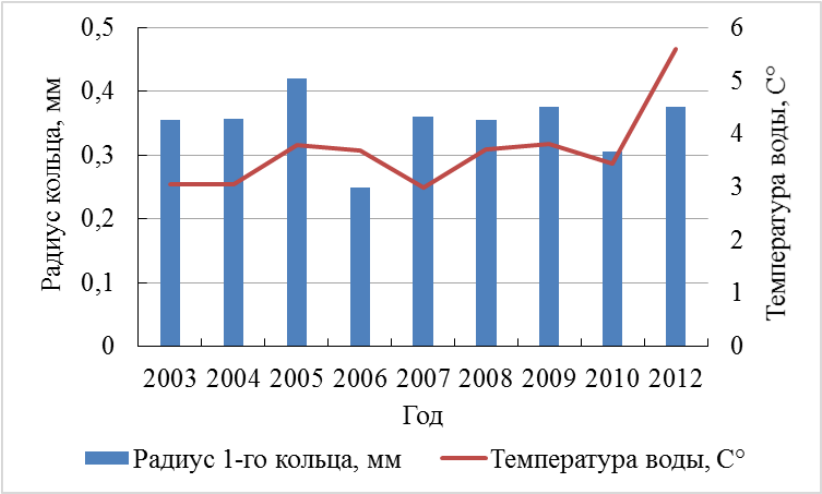


Рисунок 121 - Соотношение межгодовой динамики средней температуры воды в течение вегетационного сезона с радиусом первого кольца отолита у самок полярной камбалы в Карской губе

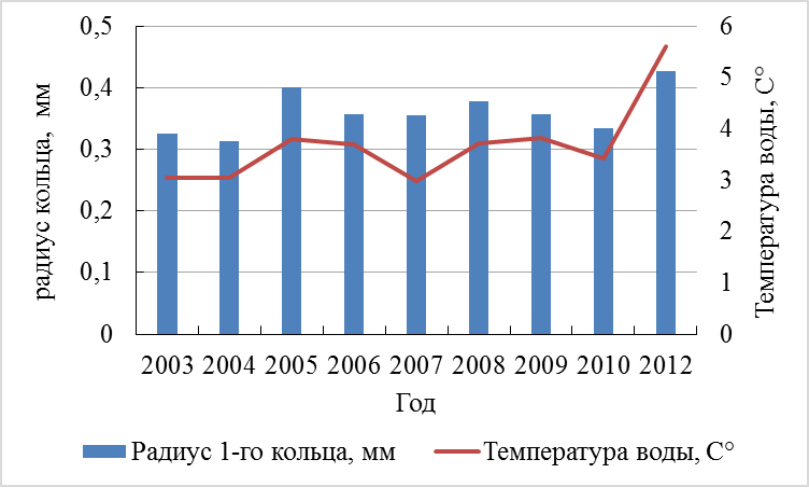


Рисунок 122 - Соотношение межгодовой динамики средней температуры воды в течение вегетационного сезона с радиусом первого кольца отолита у самцов полярной камбалы в Карской губе

Рассчитаны коэффициенты корреляции между кольцами. Выявлено, что самый низкий коэффициент между первым и вторым кольцами, что

закономерно и объясняется большой вариацией значений первого кольца, с увеличением возраста рыбы, он стремится к 1 (Таблица 34, 35).

Таблица 34 - Значения коэффициентов корреляции между годовыми кольцами полярной камбалы в юго-западной части Карского моря, самки

Пункт наблюдения	Возраст, лет												
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14
Р. Кара	0,57	0,81	0,84	0,94	0,97	0,98	0,99	0,99	0,95	0,97	1,00	1,00	1,00
Губа Байдарацкая	0,58	0,84	0,89	0,95	0,94	0,95	0,97	0,98	0,98	1,00	0,99	1,00	-
Западное побережье п-ова Ямал	0,66	0,77	0,71	0,79	0,95	0,97	0,98	0,97	0,98	0,99	0,99	0,97	0,99

Таблица 35 - Значения коэффициентов корреляции между годовыми кольцами полярной камбалы в юго-западной части Карского моря, самцы

Пункт наблюдения	Возраст, лет									
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11
Р. Кара	0,70	0,74	0,88	0,96	0,94	0,96	0,96	0,99	1,00	1,00
Губа Байдарацкая	0,52	0,82	0,91	0,96	0,96	0,95	0,98	0,99	1,00	-
Западное побережье п-ова Ямал	0,72	0,79	0,76	0,86	0,89	0,99	0,99	0,98	0,96	0,98

Исходя из полученных данных по трем морям, можно сказать следующее. Скорость роста отолита зависит от района рождения рыбы. Размер первого кольца и, соответственно, годовика, зависит от температуры воды.

6.3 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 про-

пуска нереста, как было сказано выше. В опубликованных источниках не описаны способы определения таких зон. Мы предлагаем выявлять их на основе вычисления относительных приростов [112], которые резко возрастают в 2 и более раз в год обнаружения этих участков роста (Рисунок 123). Доказательством обнаружения таких зон, является стадия зрелости гонад VI-II в преднерестовый период для повторно нерестующих рыб в текущем году.

Такие особи 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 пропуска нереста в течение жизни. Количество этих особей, пропускающих нерест, в Белом море составляет менее 2 % (Таблица 36), юго-восточной части Баренцева моря – до 16,8 %, в юго-западной части Карского моря – до 17,5 %. В этом случае можно сказать о некой локальной закономерности роста.

Таблица 36 - Доля особей, пропускающих нерест в Белом море, %

Район, залив	Пункт наблюдения	Самцы	Самки
Мезенский залив	Р. Чижа	0,9	1,7
Воронка Белого моря	Р. Шойна	0,8	1,8

Проведено сравнение таких лет с привязкой к температуре воды, каких-либо закономерностей не выявлено, т.е. пропуск нереста, скорее всего, связан с физиологическим состоянием особи в тот или иной год жизни.

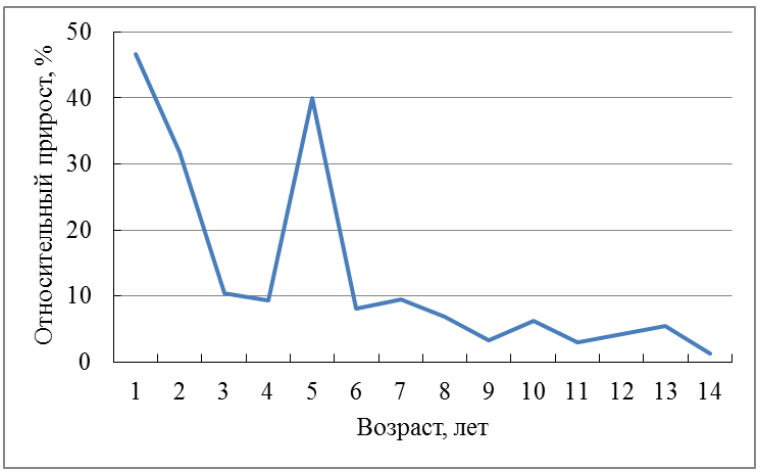


Рисунок 123 – Изменение величины относительного прироста полярной камбалы при возможном пропуске нереста в Воронке Белого моря

Особи с пропуском нереста обнаружены во всех исследованных районах юго-восточной части Баренцева моря, наибольшее их количество в Поморском проливе и Печорской губе (Таблица 37), для примера приведен график относительного прироста отолитов в Вайгачском районе (Рисунок 123).

Таблица 37 - Доля особей, пропускающих нерест в юго-восточной части Баренцева моря, %

Район, залив	Пункт наблюдения	Самцы	Самки
Чёшская губа	Р. Пёша	-	2,7
Поморский пролив	Южное побережье	7,4	16,8
Печорское море	Печорская губа	11,8	12,6
	Район пос. Варандей	-	2,4
	Море	0,9	5,0
Вайгачский р-н	Р. Каратайка	7,8	6,4

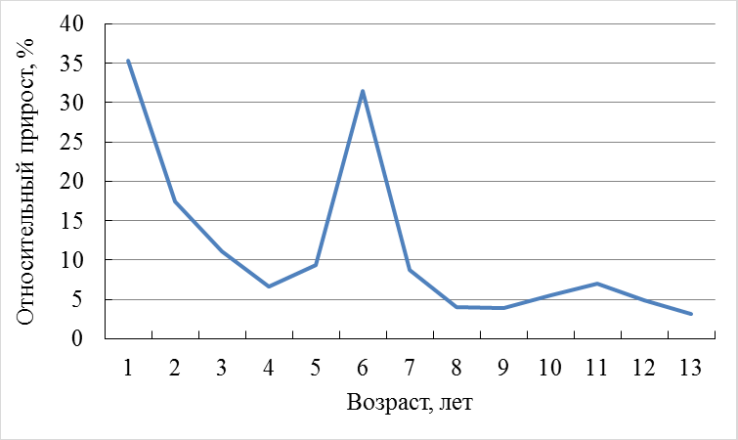


Рисунок 124 - Изменение величины относительного прироста полярной камбалы при возможном пропуске нереста в Вайгачском районе

Особи с пропуском нереста обнаружены во всех исследованных районах моря, наибольшее их количество на Западном побережье п-ова Ямал (Таблица 38). Единично встречаются особи, пропускающие нерест 2 раза в жизни, для примера приведен график относительного прироста таких особей на Западном побережье п-ова Ямал (Рисунок 125).

Таблица 38 - Доля особей, пропускающих нерест в юго-западной части Карского моря, %

Район, залив	Пункт наблюдения	Самцы	Самки
Карская губа	Р. Кара	1,9	2,4
Байдарацкая губа	Море	3,0	15,0
Западное побережье п-ова Ямал	Западное побережье п-ова Ямал	-	17,5

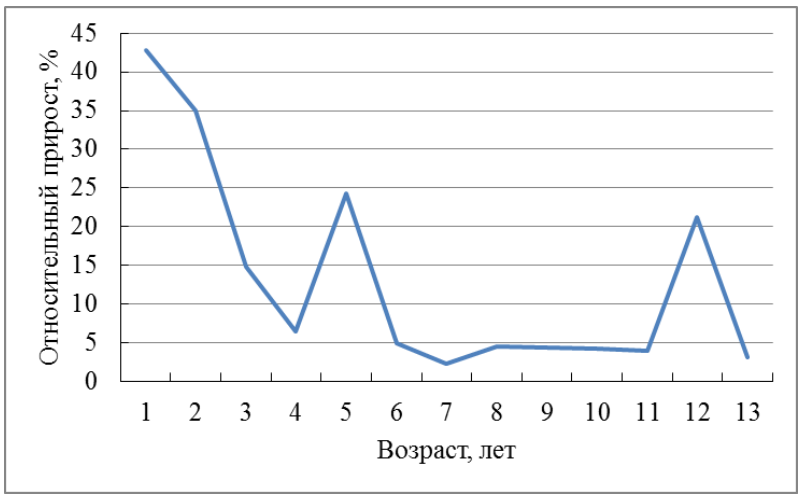


Рисунок 125 – Изменение величины относительного прироста полярной камбалы при возможных пропусках нереста

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 характерна 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 ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Алтухов К. А. Размножение камбаловых рыб семейства Pleuronectidae в Белом море // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. С. 285-296.

2. Андреев Н. П. Очерки Белого моря в гидрологическом и метеорологическом отношении // Зап. по гидрографии. 1988. С. 39-136.

3. Андрияшев А. П. Рыбы северных морей СССР. М.,Л., 1954. 566 с.

4. Андрияшев А. П., Чернова Н. В. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 4. С. 435 - 456.

5. Апс Р. А. Анализ строения отолитов балтийского шпрота как метод изучения его экологии: дис. … канд. биол. наук. Тарту, 1981. 16 с.

6. Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. Л.: ГУНИО МО, 1980. 185 с.

7. 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.

8. Афанасьев П. К., Орлов А. М., Рольский А. Ю. Сравнительный анализ формы отолитов как инструмент видовой идентификации и изучения популяционной организации различных видов рыб // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 2. С. 192-200.

9. Бараненкова А. С. Полярная камбала - *Liopsetta glacialis* // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Мурманск. 1952. С. 222-224.

10. Бараненкова А. С., Шутова-Корж И. В. Род полярные камбалы - *Liopsetta* Gill. Полярная камбала *Liopsetta glacialis* (Pallas) // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. М.: Пищевая промышленность. 1977. Ч. 2. С. 110-111.

11. Баранова Т. Д., Бернер М. Сравнительные результаты изучения структуры отолитов трески из различных районов Балтики // Fischerei-Forschung. Rostok, 1984. №3. С. 59-67.

12. Бенземан В. Ю. «Ледовые реки» Арктических морей // Тр. ААНИИ. 1989. Т. 417. С. 91-98.

13. Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Труды Зоологического института. 2-е издание, исправленное и дополненное. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. XX. - 286 с.

14. Бергер В. Я., Наумов А. Д. История освоения и изучения Белого моря // Белое море, биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. С-Пб., 1995. Ч. 2. С. 15-25.

15. Бергер В. Я. Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 60(68). – СПб.: ЗИН РАН. 292 с.

16. Берега / П. А. Каплин, О. К. Леонтьев, С. А. Лукьянова, Л. Г. Никифоров М.: Мысль, 1991. 480 с.

17. Березкин В. А. Условия зимнего плавания в Горле белого моря // Зап. по гидрографии. 1923. Т. 17. С. 29-36.

18. Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам: Киев, 1969. 187 с.

19. Булычева А. Л. Материалы по питанию камбаловых рыб Восточного Мурмана // Тр. Мурм. биол. 1948. Т. 1. С. 261-275.

20. Бурке А. К. Материалы для составления Атласа льдов белого моря // Зап. по гидрографии. 1932. № 61. С. 71-81.

21. Бурке А. К. Несколько замечаний к «Руководству для плавания во льдах Белого моря» // Зап. по гидрографии. 1924. Т. 18. С. 107-135.

22. Бурыкин Ю. Б., Кублик Е. А. Ихтиопланктон Кандалакшского залива Белого моря: состав, численность, сезонные изменения // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 3. С. 459-466.

23. Варкентин А.И. О популяционной неоднородности нагульных скоплений минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) (Gadidae) в северо-западной части Берингова моря // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. - П-Камчатский: КамчатНИРО, 1998. - Вып. 4. -С. 15-19.

24. Винников А. В., Давыденко В. А. К вопросу о популяционной структуре тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus tilesius* (Gadidae) прикамчатских и сопредельных вод по результатам отолитометрии // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. - П-Камчатский: КамчатНИРО. 1998. Вып. 4. С. 33-38.

25. Вышегородцев А. А. Краткий словарь ихтиолога. Красноярск: КрасГУ, 2002. 230 с.

26. Гидрологический и гидрохимический режим Белого моря по результатам исследований 1981-1985 гг. / А. Г. Кравец, В. Х. Герман, М. П. Максимова, И. В. Мискевич // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. региональной конф. Архангельск, 1985. С. 11-17.

27. Гидрометеорологические условия шельфовой зоны морей СССР. Том. 6. Баренцево море. - Вып.1. - Гидрологические и гидрохимические условия. - Вып. 2. Метеорологические условия / Под ред. Ф. С. Терзиева. - Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 263 с.

28. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Л. 1991. Т. 2. Вып. 1. 240 с.

29. Дворкин Е. Н., Захаров Ю. В., Мустафин Н. В. Сезонная изменчивость уровня Карского моря // Тр. ААНИИ. 1979. Т. 361. С. 63-71.

30. Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.

31. Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования. Л., 1928. Вып. 7-8. 512 с.

32. Добровольский А. Д. Об определении водных масс // Океанология. 1961. Т. 1. Вып. 1. С. 12-24.

33. Долгов А.В. Атлас-определитель рыб Баренцева моря. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2011. 188 с.

34. Есипов В. К. Полярная камбала (*Liopsetta glacialis*) // Описание к Атласу промысловых рыб СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 730-732.

35. Есипов В. К. Рыбы Карского моря. М.: АН СССР. 1952. 146 с.

36. Ефанов В. Н., Хоревин Л. Д. О возможности дифференциации популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) по размерам ее отолитов // Вопросы ихтиологии. 1979. Т. 19. № 4. С. 734-737.

37. Замахаев Д. Ф. К вопросу о влиянии первых лет жизни рыбы на последующий ее рост. // Труды ВНИРО. 1964. Том L. С. 109-141.

38. Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 740 с.

39. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. М.: Изд-во ВНИРО, 2004. 299 с.

40. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. 290 с.

41. Кленова М. В. Геология Баренцева моря. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 365 с.

42. Кобелев Е. А. Биологические основы промыслового использования рыбных запасов юго-восточной части Баренцева моря (на примере наваги, полярной камбалы, корюшки): дис. … канд. биол. наук. М., 2001. 132 с.

43. Кобелев Е. А. Биологические основы промыслового использования рыбных запасов юго-восточной части Баренцева моря (на примере наваги, полярной камбалы, корюшки): автореф. дис. … к-та биол. наук. М., 2001. 24 с.

44. Кобелев Е. А. Биология и промысел полярной камбалы Мезенского залива и Воронки Белого моря // Проблемы изучения, рац. использ. и охраны природн. ресурсов Белого моря: Тез. докл. регион, конф. Архангельск, 1985. С. 233-234.

45. Кобелев Е. А. Некоторые биологические особенности полярной камбалы *Liopsetta glacialis* юго-восточной части Баренцева моря // Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29. Вып. 4. С. 550-554.

46. Ковалев И. В. Современное гидрохимическое состояние акватории Печорского моря в районе проведения разведочного бурения на углеводороды // Вестник МГТУ. 2006. Т. 9. № 5. С. 839-842.

47. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.-Л., 1960. 324 с.

48. Легенькая С. А. Возможности использования отолитометрии для выяснения популяционной структуры наваги // Известия ТИНРО. 1999. Т. 126. С. 271-275.

49. Лепесевич Н. А. Морфометрические характеристики различных типов отолитов северо-восточной арктической трески // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки: тез. докл. Междунар. науч. конф. / ММБИ КНЦ РАН. Апатиты, 2010. С. 132-134.

50. Лоренц Г. К., Цуриков В. Л. Исследования по физической и химической океанографии Белого моря (историческая справка) // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. Л. 1983. С. 14-17.

51. Лоция Белого моря (№ 1110). ГУНиО МО, 1983. 344 с.

52. Лоция Карского моря. СПб.: Изд-во ГУНИО. 1998. Ч. 1. № 1115. 471 с.

53. Мина М. В. Исследование зависимости между весом отолита (sagitta) и длиной особи в популяциях трески Баренцева и Белого морей // Биологические науки. 1967. Вып. 9 (45). С. 26-31.

54. Мина М. В. Отолит как регистрирующая структура: автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1967. 13 с.

55. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных: М., 1976. 292 с.

56. Морозов Н. Руководство для плавания во льдах Белого моря. Петроград, 1921. 69 с.

57. Мягких К. А., Коростелёв С. Г. Оценка морфологических различий двухлинейной камбалы из Кроноцкого и Авачинского заливов методом отолитометрии // Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых Владивосток, ТИНРО-Центр. 2001. С. 37-38.

58. Надежин В. М. Гидрологический режим Белого моря и его значение в распределении основных промысловых рыб // Мат-лы р/х исследований ПИНРО. Мурманск. 1967. Вып. IX. С. 122-151.

59. Надежин В. М. Гидрологический режим Чёшской губы и его сезонные изменения // Мат-лы сессии ученого совета ПИНРО. Мурманск. 1966. Вып. IV. С. 216-222.

60. Никифоров Е. Г., Шпайхер А. О. Закономерности формирования крупномасштабных колебаний гидрологического режима Северного Ледовитого океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 296 с.

61. Николаев А. П. Полярная камбала Онежского залива Белого моря // Вопросы ихтиологии. 1955. № 5. С. 85-94.

62. Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., 1971. 471 с.

63. Общая физико-географическая характеристика Белого моря / В. Я. Бергер, А. Д. Наумов, Г. К. Лоренц, Л. Р. Лукин // Белое море, биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. С-Пб. 1995. Ч. 2. С. 47-51.

64. Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. Мурманск, 1991. 216 с.

65. Орлов А. М., Афанасьев П. К. Отолитометрия как инструмент анализа популяционной структуры тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae, Teleostei) // Амурский зоологический журнал. 2013. Вып. 3. С. 327-331.

66. Павлов Д.А., Бурменский В.А. Строение и рост отолитов молоди девятииглой колюшки *pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 4. С. 514-520.

67. Парухина Л. В. О летнем ихтиопланктоне Двинского залива Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: материалы XXVIII Междунар. конф. (Петрозаводск, 5-8 окт. 2009 г.). - Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2009. - С. 407-411.

68. Пащенко В. М., Грицай Е. В. Географическая изменчивость морфологических признаков отолитов минтая // Известия ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 304-311.

69. Пономарев С. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб прибрежных экосистем Кандалакшского залива Белого моря: автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 2004. 26 с.

70. Потанин В. А., Коротков С. В. Внутригодовая изменчивость постоянных течений южной части Баренцева моря и ее водообмен с сопредельными районами // Геологические и географические проблемы освоения природных ресурсов северных морей. Мурманск: Книжное изд-во, 1988. С. 81-90.

71. Потанин В. А., Щербаков О. Н. Основные результаты расчетов перемещения и трансформации нефтяного загрязнения в арктических морях // Комплексные океанологические исследования Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1987. С. 95-97.

72. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966. 376 с.

73. Примаков И. М. Морфометрия и океанологическая характеристика // Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. Исследования фауны морей. СПб: ЗИН РАН. 2012. Т. 69 (77). С. 7-13.

74. Примаков И. М. Особенности распределения и жизненные циклы массовых форм зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря: автореф. … канд. биол. наук. СПб: ЗИН РАН. 2002. 24 с.

75. Примаков И. М. Структура планктонного сообщества в устьевой части губы Чупа: опыт многомерного анализа // Морские и пресноводные биосистемы Карелии. Труды Биол. НИИ СПбГУ. 2004. Вып. 51. С. 138-152.

76. Природные условия водной среды шельфа юго-восточной части Баренцева моря / В. А. Потанин, С. В. Коротков и др. // Природа и хозяйство Севера. 1986. Вып. 14. С. 37-42.

77. Россолимо А. И. К гидрологии Баренцева моря. Печорское море. М.: Гос. изд-во, 1928. 80 с.

78. Русанов В. П., Яковлев Н. И., Буйневич А. Г. Гидрохимический режим Северного ледовитого океана // Тр. ААНИИ. 1979. Т. 355. С. 1-144.

79. Руселло И. Б. Предварительные результаты определения возраста щуковидной белокровки (*Champsocephalus gunnari* Lennberg 1905) из района о. Херд (Австралия) по массе отолитов // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. 1998. Т. 44. С. 186-190.

80. Светочева О. Н., Стасенкова Н. И., Гошева Т. Д. Морфология отолитов некоторых рыб Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2002. Т 42. № 3. С. 360-367.

81. Семушин А. В., Новоселов А. П. Видовой состав Байдарцкой губы Карского моря // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 304-317.

82. 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.

83. Семушин А. В., Шерстков А. С. Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование // Исследования фауны морей. СПб: ЗИН РАН. 2012. Т. 69 (77). С. 205-221.

84. Серпунин Г. Г. Биологические основы рыбоводства. М.: Колос, 2009. 384 с.

85. Стесько А. В. Результаты исследований линейного роста лиманды (*Limanda limanda* L., 1758) Баренцева моря // Вестник МГТУ. Т. 17. № 1. 2014. С.171-179.

86. Суворов Е. К. К ихтиофауне Чёшской губы // Тр. института по изучению севера. Изд-во НТУ ВСНХ М. 1929. Вып. 43. С. 101-132.

87. Суховей В. Ф. Моря мирового океана. Л: Гидрометеоиздат, 1986. 288 с.

88. Танфильев Г. А. Моря СССР. История изучения. М.-Л., 1931. 217 с.

89. Тимофеев В. Т. Поступление атлантической воды и тепла в Арктический бассейн // Океанология. 1961. Т. 1. Вып. 3. С. 407-411.

90. Тимофеев С. Ф. Макропланктон Карского моря // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. – Апатиты: Изд-во АН СССР, 1983. С. 17-22.

91. Токранов А. М., Заварина С. В. Размерно-возрастная структура и соотношение полов желтобрюхой морской камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* на западнокамчатском шельфе // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32. № 3. С. 27-35.

92. Токранов А. М. Размерно-возрастная структура звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии реки большая (западная камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33. № 2. С. 305-308.

93. Трошков В. А. Зоопланктон // Исследования фауны морей. СПб: ЗИН РАН. 2012. Т. 69 (77). С. 67-87.

94. Уралов Н. С. О потерях тепла Нордкапским течением в южной части Баренцева моря // Тр. ГОИН. 1961. Вып. 73. С. 66-75.

95. Урбах Ю. В. Биометрические методы М.: Наука. 1964. 415 с.

96. 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 опт. диск (CD-ROM). - [2 с.].

97. Фукс Г. В. Биологическая характеристика полярной камбалы акватории о. Кий Онежского залива Белого моря // Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов: тр. науч. конф. (Калининград, 25-26 сент. 2013 г.) / Калинингр. гос. техн. ун-т. Калининград, 2013. С. 127-129.

98. Фукс Г. В., Козаков Р. В. Биология и вопросы промыслового использования камбаловых и беломорской трески акватории о. Бол. Соловецкий // Состояние и рациональное использование пресноводных и морских экосистем (в т.ч. водных биологических ресурсов) Соловецкого архипелага: Науч.-

практ. конф. по водным ресурсам (включая биол. ресурсы) Соловецкого архипелага (Арханг. обл., п. Соловецкий, июнь 2014 г.): сб. тез. / Агентство по развитию Соловецкого архипелага [и др.]. Архангельск, 2014. С. 78-80.

99. Фукс Г. В. Биология камбаловых акватории пос. Шойна Воронки Белого моря // Конкурентный потенциал северных и арктических регионов: сб. науч. тр. междунар. науч. конф. / Арханг. науч. центр Уро РАН; отв. ред. В. И. Павленко. Архангельск, 2014. С. 122-125.

100. Фукс Г. В. Зависимость длины отолита от длины тела беломорской сельди (*Clupea pallasi marisalbi*) // Арктика: экология и экономика. 2013. № 4 (12). С. 81-83.

101. Фукс Г. В. Зависимость длины отолита от длины тела и возраста полярной камбалы *Liopsetta glacialis* юго-восточной части Баренцева моря // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: в 3 т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием ... к 145-летию Севастоп. биол. ст. / Ин-т мор. биол. исслед. им. А.О. Ковалевского РАН [и др.] ; ред. А. В. Гаевская. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 320-322.

102. Фукс Г. В. Краткие результаты отолитометрии полярной камбалы Белого моря // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря: материалы XIII Всерос. конф. с междунар. участием (С.-Петербург, 17-20 окт. 2017 г.) / ЗИН РАН [и др.]. СПб., 2017. С. 224-228.

103. Фукс Г. В. Методика определения возраста речной камбалы *Platichthys flesus* по отолитам в северо-западных районах арктических морей России // Educatio: науч. журн. Международного Научного Института "Educatio". 2015. № 11 (18), Ч. 1. С. 27-30.

104. Фукс Г. В. Методические аспекты определения возраста полярной камбалы (*Liopsetta glacialis*) по отолитам в арктических морях северо-западной части России // Изв. Калинингр. гос. тех. ун-та. 2017. № 44. С. 70-86.

105. Фукс Г. В. Некоторые данные по биологии полярной камбалы Карского моря // Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем: сб. тез. междунар. конф. (г. Архангельск, 30 окт.-3 нояб.

2017 г.) / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН [и др.]. М., 2017. С. 269-271.

106. Фукс Г. В. Результаты отолитометрии речной камбалы дельты р. Северная Двина // Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов: Тр. Второй Междунар. науч.-практ. конф. (15-16 окт. 2014 г.) / Калинингр. гос. техн. ун-т. Калининград, 2014. С. 63-66.

107. 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 // Изв. Калинингр. гос. техн. ун-та. 2017. № 46. С. 47-59.

108. 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.

109. Хрусталёва А. М., Павлов Д. А. Особенности морфологии отолитов у молоди некоторых видов рыб Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. № 5. С. 655-667.

110. Чешева З. А., Зимин А. В. Использование отолитометрии для выяснения популяционной структуры круглой сардинеллы *Sardinella aurita* (Clupeidae) центрально-восточной Атлантики // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 5. С. 669-673.

111. Чешева З. А. Определение возраста и оценка темпа роста американского макруронуса *Macruronus magellanicus* юго-западной Атлантики // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 1. С. 55-59.

112. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., 1959. 164 с.

113. Шелехов В. А. Формирование суточных колец на отолитах предличинок длиннорылой камбалы (*Limanda punctatisima punctatisima*) в условиях аквариумного эксперимента // Всеросс. конф. молодых ученых: тез. докл. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2001. С. 72-74.

114. Шерстков А. С. Биологическая характеристика и перспективы промысла камбаловых Онежского залива Белого моря: дис. … канд. биол. наук. Архангельск, 2005. 216 с.

115. Шерстков А. С. Биологическая характеристика камбаловых рыб Онежского залива Белого моря // Материалы рыбохозяйственных исследований водоемов европейского Севера. Сб. научн. трудов СевПИНРО. Архангельск, 2002. С. 290-297.

116. Шерстков А. С. Предварительные результаты работ по беломорским камбаловым в 2002 г. и перспективы исследований // Материалы отчетной сессии Северного отделения ПИНРО. Архангельск. 2003. С. 188-198.

117. Шерстков А. С. Распределение непромысловых и малоиспользуемых видов рыб в различных районах Белого моря // Тез. докл. конф. Проблемы изучении, рационального использовании и охраны природных ресурсов Белого моря. Беломорск, 2001. С. 196-198.

118. Шибаев С. В. Методы рыбохозяйственных исследований. Калининград, 1996. 27 с.

119. Шибаев С. В. Промысловая ихтиология. СПб: "Проспект науки", 2007. 400 с.

120. Шибаев С. В. Системный анализ в рыбохозяйственных исследованиях. – Калининград: КГТУ, 2004. – 315 с.

121. Шубников Д. А., Пшеничный Б. П., Честнова Л. Г. Материалы по экологии полярной камбалы Кандалакшского залива Белого моря // Биология Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 189 - 207.

122. Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2008. 261 с.

123. Экосистемы биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря / Отв. ред. Г. Г. Матишов. Апатиты: Кол. науч. центр РАН, 1996. 162 с.

124. Энциклопедический словарь географических названий / Гл. ред. С. В. Калесник. М.: Советская энциклопедия, 1973. - 806 с.

125. Assis D. A. S., Santos J. A, Moraes L. E, Santos A. C. A. Biometric relation between body size and otolith size of seven commercial fish species of the southwestern Atlantic // J Appl Ichthyol. 2018; 00:1-4. https://doi.org/10.1111/jai.13744.

126. Aydin R., Calta M., Dursun S. & Coban M. Z. Relationships between fish lengths and otolith length in the population of *Chondrostoma regium* (Heckel, 1843) inhabiting Keban Dam Lake // Pakistan Journal of Biological Sciences. 2004. V. 7(9). P. 1550-1553. http://doi.org/10.3923/pjbs.2004.1550.1553.

127. Battaglia P., Malara D., Romeo, T. & Andaloro F. Relationships between otolith size and fish size in some mesopelagic and bathypelagic species from the Mediterranean Sea (Strait of Messina, Italy) // Scientia Marina. 2010. V. 74(3). P. 605-612. http://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n3605.

128. Begg G. A., Brown R. W. Stock identification of haddock *Melanogrammus aeglefinus* on Georges Bank based on otolith shape analysis // Trans. Am. Fish. Soc. 2000. V. 129. N 4. P. 935-945.

129. Begg G. A., Overholtz W. J., Munroe N. J. The use of internal otolith morphometrics for identification of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stocks on Georges Bank // Fish. Bull. 2001. V. 99. N 1. P. 1-14.

130. Bermejo S. The benefits of using otolith weight in statistical fish age classification: A case study of Atlantic cod species // Computers and Electronics in Agriculture. 2014. V. 107. P. 1-7.

131. Blacker R. W. Chemical composition of the zones in cod (*Gadus morhua* L.) otoliths. // J. Cons. Int. Explor. Mer, 33 (1969). P. 107-108.

132. Burke N., Brophy D., King P. A. Otolith shape analysis: its application for discriminating between stocks of Irish Sea and Celtic Sea herring (*Clupea harengus*) in the Irish Sea // Polar Research Inst Marine Fisheries Oceanography on October. 2008. V. 6. P. 1670-1675.

133. Campana S. E., Casselman J. M. Stock discrimination using otolith shape analysis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 1062-1083.

134. Campana S. E. Otolith science entering the 21st century // Marine and Freshwater Research 2005. V. 56. P. 485-495.

135. Campana S. E. Photographic Atlas of Fish Otoliths of the Northwest Atlantic Ocean. NRC Research Press, Ottawa, Ontario. 2004. 284 pp.

136. Cardinale M., Arrhenius F. Using otolith weight to estimate the age of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*): A tree model application // J. Appl. Ichthyol. 2004. V. 20. P. 470-475.

137. Cardinale M., Arrhenius F., Johnsson B. Potential use of otolith weight for the determination of age-structure of Baltic cod (*Gadus morhua*) and plaice (*Pleuronectes platessa*) // Fisheries Research 45. 2000. P. 239-252.

138. Cardinale M., Doering-Arjes P., Kastowsky M. & Mosegaard H. Effects of sex, stock, and environment on the shape of known-age Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2004. V. 61. P. 158-167. http://doi:10.1139/f03-151.

139. Castonguay M., Simard P., Gagnon P. Usefulness of Fourier analysis of otolith shape for Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock discrimination // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. N 2. P. 296-302.

140. Chilton D. E., Beamish R. J. Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station // Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 1982. N 60. 102 p.

141. Climatic Atlas of the Arctic Seas 2004: Part I. Database of the Barents, Kara, Laptev and White Seas-Oceanography and Marine Biology. World data Center for Oceanography, Silver Spring International Series. V. 9. - NOAA Atlas NESDIS 58.

142. Christensen J. M. Burning otoliths, a technique for age determination of soles and other fish. J. Cons. Perm. int. Explor. 1964. Mer. 29, 73–81.

143. Cuvier G., Valenciennes A. Histoire Naturelle des Poisson // Natural History of Fishes. Paris (France): Leurault. 1836.

144. Dehghani M., Kamrani E., Salarpouri A. & Kamali E. Relationship between fish length and otolith dimentions (length, width) and otolith weight of *Sardinella sindensis*, as index for environmental studies, Persian Gulf, Iran // Journal of Fisheries and Livestock Production. 2015. V. 3(2). P. 1-5. http://doi.org/10.4172/2332-2608.1000134.

145. Dietrich, R. Populationsökologie der Plattfische (Fam. Pleuronectidae) im Küsten- und Ästuarbereich des Weißen Meeres: Dissertation an der Math.-Nat. Fakultät der Univ. Rostock, 2009. 154 S.

146. Drevs T., Raid T.Comparative study of three alternative methods of aging Baltic flounder (*Platichthys flesus*) // Estonian Journal of Ecology. 2010. V. 59 N 2. P. 136-146.

147. Ehcheverria W. T. Relationship of otolith length to total length in rockfishes from northern and central California // Fish. Bull. 1987. V. 85. N 2. P. 383-387.

148. Eroglu M., Sen D. Otolith size-total length relationship in Spiny eel, *Mastacembelus mastacembelus* (Banks& Solander, 1794) inhibiting in Karakaya Dam lake (Malatya, Turkey) // J Fisheries Scicom. 2009. V. 3. P. 342-351.

149. Francis R. I. C. C., Harley S. J., Campana S. E. and Doering-Arjes P. Use of otolith weight in length-mediated estimation of proportions at age // Mar. Freshw. 2005. V. 56. P. 735-743. http://doi:10.1071/MF04127.

150. Friedland K. D., Reddin D. G. Use of otolith morphology in stock discriminations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. N 1. P. 91-98.

151. Gaemers P. A. M. Taxonomy, Distribution and Evolution of Trisopterine Gadidae by Means of Otoliths and Other Characteristics // Fishes 2016. V. 1. P. 18-51. http://doi:10.3390/fishes1010018.

152. Gagliano M. & McCormick M. I. Feeding history influences otolith shape in tropical fish // Marine Ecology Progress Series. 2004. V. 278. P. 291-296.

153. Gerard T. L., Malca E. Silver nitrate staining improves visual analysis of daily otolith increments // J Am Sci. 2011. V. 7(1). P. 120-124.

154. Girone A. & Nolf D. Fish otoliths from the Priabonian (Late Eocene) of North Italy and South-East France - Their paleobiogeographical significance // Revue de Micropaleontologie. 2009. V. 52. P. 195-218. http://doi.org/10.1016/j.revmic.2007.10.006.

155. Granadeiro J. P. & Silva M. A. The use of otoliths and vertebrae in the identification and size-estimation of fish in predator-prey studies // Cybium. 2000. V. 24(4). P. 383-393.

156. Hammer Ø., Harper T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. N 1. 9p.

157. Hanson S. D. and Stafford C. P. Modeling Otolith Weight using Fish Age and Length: Applications to Age Determination // Transactions of the American Fisheries Society 2017.00:1–14.

158. Hassenger T. K. Comparison of three different otolith-based methods for age determination of turbot (*Scophthalmus maximus*) // The Danish Institute for Fisheries and Marine Research. Charlottenlund. 1991. P. 39-43.

159. Hunt J. J. Morphological Characteristics of otoliths for selected fish in the Northwest Atlantic // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 1992. V. 13. P. 63-75.

160. ICES. Recruitment studies: Manual on precision and accuracy of tools. ICES Tech Mar Environ Sci. 2004. V. 33. P. 38.

161. ICES. Report of the Workshop on Age Reading of Flounder (WKARFLO). Rostock, Germany. 2nd C.M. 2008/ACOM. 2008. 38 p.

162. Identification of Anchovy, *Encrasicholina punctifer* Stocks on Persian Gulf and Oman Sea Using Analysis of Otolith Morphometrics / N. Daryaei, E. Kamrani, A. Salarzadeh, A. Salaripour // Environmental Sciences. 2013. V. 1. N 2. P. 53-63.

163. Ilkyaz A. T., Metin G., Kinacigil H. T. The use of otolith length and weight measurements in age estimations of three Gobiidae species (*Deltentosteus quadrimaculatus*, *Gobius niger*, and *Lesueurigobius friesii*) // Turk J Zool. 2011. V. 35(6). P. 819-827.

164. Jawad L. A., Al-Jufaili, S. A., & Al-Shuhaily, S. S. Morphology of the otolith of the greater lizardfish *Saurida tumbil* (Pisces: Synodontidae) // Journal of Natural History. 2008. V. 42 P. 2321-2330. http://doi.org/10.1080/00222930802130278.

165. Jawad L. A., Park J. M., Kwak S. N. and Ligas A. Study of the relationship between fish size and otolith size in four demersal species from the southeastern Yellow Sea // Cah. Biol. Mar. 2017. 58: 9-15. DOI: 10.21411/CBM.A.645C2013.

166. Javadzadeh N., Azhir M., Mabudi H. Investigation of otolith in *Priacanthus tayenusin* Persian Gulf and Oman Sea // J. Bio. & Env. Sci. 2015. P. 328-333.

167. Jónsdóttir I. G., Campana S. E., Marteinsdottir G. Otolith shape and temporal stability of spawning groups of Icelandic cod (*Gadus morhua* L.) // ICES J. Mar. Sci. 2006. V. 63. P. 1501-1512.

168. Kabakli F., Ergüden D. Relationships between Fish Length and Otolith Dimensions of Redcoat, *Sargocentron rubrum* (Forsskal, 1775) in the Southeastern Mediterranean Sea, Turkey // Turkish Journal of Maritime and Marine Sciences. 2018. 4(2): 156-162.

169. Koken E. Über Fisch-Otolithen, insbesondere über diejenigen der norddeutschen Oligozän-Ablagerungen // Z. deutsch, geol. Ges. 1884. Bd. 36. S. 500-565.

170. Kumar K. V., Deepa K. P., Hashim M., Vasu, C., Sudhakar M. Relationships between fish size and otolith size of four bathydemersal fish species from the southeastern Arabian Sea, India // J. Appl. Ichthyol. 2016. 33: 102-107.

171. Lombarte A. & Lleonart J. Otolith size changes related with body growth, habitat depth and temperature // Environmental Biology of Fishes. 1993. V. 37. P. 297-306. http://doi:10.1007/BF00004637.

172. Matic-Skoko S. et al. Age, growth and validation of otolith morphometries as predictors of age in the forkbeard, *Phycis phycis* (Gadidae). Fisheries Research 112 (2011) 52-58.

173. McFarlane G., Schweigert J., Hodes V., Detering J. Preliminary study on the use of polished otoliths in the age determination of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in British Columbia waters // Calif Cooperative Oceanic Fisheries Invest Rep. 2010. V. 51. P. 162-168.

174. Mendoza R. P. R. Otoliths and their applications in fishery science // Ribarstvo. 2006. V. 64 (3). S. 89-102.

175. Messieh S. N. Use of otoliths in identifying herring stocks in the southern Gulf of St. Lawrence and adjacent waters // J. Fish. Res. Board Can. 1972. V. 29. N 8. P. 1113-1118.

176. Metin G., Ilkyaz A. T. Use of Otolith Length and Weight in Age Determination of Poor Cod (*Trisopterus minutus* Linn., 1758) // Turk J Zool. 2008. V. 32. P. 293-297.

177. Munk K. M., Smikrud K. M. Relationships of otolith size to fish size and otolith ages for yelloweye *Sebastes ruberrimus* and quillback *S. maliger* rockfishes // Reg. Inf. Rep. No. 5J02-05. Juneau: Alaska Department of Fish and Game. 2002. 50 p.

178. Nishimura A., Уanagimoto T. Review of Pollock structure studies in the Japanese Institute. 1. Phenotypic characteristic and otolith application studies // Tech. Rep. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst. 2001. N 5. NP.

179. Norman J. R. A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata) // Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae. British museum (Natural history). 1934. V. 1. 476 p.

180. Orlov A. M., Abramov A. A., Stolyarova E. V. Use of otolithometry to determine Asian shortraker rockfish population structure // Biology, Assessment, and Management of North Pacific Rockfishes. Alaska Sea Grant College Program. 2007. AK-SG-07-01. P. 207-221.

181. Otolith shape analysis as a tool for population discrimination of the white grunt (*Haemulon plumieri*) stock in the northern coast of the Уucatan Peninsula, Mexico / C. Treinen-Crespo, H. Villegas-Hernández, S. Guillén-Hernández,

M. Ruiz-Zárate, C. González-Salas // Rev. Mar. Cost. ISSN 1659-455X. 2012. V. 4. P. 157-168.

182. Otolith shape analysis as a tool for stock discrimination of forkbeard (*Phycis phycis*) in the Northeast Atlantic / A. R. Vieira, A. Neves, V. Sequeira, R. B. Paiva, L. S. Gordo // Hydrobiologia. 2014. V. 728. P. 103-110.

183. Otolith shape analysis as a tool for stock identification of the southern blue whiting, *Micromesistius australis* / J. Leguá, G. Plaza, D. Pérez, A. Arkhipkin // Lat. Am. J. Aquat. Res. 2013. V. 41(3). P. 479-489.

184. Otolith shape analysis as a tool for stock separation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Northeast Atlantic and Mediterranean / C. Stransky, A. G. Murta, J. Schlickeisen, C. Zimmermann // Fish. Res. 2008. V. 89. P. 159-166.

185. Otolith weight as an estimator of age in the Patagonian grenadier, *Macruronus magellanicus*, in central-south Chile / C. A. Pino, L. A. Cubillos, M. Araya & A. Sepulveda // Fish. Res., 66(2ñ3). 2004. V. 156. P. 145-156. http://doi:10.1016/j.fishres.2003.07.003.

186. Pawson M. G. Using otolith weight to age fish // J. Fish Bid. 1990. V. 36. P. 521-531.

187. Popper A. N., Ramcharitar J., Campana S. E. Why otolith? Insights from inner ear physiology and fisheries biology // Mar Freshw Res. 2005. V. 56. P. 497-507.

188. Primakov I. M. The impact of hydro-meteorological conditions on primary production // Zoological Sessions (Annual reports 2004) St. Petersburg. V. 308. P. 83-90.

189. Reichenbacher B., Sienknecht U., Küchenhoff H. & Fenske, N. Combined otolithmorphology and morphometry for assessing taxonomy and diversity in fossil and extant killifish (Aphanius, Prolebias) // J. Morph. 2007. V. 268(10). P. 898-915. http://doi.org/10.1002/jmor.10561.

190. Relationship between fish size and otolith length for 63 species of fishes from the Eastern North Pacific Ocean / J. T. Harvey, T. R. Loughlin, M. A. Perez, D. S. Oxman // U.S. Dept. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 150. 2000. 36 p.

191. Relationships between fish size and otolith size and weight in the bathypelagic species, *Beryx splendens*, Lowe, 1834, collected from the Arabian Sea coasts of Oman / J. Al-Mamry, L. Jawad, H. Al-Busaidi, S. Al-Habsi, S. Al-Rasbi // Quad. Mus. St. Nat. Livorno. 2010. V. 23. P. 79-84.

192. Separation of Norwegian coastal cod and Northeast Arctic cod by outer otolith shape analysis / C. Stransky, H. Baumann, S-E. Fevolden, A. Harbitz, H. Høie, K. H. Nedreaas, A-B. Salberg, T. H. Skarstein // Fish. Res. 2008. V. 90. P. 26-35.

193. Seyfabadi J., Afshari M. & Valinassab T. Note otolith morphology and body size relationships of *Nemipterus japonicus* (Bloch, 1791) in the northern Oman Sea // Indian Journal of Fisheries. 2014. V. 61(2). P. 112-117.

194. Stinton F. C. Fish otoliths from the English Eocene // I. Palaeontographical Society Monographs (London). 1975. V. 129. P. 1-56.

195. Strelcheck A. J., Fitzhugh G. R., Coleman F. C. & Koenig C. C. Otolith-fish size relationship in juvenile gag (*Mycteroperca microlepis*) of the eastern Gulf of Mexico: a comparison of growth rates between laboratory and field populations. Fisheries Research. 2003. V. 60. P. 255-265. http://doi:10.1016/S0165-7836(02)00171-6.

196. Svetocheva O. N., Stasenkova N., Fooks G. Guide to the bony fishes otoliths of the White Sea / PINRO, IMR ; comp.: - Bergen : IMR ; Murmansk : PINRO Press, 2007. 46 p.

197. Templemana W., Squires H. J. Relationship of otolith lengths and weights in the haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.), to the growth of the fish / // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1956. V. 13. P. 467-487.

198. Trouth G. C. Otolith growth of the Barents Sea cod // Rapp. P-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 1954. V. 150. P. 297-299.

199. Tuset V. M., Lombarte A., ASSIS CA. Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic // Scientia Marina. 2008. P. 7-198.

200. Using Otolith Shape Analysis to Identify Different Stocks of *Epinephelus morio* from the Campeche Bank / X. Renán, E. Pérez-Díaz, T. Colás-

Marrufo, J. JR Garza-Pérez, T. Brulé // 63rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute. November 1-5. San Juan, Puerto Rico. 2011. P. 200-206.

201. Vignon M. & Morat F. Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish // Marine Ecology Progress Series. 2010. V. 411. P. 231-241. http://doi:10.3354/meps08651.

202. World Ocean Database, National Oceanographic Data Center, Silver Spring, MD 20910. 1998. CD 1.

203. Worthington D. G., Fowler A. J. and Doherty P. J. Variation in the relationship between otolith weight and age: implications for the estimation of age of two tropical damsel-fish (*Pomacentrus moluccensis* and *P. wardi*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 233-242. http://doi:10.1139/f95-224.

204. Yaremko M. L. Age determination in Pacific sardine, *Sardinops sagax* // NOAA Tech Memo NMFS. 1996. 596 p.

205. Yilmaz S., Yazicioğlu O., Yazici R., Polat N. Relationships between fish length and otolith size for five cyprinid species from Lake Ladik, Samsun, Turkey // Turk J Zool. 2015. V. 39. P. 438-446.

206. Zan X. X., Zhang C., Xu B. D. & Zhang C. L. Relationships between fish size and otolith measurements for 33 fish species caught by bottom trawl in Haizhou Bay China // Journal of Applied Ichthyology. 2015. V. 31 (3). P. 544-548. http://doi.org/10.1111/jai.12751.