

УДК 597.2/.5:574.5/9(265.5:571.645)

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ДЕМЕРСАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ В ТИХООКЕАНСКОЙ ЗОНЕ У СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2025 г. Ким Сен Ток^{1,*}

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: kimsst@sakhniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 16.02.2024 г.

После доработки 20.05.2024 г.

Принята к публикации 20.05.2024 г.

По данным выполненных в 1987–2021 гг. траловых учётных съёмок, выявлены характер и сезонные изменения распределения батиметрических группировок демерсальных рыб в тихоокеанских водах у северных Курильских островов. Граница между элиторальными и мезобентальными группировками рыб в холодный период года располагалась в районе изобаты 350 м, а в тёплый смешалась до глубины 100 м. Смещение границы обусловлено массовыми сезонными миграциями рыб, связанными с внутригодовой изменчивостью термического режима вод. Новая информация позволяет оценить характерные черты элиторальных и мезобентальных группировок, выявить сезонные изменения границы между ними и уточнить масштабы миграционных процессов в годовом жизненном цикле рыб в районе исследований.

Ключевые слова: батиметрические группировки рыб, сезоны, видовое сходство, экосистемные параметры, северные Курильские острова.

DOI: 10.31857/S0042875225010035, **EDN:** CNOSNY

Общая картина батиметрического распределения рыб в зоне океанического шельфа и свала глубин у северных Курильских о-вов подчиняется характерным закономерностям, связанным с особенностями биологии и жизненного цикла разных видов (Орлов, 1998, 2001, 2010; Орлов и др., 2000, 2006; Orlov, 2003, 2005; Токранов и др., 2005; Токранов, Орлов, 2012, 2013; Ulchenko, Orlov 2013; Орлов, Токранов, 2014). Экологическая характеристика рыб в значительной степени определяет приуроченность каждого вида к определённому диапазону глубин. Вместе с тем в субарктических морях на пространственные границы отдельных вертикальных группировок существенное влияние оказывают периодические сезонные миграции рыб, связанные с их зимовкой, размножением и нагулом. Батиметрические границы группировок, кроме того, меняются в ходе межгодовых флуктуаций термического режима водоёма,

которые регулируют непосредственные сроки осуществления этих миграций.

Вертикальное распределение демерсальных сообществ рыб исследуют в различных районах Мирового океана, в том числе в Сахалино-Курильском регионе (Yamamura et al., 1993; Blaber et al., 1994; Fujita et al., 1995; Farina et al., 1997; Gaertner et al., 1998; Mahon et al., 1998; Robards et al., 1999; Ким, Шелепова, 2001; Mueter, Norcross, 2002; Kim, 2004; Ким, 2004, 2005; Busalacchi et al., 2010; Causse et al., 2011; Amsler et al., 2016; Kim, Kim, 2019; Zhang et al., 2022). Вместе с тем опубликованная информация по видовому разнообразию и количественной структуре вертикальных группировок рыб, рассмотренная в сезонном и межгодовом аспектах, остаётся крайне немногочисленной.

Исключением является широкомасштабное исследование, затронувшее многие аспекты

сезонного распределения, биологии и запасов морских рыб в тихоокеанских водах у северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки, выполненное в 1990–2000-х гг. в ходе круглогодичных научных экспедиций на японских промысловых судах в рамках многолетней Программы научно-исследовательских работ по малоизученным рыбам материкового склона дальневосточных морей (Промыслово-биологические..., 2000). Исследования в указанные годы позволили существенно расширить имеющиеся представления о систематике, зоогеографии, биологии и запасах рыб прикурильских вод (Orlov, 1996, 1998, 2004, 2005; Orlov, Moiseev, 1999; Орлов и др., 2000, 2011; Орлов, Несин, 2000; Орлов, Абрамов, 2001; Орлов, Мухаметов, 2001; Токранов, Орлов, 2002; Tokranov, Orlov, 2003; Токранов и др., 2003; Orlov et al., 2006; Orlov, Tokranov, 2007, 2008; Орлов, 2010). Многочисленные публикации, особенно таких исследователей, как А.М. Орлов (Институт океанологии РАН) и А.М. Токранов (Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН), были посвящены особенностям пространственного распределения, размерно-возрастным показателям, характеру полового созревания, питанию целого ряда широко распространённых и слабо изученных рыб тихоокеанского шельфа и склона северных Курильских о-вов. При крайней труднодоступности большинства участков склона Курильских о-вов в силу повсеместного присутствия скалисто-каменистых грунтов, резких изменений рельефа дна, крутого уклона дна почти десятилетняя накопленная биологическая информация позволяет в настоящее время считать данный район наиболее изученным в дальневосточном регионе России в плане видового разнообразия ихтиофауны и всестороннего исследования локальной биологии рыб.

Общее видовое богатство и доминирующие компоненты ихтиофауны в исследуемом районе в пределах разных батиметрических зон, в том числе по схеме вертикальной зональности (Парин, 1968), ранее изучил Орлов (Orlov, 2005). Он составил подробный список рыб по биотопам, а также их видовой состав по отдельным зонам сублиторали (внутренний, средний и внешний шельфы) и батиали (мезо-, бати- и абиссобенталь) в донном и придонном горизонтах. Распределение по глубинам доминантных, обычных, редких и очень редких видов было охарактеризовано на основе встречаемости в уловах, а величины улова на усилие автор использовал

для описания относительного богатства видов. Батиметрические сообщества рыб были соотнесены с вышеуказанными зонами.

Сходство сезонного поведения донных и придонных видов рыб, обусловленное характерным изменением основных условий среды обитания, позволяет предполагать существование многовидовых демерсальных сообществ, в первую очередь, последовательно расположенных на участках от побережья в сторону открытой части океана (свала глубин). Субарктическая структура водных масс должна формировать пространственный характер распределения рыб, а адаптация сублиторальных, элиторальных или мезобентальных рыб к определённым условиям внешней среды в различных диапазонах глубин шельфовых и сваловых участков моря существенным образом ограничивает доступную зону их распространения. В связи с этим представляют значительный интерес особенности батиметрического разделения сублиторальных, элиторальных и мезобентальных группировок, особенно в сезонном аспекте. Эта информация имеет как научное, так и практическое значение, позволяя определять взаимоотношения между различными экологическими группами рыб, а также регулировать в ходе промысла видовой состав необходимого прилова тех или иных объектов.

Однако батиметрические границы сообществ можно определять не диапазонами глубин, указанными схематически на основе вертикального деления морского дна (Orlov, 2005), а посредством анализа общего видового сходства рыб на разных исследуемых участках моря. В этом случае в ходе сезонных перестроек в распределении рыб границы многовидовых сообществ подвергаются периодическим изменениям. Цель настоящей работы — охарактеризовать сезонную динамику состава и распределения демерсальных сообществ рыб в тихоокеанской подзоне у северных Курильских о-вов, оценить экосистемные параметры шельфовых (элиторальных) и склоновых (мезобентальных) сообществ рыб при изменении границы между ними.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом послужили результаты восьми траловых учётных съёмок в районе тихоокеанского побережья северных Курильских островов в 1987–2021 гг. (табл. 1). Выбор конкретных съёмок был обусловлен полнотой охвата ими района исследования, максималь-

Таблица 1. Список траловых учётных съёмок у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов в 1987–2021 гг., результаты которых использованы в работе

№	Месяцы, год	Судно	Число станций	Глубины, м	Тип трала
1	Январь–февраль, 1987	СРТМ “Шурша”	93	42–500	ДТ 28.0 м
2	Февраль–март, 2002	НИС “Дмитрий Песков”	68	50–600	ДТ 34/26 м
3	Март, 2011	НИС “Профессор Пробатов”	83	47–491	ДТ 30/25 м
4	Март–апрель, 2015	НИС “Дмитрий Песков”	61	65–420	То же
5	Май, 2021	То же	63	50–480	ДТ 27.1 м
6	Май–июнь, 2006	НИС “Профессор Пробатов”	105	45–498	ДТ 34/25 м
7	Май–июнь, 2007	То же	114	60–348	ДТ 64.8 м
8	Октябрь, 1987	БМРТ “Тихоокеанский”	87	35–350	ДТ 43.0 м

Примечание. СРТМ — средний рыболовный траулер морозильный, НИС — научно-исследовательское судно, БМРТ — большой морозильный рыболовный траулер.

ным диапазоном обследованных глубин, а также выполнением их в разные сезоны года. В ходе многолетних исследований съёмками было охвачено большинство месяцев года, но характерной особенностью общей базы данных являлось отсутствие наблюдений в типично летний период (июль–сентябрь).

Обобщённая схема района исследований с суммарным числом выполненных траловых станций 674 представлена на рис. 1. Общий диапазон обследованных глубин составил 35–600 м. Температуру придонного слоя воды регистрировали логгером ATD-HR #0663 (“JFE Advantech Co., Ltd.”, Япония).

Карты пространственного распределения рыб построены в программе Surfer (<https://www.goldensoftware.com/products/surfer>). Для интерполяции унифицированных данных уловов (т/милю²) использовали метод кригинга (Кошель, Мусин, 2001), сетчатый файл строили с шагом 0.01° (Тарасюк и др., 2000). Число ближайших точек в секторе для интерполяции выбирали равным максимальному, минимальное — 1; максимальный радиус поиска — 0.5, минимальный — 0.3 широтного градуса; эллипс поиска точек располагался вдоль изобат под углом 35°.

В работе использованы архивные материалы СахНИРО, полученные в ходе многочисленных полевых работ разными исследователями, которые для полевой идентификации рыб до видовой принадлежности использовали определители рыб дальневосточных морей и иллюстрирован-

ный атлас рыб (Таранец, 1937; Линдберг, Красюкова, 1975, 1987; Линдберг, Федоров, 1993; Amaoka et al., 1995). Латинские и русские названия видов и семейств приведены в соответствии с каталогами и аннотированными списками рыб, в том числе дальневосточных морей (Орлов, 1998; Борец, 2000; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014; Fricke et al., 2024).

Для выделения вертикальных группировок рыб использовали коэффициент Мориситы–Хорна (Krebs, 1999). В качестве основных единиц измерения применяли индексы относительного обилия рыб (плотности уловов), выраженные в т/милю². Данные по всем видам были стандартизированы, т.е. приведены к 1. Для выделения сообществ использовали базу данных без учёта минтая *Gadus chalcogrammus*, но в конечном видовом составе сообществ минтай представлен. Доля минтая рассчитывали отдельно по суммарной биомассе рыб. Следует отметить, что в придонном горизонте моря преимущественно концентрируется взрослый минтай, что оказывает своё влияние на оценку значимости вида в сообществах, где он присутствует. Общий батиметрический диапазон района исследования разбивали на 50-метровые интервалы, между которыми выявляли сходство видового состава. Дендрограммы сходства строили по методу Уорда (Ward, 1963) в среде R, для визуализации данных применяли метод кластеризации *k*-средних (*k*-means) из пакета fviz_cluster (Gorban, Zinovyev, 2010).

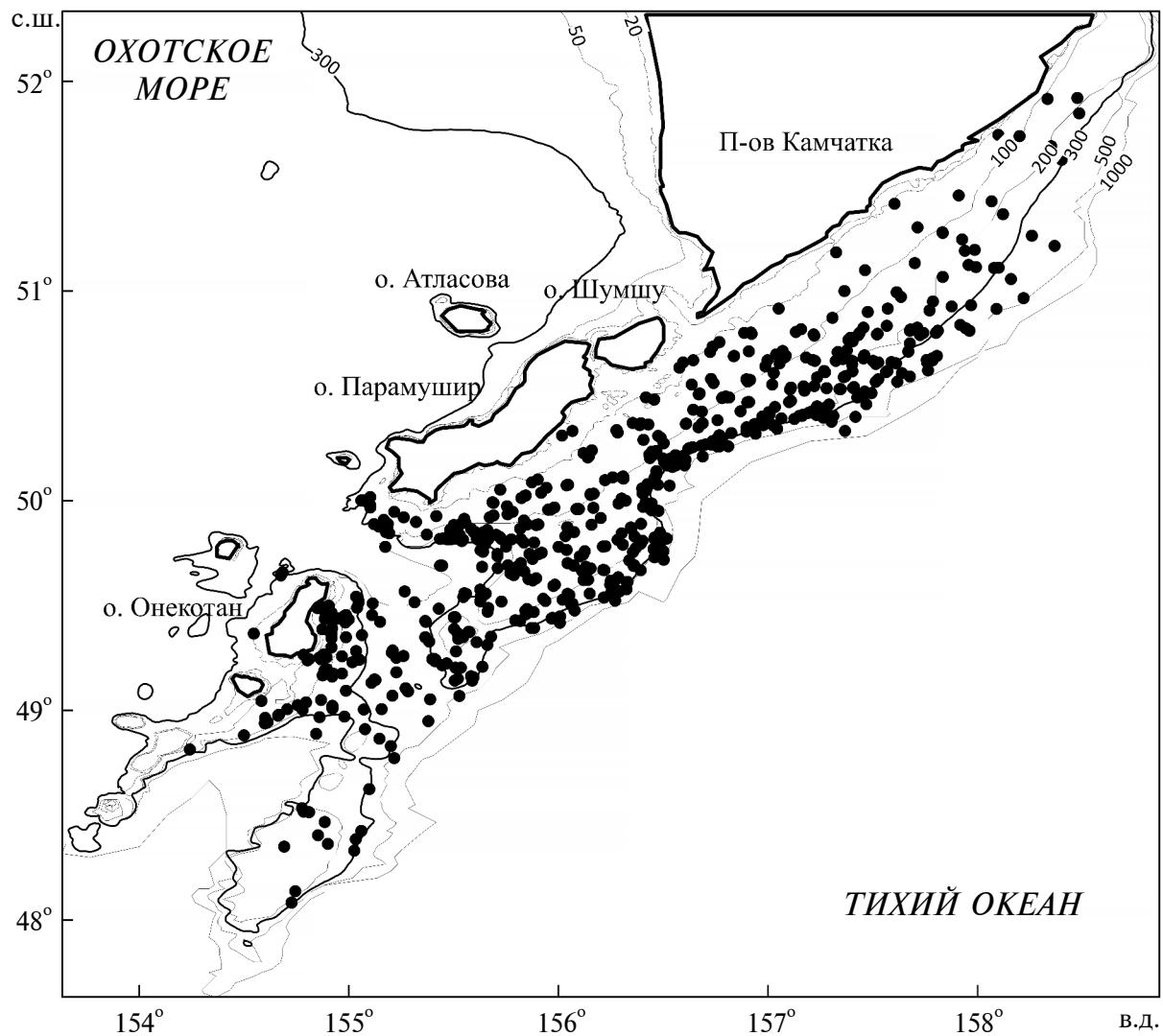


Рис. 1. Схема района исследования со станциями (●) учётных траловых съёмок 1987–2021 гг.; (—) – изобаты.

Основными параметрами группировок рыб в выделяемых зонах служили: богатство видов, энтропия, выравненность по обилию и неоднородность видового состава (Krebs, 1999). Сходство видовой структуры оценивали по коэффициенту Мориситы в интерпретации Хорна, признанному одним из лучших показателей сходства для экологических расчётов (Wolda, 1981, Krebs, 1999): $CH = 2 \sum X_{ij} X_{ik} / ((\sum X_{ij}^2 / N_j^2) + (\sum X_{ij}^2 / N_k^2)) N_j N_k$, где CH – коэффициент Мориситы–Хорна, X_{ij} и X_{ik} – доли i -того вида по массе в пробах соответственно j и k , $N_j = \sum X_{ij}$ – общая масса вида в пробе j , $N_k = \sum X_{ik}$ – общая масса вида в пробе k .

Энтропию (H) или меру упорядоченности сообщества определяли по формуле Бриллюэна (Brillouin, 1962 – цит. по: Сметанин и др., 1983):

$$H = \sum p_i \log_2 p_i, \text{ где } p_i \text{ – доля } i\text{-того вида в сообществе.}$$

Богатство видов расчисляли по методу “складного ножа” (jackknife estimate) (Krebs, 1999): $S = s + (n - 1)/n k$, где S – мера видового богатства (число видов); s – наблюдаемое число видов в n тралениях, n – общее число тралений, k – число уникальных видов (отмеченных только в одном улове).

Выравненность по обилию видов определяли по индексу Симпсона (Krebs, 1999): $E_{1/D} = 1/D/s$, где $E_{1/D}$ – индекс выравненности Симпсона, D – индекс неоднородности Симпсона, s – число видов во всей пробе.

Неоднородность видового состава вычисляли по индексам Симпсона (Krebs, 1999): $D = \sum p_i^2$,

где D — индекс Симпсона, равный вероятности того, что две особи, случайным образом взятые из некоего сообщества, принадлежат к разным видам; p_i — доля i -того вида в сообществе; $1 - D = 1 - \sum p_i^2$, где $1 - D$ — индекс разнообразия Симпсона, интерпретируемый как вероятность того, что две отобранные особи относятся к одному виду; $1/D = 1/\sum p_i^2$, где $1/D$ — обратный индекс Симпсона, интерпретируемый как число

равнозначных видов, требуемых для создания наблюдённой неоднородности в пробе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зима, январь–февраль 1987 г. Всего было выделено четыре кластера (рис. 2). Первая и вторая группировки распределялись в зоне изобат соответственно 51–100 и 101–150 м (табл. 2).

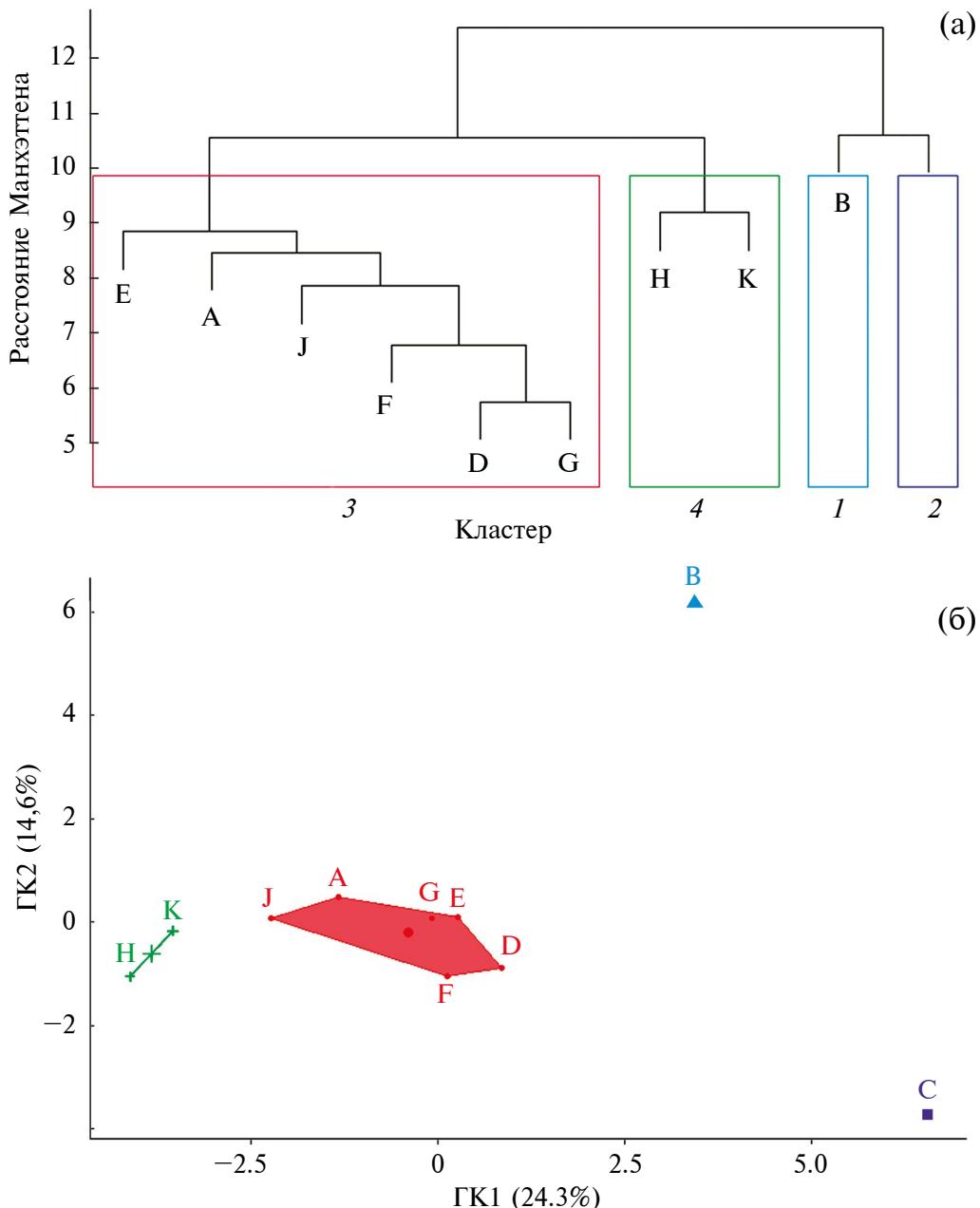


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 42–500 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за январь–февраль 1987 г. Кластеры (группировки): (▲) — 1, (■) — 2, (●) — 3, (+) — 4. Здесь и на рис. 3–9: А–К — 50-метровые диапазоны глубин (А — 1–50 м, В — 51–100 м и так далее).

Таблица 2. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских островов зимой 1987 г.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ДЕМЕРСАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ

37

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ	Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 22 вида, глубина 51–100 м				Третья группировка, 29 видов, глубина 151–350 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0.092	0.021	ЭЛ	<i>Gadus chalcogrammus</i>	24.734	0.681	ЭЛ
<i>Gadus macrocephalus</i>	2.901	0.678	ЭЛ	<i>Gadus macrocephalus</i>	6.284	0.543	ЭЛ
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.663	0.155	ЭЛ	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	2.848	0.246	ЭЛ
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.187	0.044	ЭЛ	<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.669	0.058	ЭЛ
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	0.147	0.034	ЭЛ	<i>Bathyraja</i> sp.	0.627	0.054	МБ
<i>Gymnoanthus</i> sp.	0.094	0.022	ЭЛ	<i>Myoxocephalus jaok</i>	0.213	0.018	ЭЛ
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.073	0.017	ЭЛ	<i>Liparidae</i> gen. sp.	0.202	0.017	МБ
<i>Liparidae</i> gen. sp.	0.065	0.015	МБ	<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.172	0.015	ЭЛ
<i>Bathyraja</i> sp.	0.063	0.015	МБ	<i>Gymnoanthus</i> sp.	0.102	0.009	ЭЛ
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.029	0.007	ЭЛ	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0.092	0.008	МБ
<i>Limanda aspera</i>	0.014	0.003	ЭЛ	<i>Hemitripterus villosus</i>	0.069	0.006	ЭЛ
Вторая группировка, 26 видов, глубина 101–150 м				Четвёртая группировка, 14 видов, глубина 351–500 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0.204	0.014	ЭЛ	<i>Gadus chalcogrammus</i>	37.234	0.900	ЭЛ
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	5.728	0.404	ЭЛ	<i>Liparidae</i> gen. sp.	1.975	0.478	МБ
<i>Hemilepidotus jordani</i>	3.524	0.249	ЭЛ	<i>Bathyraja</i> sp.	1.104	0.267	МБ
<i>Gadus macrocephalus</i>	3.215	0.227	ЭЛ	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0.465	0.112	МБ
<i>Gymnoanthus</i> sp.	0.603	0.043	ЭЛ	<i>Somniosus pacificus</i>	0.313	0.076	МБ
<i>Myoxocephalus jaok</i>	0.251	0.018	ЭЛ	<i>Clioderma asperillum</i>	0.087	0.021	МБ
<i>Raja</i> sp.	0.166	0.012	ЭЛ	<i>Sebastolobus macrochir</i>	0.049	0.012	МБ
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.159	0.011	ЭЛ	<i>Atheresthes evermanni</i>	0.049	0.012	МБ
<i>Gymnoanthus detrisus</i>	0.093	0.007	ЭЛ	<i>Malacocottus zonurus</i>	0.045	0.011	МБ
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.068	0.005	ЭЛ	<i>Lycodes</i> sp.	0.021	0.005	МБ
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	0.057	0.004	ЭЛ	<i>Crystallias matsushimae</i>	0.011	0.003	МБ

Примечание. Здесь и в табл. 3–9: ЭХ — экологическая характеристика; вид: эл — элиторальный, мб — мезобентальный.

Отличительной особенностью этих группировок оказалось слабое присутствие минтая, средняя доля которого в общей ихтиомассе не превышала соответственно 0.021 и 0.014. Обе группировки характеризовались сходным составом доминантных членов, представленных одними и теми же видами массовых элиторальных рыб. Вместе с тем общий видовой состав рыб в них заметно различался. Первая группировка была сформирована преимущественно треской *G. macrocephalus* (её доля 0.678), северной двухлинейной камбалой *Lepidopsetta polyxystra* (0.155) и белобрюхим получешуйником *Hemilepidotus jordani* (0.044), тогда как во второй группировке эти же виды располагались в ином порядке — двухлинейная камбала (0.404), белобрюхий получешуйник (0.249) и треска (0.227). Если во второй группировке доминировали только элиторальные виды, то в первой неожиданным образом оказались представлены некоторые мезобентальные рыбы, среди которых отмечены не идентифицированные до вида или рода представители семейств Arhynchobatidae и липаровых Liparidae.

Третья, наиболее обширная, группировка, представленная преимущественно элиторальными видами с некоторым присутствием мезобентальных рыб, распределялась в зоне изобат 151–350 м. Доминирующие 10 видов составляли 0.974 суммарной биомассы. Основу группировки формировали массовые элиторальные виды, мигрировавшие сюда для зимовки. Минтай здесь явно доминировал над всеми остальными членами (0.681). В доминантную группу, как и в предыдущих группировках, входили треска, двухлинейная камбала и белобрюхий получешуйник. Четвёртая группировка (глубина 351–500 м) была типично мезобентальной, что определялось и её специфическим видовым составом. Из элиторальных видов здесь оказался только минтай, но его доля была очень существенной (0.900 суммарной биомассы). Доминирующие 10 видов (исключая минтая) сформировали преобладающую долю биомассы — 0.997. Два наиболее значимых таксона составили неидентифицированные мезобентальные рыбы, отнесённые к *Raja* sp. (видимо, *Bathyraja* или *Arctoraja* (Орлов и др., 2006)) и Liparidae gen. sp. Их суммарная доля была высокой — 0.745. За ними следовал чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*.

Судя по видовому составу группировок, зимой типично шельфовые виды занимали всю зону сублиторали и элиторали — до глубины

350 м. Элитораль являлась предпочтаемой зоной моря, следующую за ней мезобенталь насеяли преимущественно склоновые виды. Единственным элиторальным видом, широко распространённым на всех обследованных глубинах, был минтай, причём по мере увеличения глубины его концентрации только увеличивались.

Зима, февраль—март 2002 г. В этом году выделено четыре кластера на глубинах от 50 до 600 м (рис. 3). Первая прибрежная группировка оказалась локализована на глубине 50 м и, видимо, распространялась на мелководье (табл. 3). По абиотическим факторам среди можно отметить, что температура воды в придонном слое здесь составляла в среднем 0.28°C. Чаще всего встречались песчано-галечные грунты (37.5%). Видовой состав группировки был представлен 15 видами, а доминирующая группа преимущественно сформирована элиторальными видами с присутствием двух мезобентальных скатов (щитоносного *Arctoraja partimifera* и ската Таранца *Bathyraja taranetzi*). Двухлинейная камбала, узколобый шлемоносец *Gymnosanthus galeatus* и щитоносный скат характеризовались максимальной относительной биомассой. Минтай отсутствовал.

Вторая элиторальная группировка локализовалась на глубинах 51–200 м. Средняя температура воды в зоне составила 0.65°C. Преобладали песчано-галечные грунты — 38.8%. Всего насчитывалось 69 видов. В этой зоне уже была высока плотность скоплений минтая, который по этому показателю уступал только двухлинейной камбale. При исключении минтая основу биомассы формировали двухлинейная камбала, белобрюхий получешуйник, треска и иные элиторальные виды. Мезобентальные виды рыб в доминирующей группе отсутствовали.

Третья группировка оказалась распределена на глубинах 201–450 м, она уже существенно отличалась от предыдущих своей видовой структурой и в целом была представлена 76 видами. Внутри доминирующей группы присутствовали как элиторальные, так и мезобентальные виды. Средняя температура воды составляла 2.04°C. Грунт формировался чаще всего песчано-галечными фракциями (33.3%). Биомасса минтая значительно превышала таковую всех остальных членов группировки, вслед за ним доминировали треска, широколобый карепрокт *Careproctus furcellus*, узкозубая палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon*, алеутский скат *Bathyraja*

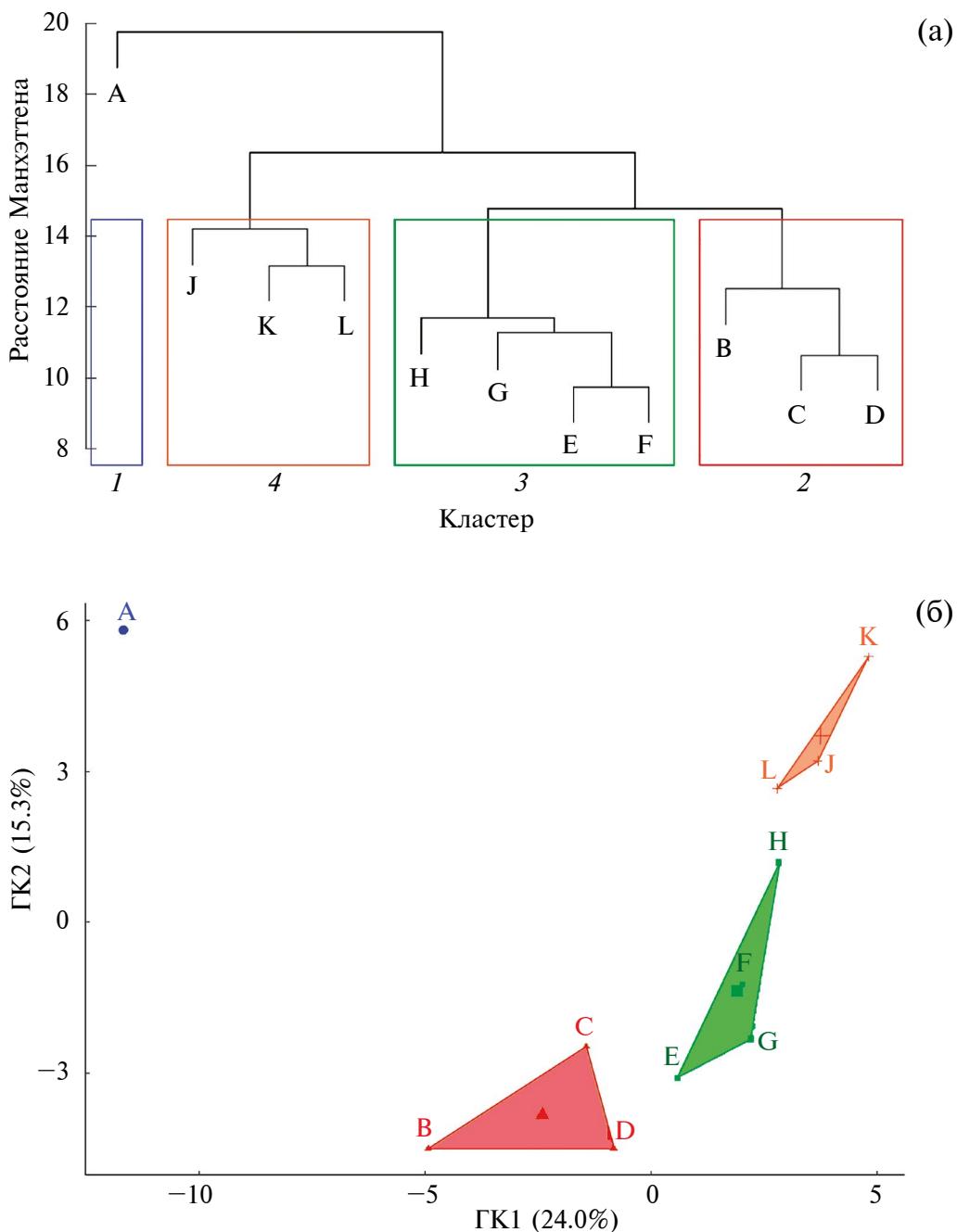


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 50–600 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за январь–февраль 2002 г. Здесь и на рис. 8, 9: кластеры (группировки): (●) — I, (▲) — 2, (■) — 3, (+) — 4.

aleutica и короткопёрый элассодиск *Elassodiscus tremebundus*. Следует отметить, что в этой зоне моря явных лидеров по биомассе, кроме минтая, не было, а все виды доминирующей группы оказались сравнимы по плотности скоплений.

Наконец, четвёртая группировка была представлена 66 видами на глубинах 451–600 м.

Средняя температура воды увеличилась до 2.38°C. Преобладающий тип грунта — песок (ил–песок) (суммарно 66.6%). Даже на этих глубинах минтай являлся вторым по биомассе видом. Исключая его, доминировали в основном мезобентальные виды, среди которых выделялись жёсткочешуйный бычок *Rastrinus scutiger*, пятнистый скат *Bathyraja maculata*, алеутский скат и палтусовидная камбала.

Таблица 3. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских островов зимой 2002 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ	Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 15 видов, глубина 1–50 м, температура воды у дна 0,28°C							
Третья группировка, 76 видов, глубина 201–450 м, температура воды у дна 2,04°C							
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0	0	ЭЛ	<i>Gadus chalcogrammus</i>	2,270	0,289	ЭЛ
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0,912	0,685	ЭЛ	<i>Gadus macrocephalus</i>	0,539	0,097	ЭЛ
<i>Gymnoanthus galeatus</i>	0,145	0,109	ЭЛ	<i>Careproctus furcellus</i>	0,475	0,085	МБ
<i>Arctoraja parmifera</i>	0,094	0,070	МБ	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0,388	0,070	ЭЛ
<i>Podothecus accipenserinus</i>	0,051	0,038	ЭЛ	<i>Bathyraja aleutica</i>	0,323	0,058	МБ
<i>Bathyraja taranetzii</i>	0,051	0,038	МБ	<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0,303	0,054	МБ
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	0,032	0,024	ЭЛ	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0,291	0,052	ЭЛ
<i>Gymnoanthus detrisus</i>	0,017	0,013	ЭЛ	<i>Bathyraja violacea</i>	0,283	0,051	МБ
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,013	0,010	Н	<i>Hemilepidotus jordani</i>	0,242	0,043	ЭЛ
<i>Limanda sakhalinensis</i>	0,009	0,006	ЭЛ	<i>Hexagrammos lagoscephalus</i>	0,234	0,042	ЭЛ
<i>Sarrius leptorhynchus</i>	0,003	0,002	ЭЛ	<i>Gymnoanthus galeatus</i>	0,228	0,041	ЭЛ
Вторая группировка, 69 видов, глубина 51–200 м, температура воды у дна 0,65°C							
Четвёртая группировка, 66 видов, глубина 451–600 м, температура воды у дна 2,38°C							
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0,960	0,139	ЭЛ	<i>Gadus chalcogrammus</i>	2,173	0,159	ЭЛ
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	1,695	0,284	ЭЛ	<i>Rastrinius scutiger</i>	2,185	0,191	МБ
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0,797	0,134	ЭЛ	<i>Bathyraja maculata</i>	2,116	0,185	МБ
<i>Gadus macrocephalus</i>	0,652	0,109	ЭЛ	<i>Bathyraja aleutica</i>	0,861	0,075	МБ
<i>Gymnoanthus detrisus</i>	0,309	0,052	ЭЛ	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0,814	0,071	ЭЛ
<i>Gymnoanthus galeatus</i>	0,274	0,046	ЭЛ	<i>Atheresthes evermanni</i>	0,606	0,053	МБ
<i>Hemilepidotus gibberti</i>	0,269	0,045	ЭЛ	<i>Coryphaenoides pectoralis</i>	0,521	0,045	ББ
<i>Sarrius frenatus</i>	0,246	0,041	ЭЛ	<i>Bothrocara soldatovi</i>	0,494	0,043	МБ
<i>Triglops scepticus</i>	0,224	0,038	ЭЛ	<i>Lycodes albolineatus</i>	0,474	0,041	МБ
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0,220	0,037	ЭЛ	<i>Careproctus furcellus</i>	0,381	0,033	ББ
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0,166	0,028	ЭЛ	<i>Malacocottus zonurus</i>	0,353	0,031	МБ

Примечание. Вид: бб — батибентальный; здесь и в табл. 4, 8; н — неритический.

Зима, март 2011 г. В марте выделено три кластера или отдельные вертикальные группировки. Первая (прибрежная) группировка, состоявшая из 41 вида, локализовалась на глубинах 51–100 м, вторая, элиторальная, включала 53 вида и концентрировалась в зоне изобат 101–250 м, третья — верхняя мезобентальная — состояла из 46 видов и занимала глубины 251–500 м

(рис. 4). Прибрежная группировка характеризовалась незначительным присутствием минтая, тогда как в остальных группировках этот вид существенно доминировал (табл. 4). По мере продвижения на большие глубины плотность скоплений минтая увеличивалась. При исключении из анализа минтая в прибрежной группировке доминировали (в порядке убывания значений

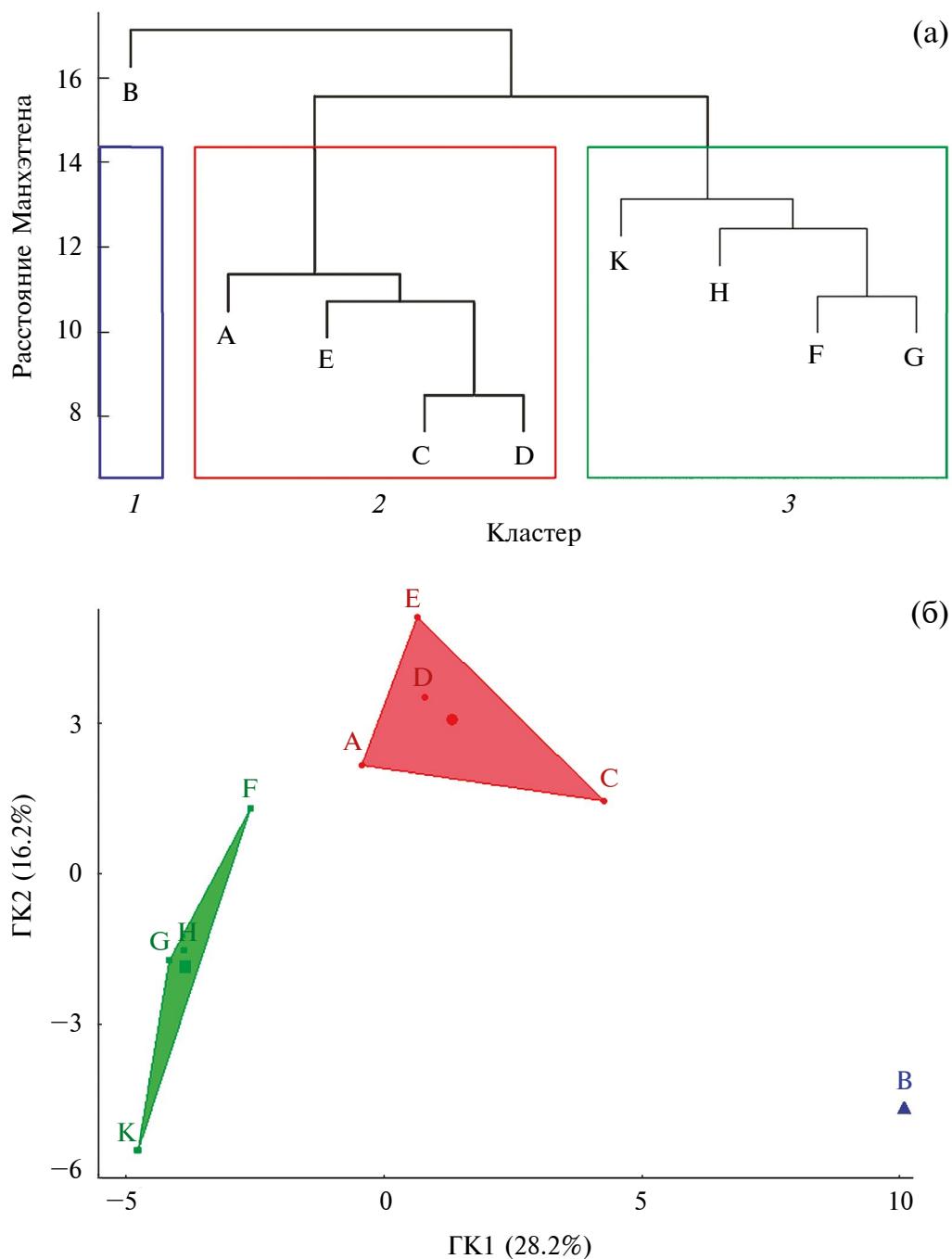


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 47–491 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за март 2011 г. Кластеры (группировки): (\blacktriangle) — 1, (\bullet) — 2, (\blacksquare) — 3.

Таблица 4. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов зимой 2011 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 41 вид, глубина 51–100 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0.079	0.024	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	1.257	0.399	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.723	0.229	эл
<i>Gymnacanthus detrisus</i>	0.520	0.165	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.164	0.052	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.163	0.052	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.063	0.020	эл
<i>Gymnacanthus</i> sp.	0.039	0.012	эл
<i>Podothecus veterans</i>	0.038	0.012	эл
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.030	0.010	эл
<i>Limanda aspera</i>	0.029	0.009	эл
Вторая группировка, 53 вида, глубина 101–250 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	8.940	0.417	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	4.873	0.390	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	2.639	0.211	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	2.440	0.195	эл
<i>Gymnacanthus detrisus</i>	0.861	0.069	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.398	0.032	эл
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.203	0.016	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.158	0.013	эл
<i>Gymnacanthus galeatus</i>	0.090	0.007	эл
<i>Bathyraja aleutica</i>	0.089	0.007	мб
<i>Bathyraja maculata</i>	0.083	0.007	мб
Третья группировка, 46 видов, глубина 251–500 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	11.116	0.771	эл
<i>Bathyraja violacea</i>	0.372	0.113	мб
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.330	0.100	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.274	0.083	эл
<i>Careproctus rastrinus</i>	0.254	0.077	мб
<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.225	0.068	мб
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.176	0.053	мб
<i>Atheresthes evermanni</i>	0.162	0.049	мб
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0.154	0.047	н
<i>Lycodes albolineatus</i>	0.124	0.038	мб
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.121	0.037	эл

плотности): двухлинейная камбала, белобрюхий получешуйник, широколобый шлемоносец *Gymnophanthes detrisus* и треска. В элиторальной группировке преобладали те же виды: двухлинейная камбала, белобрюхий получешуйник, треска и широколобый шлемоносец. Наряду с ними в доминирующей группе появились мезобентальные виды скатов — алеутский и пятнистый. В мезобентальной группировке присутствие массовых элиторальных видов (минтай, треска, двухлинейная камбала) продолжало оказывать сильное влияние, но здесь массово были представлены и традиционные обитатели склона: фиолетовый скат *Bathyraja violacea*, шершавый карепрокт *Careproctus rastrinus*, скат Таранца, короткопёрый элассодиск и азиатский стрелозубый палтус *Atheresthes evermanni*.

В марте происходит активное перемещение мигрирующих стай, движущихся вдоль склона северокурильских островов в юго-западном направлении для последующего выхода в прибрежье о-ва Парамушир. Вместе с тем сохранение границы между элиторальными и мезобентальными видами на изобате 250 м указывает на отсутствие в марте массовых вертикальных перемещений рыб.

Рассмотренные результаты зимних съёмок показали, что в холодный сезон года граница между элиторальными и мезобентальными группировками рыб проходила между изобатами 200 и 350 м. До глубины 100–150 м у берега присутствовали шельфовые группировки, состоящие преимущественно из элиторальных видов. Среди них доминировали три массовых вида: треска, северная двухлинейная камбала и узколобый шлемоносец. Минтай в этой зоне присутствовал относительно слабо.

Между прибрежной и мезобентальной группировками присутствовало обширное элиторальное сообщество, которое формировалось после зимовых миграций шельфовых видов на верхние участки склона на глубинах от 100–150 до 200–350 м. Эта группировка была представлена, помимо минтая, преимущественно двухлинейной камбалой, белобрюхим получешуйником и треской. Однако здесь уже встречались отдельные массовые представители материкового склона, в числе которых были заметны скаты, липарисы и чёрный палтус.

В мезобентали формировались одна–две группировки, одна наблюдалась на глубинах 201–450 м, вторая — на 450–600 м. Первую

можно назвать переходной, промежуточной, верхней мезобентальной, так как в ней доминировали всё те же массовые элиторальные виды — минтай, треска, двухлинейная и палтусовидная камбалы, белобрюхий получешуйник. Вместе с тем доля мезобентальных видов здесь была явно повышенной, а к доминантным видам относились алеутский и фиолетовый скаты, короткопёрый элассодиск. В самой глубоководной группировке (нижней мезобентальной) были представлены исключительно мезобентальные рыбы, а доминировали типичные виды склона, такие как пятнистый и алеутский скаты, жёсткочешуйный бычок, чёрный и азиатский стрелозубый палтусы.

Следует указать, что от зоны локализации элиторальных группировок к зоне присутствия мезобентальных группировок наблюдалось характерное изменение средней температуры воды, которая неуклонно повышалась. В то же время преобладающий характер песчано-галечного грунта для разных зон сохранялся неизменным, что важно при демерсальном образе жизни для большинства доминирующих видов в вертикальных группировках.

Весна, март–апрель 2015 г. В этом году выделены последовательно три группировки (рис. 5). Первая прибрежная группировка, состоящая из 33 видов, располагалась на глубинах 51–100 м (табл. 5). Все виды были элиторальными. Минтай по относительной биомассе уступал трём доминантным видам — двухлинейной камбale, белобрюхому получешуйнику и треске.

Вторая элиторальная группировка, состоявшая из 51 вида, располагалась на глубинах 101–300 м. Минтай по биомассе уступал только белобрюхому получешуйнику, который заметно доминировал над всеми членами сообщества. Первую десятку видов возглавляли белобрюхий получешуйник, двухлинейная камбала и треска, среди мезобентальных видов выделялись фиолетовый скат и скат Таранца.

Третья верхняя мезобентальная группировка, представленная 31 видом с преимущественно мезобентальным образом жизни, формировалась в диапазоне 301–400 м. Абсолютно здесь доминировал минтай, кроме того, к массовым видам относились треска и двухлинейная камбала. Наряду с ними были широко распространены склоновые рыбы, такие как фиолетовый скат, широколобый карепрокт, бурополосый ликод *Lycodes brunneofasciatus*. Следует указать, что

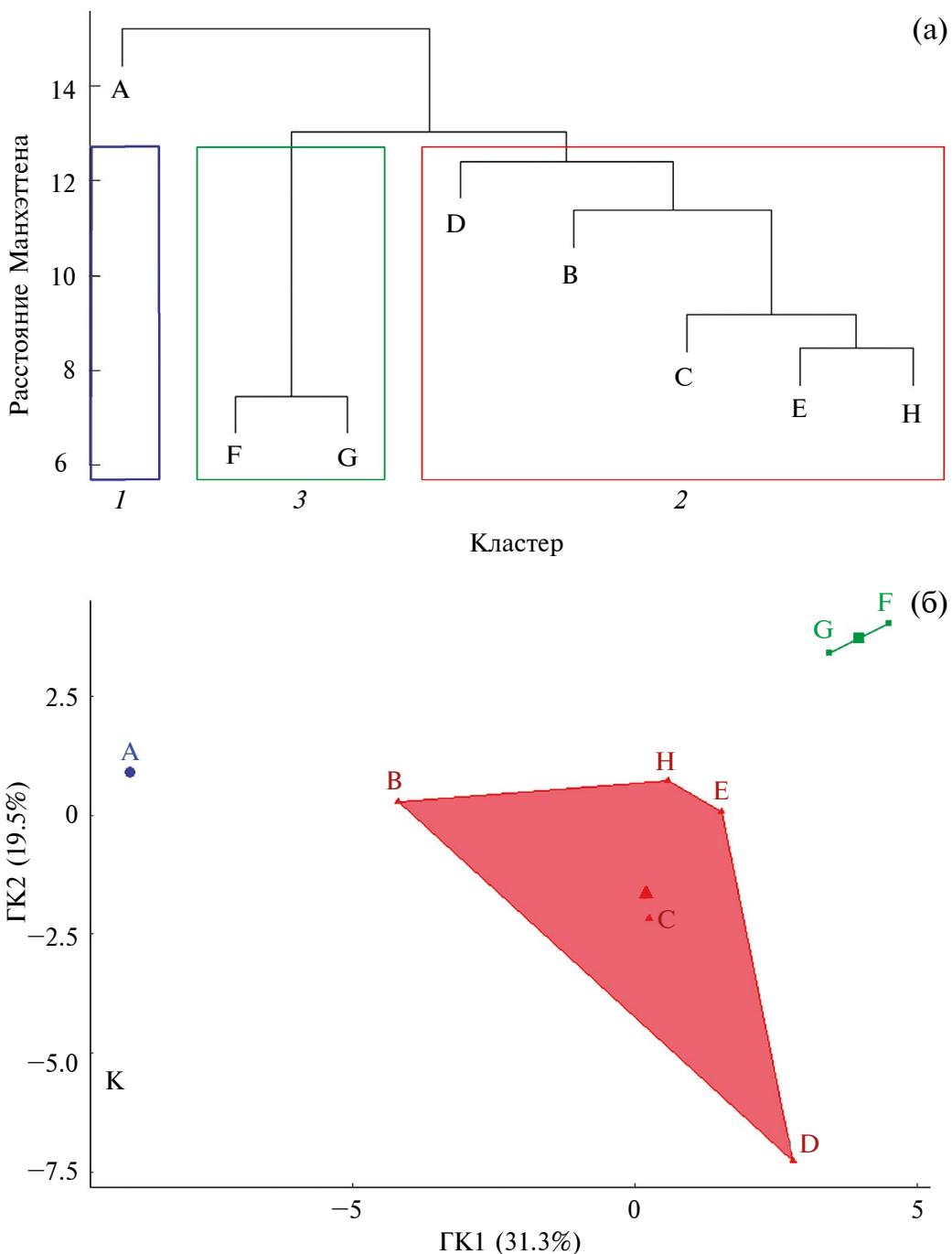


Рис. 5. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 65–420 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за март–апрель 2015 г. Кластеры (группировки): (●) — 1, (▲) — 2, (■) — 3.

граница между элиторальной и мезобентальной группировками проходила в начальный период весны всё ещё по изобате 300 м.

Весна, май 2021 г. В этом году выделено две группировки, по видовой структуре отнесённые к элиторальной и верхней мезобентальной

(рис. 6). Первая из них располагалась на шельфе с глубинами до 100 м и состояла из 36 видов, преимущественно элиторальных (табл. 6). В этой группировке абсолютно доминировал минтай, первую десятку видов возглавляли двухлинейная камбала, белобрюхий получешуйник и треска.

Таблица 5. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов весной 2015 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 33 вида, глубина 51–100 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	2.197	0.085	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	9.013	0.383	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	6.291	0.267	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	2.577	0.110	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	1.162	0.049	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	1.044	0.044	эл
<i>Gymnophanrus detrisus</i>	1.024	0.044	эл
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.899	0.038	эл
<i>Limanda aspera</i>	0.423	0.018	эл
<i>Hemitripterus villosus</i>	0.259	0.011	эл
<i>Myoxocephalus jaok</i>	0.198	0.008	эл
Вторая группировка, 51 вид, глубина 101–300 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	8.595	0.261	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	14.367	0.590	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	4.456	0.183	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	2.161	0.089	эл
<i>Gymnophanrus detrisus</i>	0.611	0.025	эл
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.390	0.016	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.305	0.013	эл
<i>Bathyraja violacea</i>	0.266	0.011	мб
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.246	0.010	эл
<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.244	0.010	мб
<i>Hemitripterus villosus</i>	0.206	0.008	эл
Третья группировка, 31 вид, глубина 301–400 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	8.758	0.549	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	1.199	0.166	эл
<i>Bathyraja violacea</i>	1.095	0.152	мб
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.838	0.116	эл
<i>Careproctus furcellus</i>	0.792	0.110	мб
<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	0.690	0.096	мб
<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.590	0.082	мб
<i>Careproctus roseofuscus</i>	0.456	0.063	мб
<i>Careproctus rastrinus</i>	0.399	0.055	мб
<i>Malacocottus zonurus</i>	0.171	0.024	мб
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.148	0.020	мб

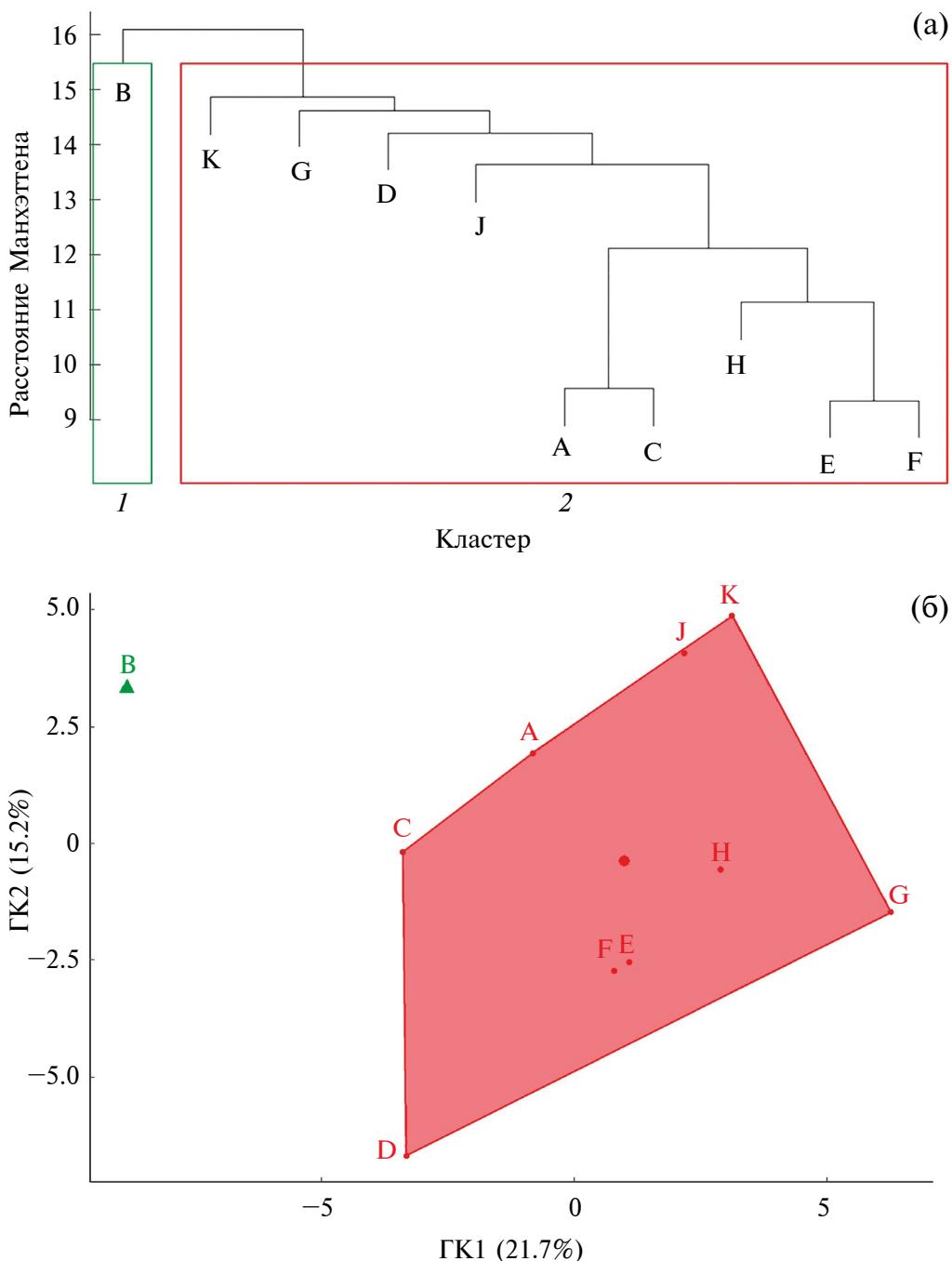


Рис. 6. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 50–480 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за май 2021 г. Кластеры (группировки): (\blacktriangle) — 1, (\bullet) — 2.

Вторая группировка была распределена в широком диапазоне глубин 101–500 м и формировалась 79 видами, представленными массовыми элиторальными рыбами и многочисленными представителями мезобентальных особей. Заметно доминирующий минтай образовывал здесь свои скопления примерно в три раза меньшей плотности, чем на шельфе, за ним

следовали треска, белобрюхий получешуйник и двухлинейная камбала. Несмотря на то, что в группировке доминировали массовые представители элиторали, по числу видов в общем списке преобладали мезобентальные рыбы, преимущественно короткоперый элассодиск, фиолетовый скат и белолинейный ликод *L. albolineatus*. В мае граница элиторальной и ме-

Таблица 6. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов весной 2021 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 36 видов, глубина 51–100 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	12.747	0.611	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	3.530	0.434	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	2.037	0.251	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.809	0.100	эл
<i>Gymnophanrus detrisus</i>	0.390	0.048	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.273	0.034	эл
<i>Hemitripterus villosus</i>	0.198	0.024	эл
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.185	0.023	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.163	0.020	эл
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.144	0.018	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.089	0.011	эл
Вторая группировка, 36 видов, глубина 101–500 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	4.544	0.383	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	1.315	0.180	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	1.025	0.140	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.695	0.095	эл
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.674	0.092	мб
<i>Bathyraja violacea</i>	0.362	0.050	мб
<i>Lycodes albolineatus</i>	0.321	0.044	мб
<i>Careproctus furcellus</i>	0.312	0.043	мб
<i>Malacocottus zonurus</i>	0.283	0.039	мб
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.263	0.036	эл
<i>Atheresthes evermanni</i>	0.228	0.031	мб

зобентальной группировок сместилась к берегу и проходила уже по изобате 100 м, т.е. располагалась на краю шельфа. Это местоположение границы сохранялось в мае–июне во всех последующих рассмотренных съёмках.

Весна, май–июнь 2006 г. В указанные месяцы выделены две группировки, как и в мае 2021 г. (рис. 7). Элиторальная группировка, состоявшая из 33 видов, распределялась на глубинах 51–100 м (табл. 7). Доминирующая группа рыб представлена исключительно элиторальными видами, абсолютно преобладал минтай, кроме него массовыми оказались белобрюхий получешуйник, треска и северный однопёрый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*.

Вторая, верхняя мезобентальная, группировка распределялась на глубинах 101–500 м и состояла из 69 видов. Доминирующая группа рыб формировалась преимущественно элиторальными видами, но мезобентальные рыбы (короткопёрый элассадиск; скаты пятнистый, фиолетовый, Таранца; чёрный палтус) также оказались широко распространены. В группировке абсолютно преобладал минтай, кроме него массовыми были северный однопёрый терпуг, треска, белобрюхий получешуйник и двухгленичная камбала. Граница между элиторальной и мезобентальной группировками пролегала по изобате 100 м.

В этом году была оценена температура воды придонного слоя, которая в среднем в зоне оби-

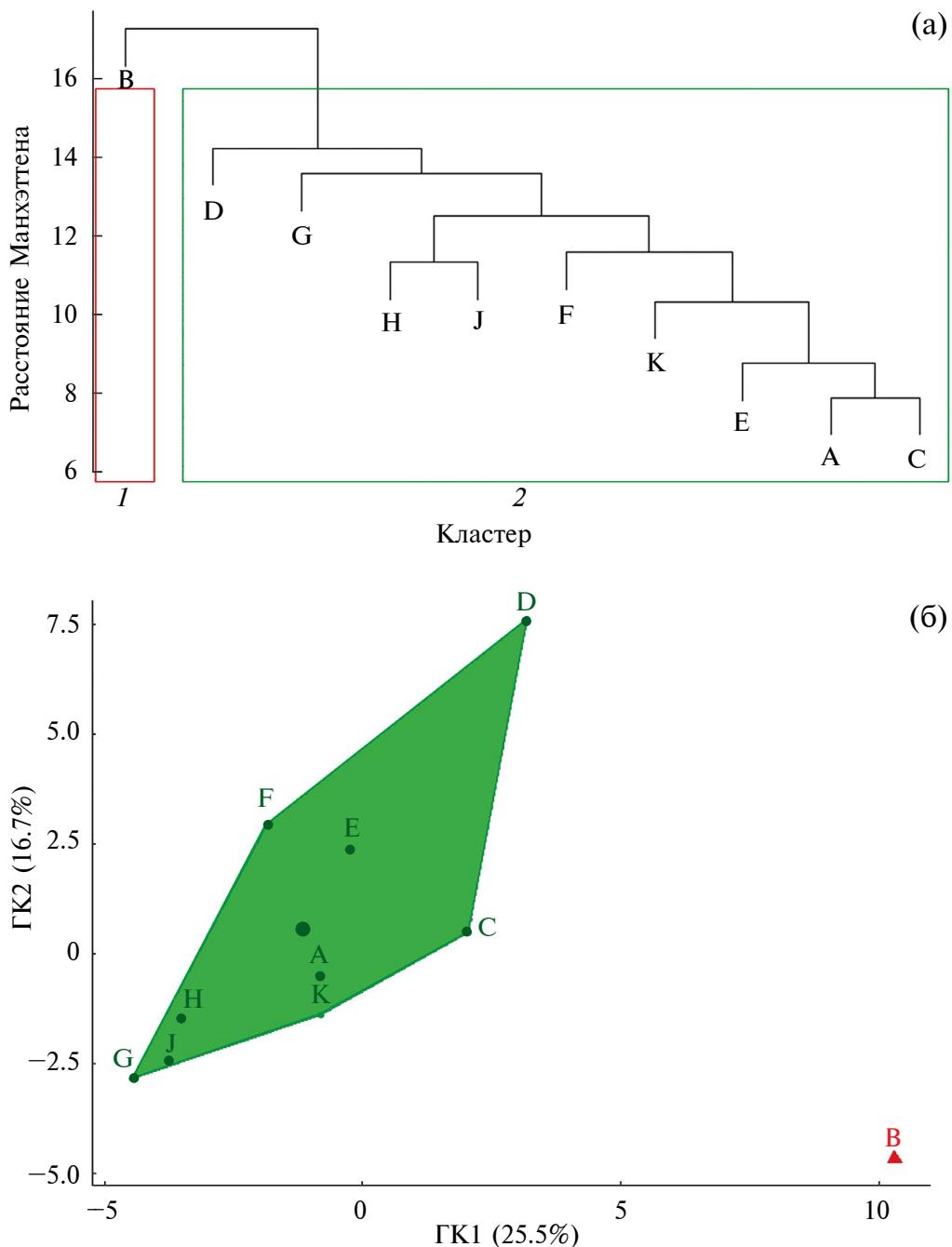


Рис. 7. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 45–498 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за май–июнь 2006 г. Кластеры (группировки): (▲) — 1, (●) — 2.

тания элиторальной группировки составляла 1.73°C, в остальной зоне — 3.12°C. В феврале–марте 2002 г. в местах обитания этой группировки средняя температура воды на глубинах 51–200 м достигала существенно меньших значений (0.65°C). Следует полагать, что в течение года температура воды у дна, по всей видимости, не может служить параметром, однозначно

определяющим характер вертикального распределения отдельных группировок.

Весна, май–июнь 2007 г. В этом году выделено уже четыре группировки (рис. 8). Прибрежная группировка была представлена 27 видами, обитавшими на глубинах 51–100 м (табл. 8). Её формировали элиторальные виды, среди кото-

Таблица 7. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов весной–летом 2006 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 33 вида, глубина 51–100 м, температура воды у дна 1.73°C			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	3.380	0.853	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	1.257	0.317	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.973	0.245	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.888	0.224	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.224	0.057	эл
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.214	0.054	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.111	0.028	эл
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.056	0.014	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.053	0.013	эл
<i>Gymnacanthus detrisus</i>	0.049	0.012	эл
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.028	0.007	эл
Вторая группировка, 69 видов, глубина 101–500 м, температура воды у дна 3.12°C			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	16.699	2.719	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	1.905	0.310	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	1.775	0.289	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.706	0.115	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.464	0.076	эл
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.210	0.034	мб
<i>Bathyraja maculata</i>	0.169	0.028	мб
<i>Bathyraja violacea</i>	0.081	0.013	мб
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0.073	0.012	мб
<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.072	0.012	мб
<i>Gymnacanthus galeatus</i>	0.070	0.011	эл

рхых абсолютно доминировал минтай, а за ним следовали белобрюхий получешуйник, северный однопёрый терпуг, треска и двухлинейная камбала.

Элиторальная группировка включала 51 вид и располагалась на глубинах 101–200 м. В ней преобладали элиторальные виды с небольшим присутствием мезобентальных рыб, представленных преимущественно скатами — фиолетовым и пятнистым. В меньших количествах отмечен окунь-клювач *Sebastes alutus*. В группировке абсолютно доминировал северный однопёрый терпуг, за ним следовал минтай. Следующими доминантными членами группировки были широколобый шлемоносец, треска и узколобый шлемоносец.

Верхняя мезобентальная группировка, состоявшая из 41 вида, обнаруживалась на глубинах 201–300 м, состояла преимущественно из мезобентальных видов, над которыми по плотности доминировали массовые элиторальные рыбы, такие как минтай, треска и двухлинейная камбала. Минтай оказался вне конкуренции и явно превалировал над всеми остальными видами. Среди мезобентальных рыб к числу массовых относились только различные виды скатов: фиолетовый, пятнистый и Таранца.

Нижняя мезобентальная группировка представлена 43 видами и формировалась на глубинах 301–350 м. Это была типичная мезобентальная группировка, но в ней продолжал доминировать минтай. Вслед за ним главными компонентами

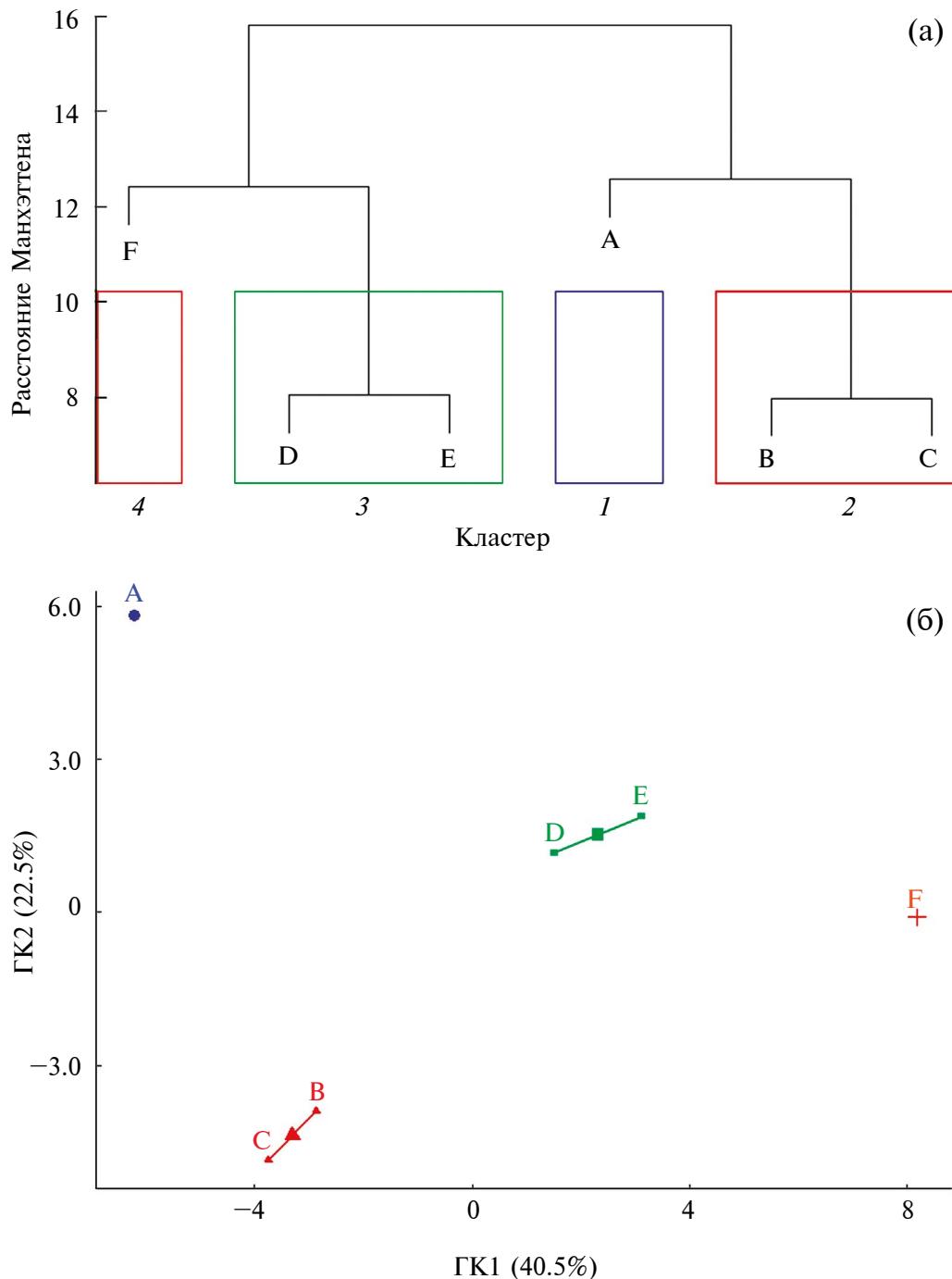


Рис. 8. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 60–348 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за май–июнь 2007 г.

сообщества являлись фиолетовый скат, скат Таранца, короткопёрый элассодиск. Из остальных элиторальных видов в группировке присутствовали только палтусовидная камбала и треска.

В рассматриваемом году граница, разделявшая элиторальные и мезобентальные группировки, располагалась на большей изобате — 200 м.

Осень, октябрь 1987 г. Осеннюю съёмку выполняли до 350 м, но даже при этом было выделено четыре группировки (рис. 9). Первая прибрежная группировка из 36 видов располагалась на глубинах 35–100 м, захватив всю полосу прибрежных вод у островов (табл. 9). Группировка оказалась представлена преимущественно эли-

Таблица 8. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских островов весной—летом 2007 г.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ДЕМЕРСАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ

51

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ	Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 27 видов, глубина 51–100 м						Третья группировка, 41 вид, глубина 201–300 м	
<i>Gadus chalcogrammus</i>	10.795	0.718	ЭЛ	<i>Gadus chalcogrammus</i>	19.124	0.795	ЭЛ
<i>Hemilepidotus jordani</i>	2.881	0.679	ЭЛ	<i>Gadus macrocephalus</i>	1.991	0.404	ЭЛ
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.488	0.115	ЭЛ	<i>Bathyraja violacea</i>	0.510	0.103	МБ
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.342	0.081	ЭЛ	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.346	0.070	ЭЛ
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.241	0.057	ЭЛ	<i>Bathyraja maculata</i>	0.259	0.053	МБ
<i>Gymnocanthus deritus</i>	0.136	0.032	ЭЛ	<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.253	0.051	МБ
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.032	0.008	ЭЛ	<i>Pleuragrammus monopterygius</i>	0.195	0.039	ЭЛ
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.020	0.005	ЭЛ	<i>Lycodes albolineatus</i>	0.165	0.034	МБ
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.017	0.004	ЭЛ	<i>Careproctus rastriinus</i>	0.143	0.029	МБ
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0.014	0.003	Н	<i>Malacocottus zonurus</i>	0.135	0.027	МБ
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.013	0.003	ЭЛ	<i>Arctoraja parmiifera</i>	0.123	0.025	МБ
Вторая группировка, 51 вид, глубина 101–200 м						Четвёртая группировка, 43 вида, глубина 301–350 м	
<i>Gadus chalcogrammus</i>	12.136	0.178	ЭЛ	<i>Gadus chalcogrammus</i>	4.926	0.541	ЭЛ
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	53.025	0.946	ЭЛ	<i>Bathyraja violacea</i>	0.794	0.190	МБ
<i>Gymnocanthus deritus</i>	0.827	0.015	ЭЛ	<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.401	0.096	МБ
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.464	0.008	ЭЛ	<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.385	0.092	МБ
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.407	0.007	ЭЛ	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.375	0.090	ЭЛ
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.248	0.004	ЭЛ	<i>Lycodes albolineatus</i>	0.279	0.067	МБ
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.204	0.004	ЭЛ	<i>Gadus macrocephalus</i>	0.279	0.067	ЭЛ
<i>Bathyraja violacea</i>	0.146	0.003	МБ	<i>Arctoraja parmiifera</i>	0.216	0.052	МБ
<i>Bathyraja maculata</i>	0.086	0.002	МБ	<i>Careproctus furcellus</i>	0.186	0.044	МБ
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.072	0.001	ЭЛ	<i>Malacocottus zonurus</i>	0.162	0.039	МБ
<i>Sebastes alutus</i>	0.071	0.001	МБ	<i>Bathyraja maculata</i>	0.135	0.032	МБ

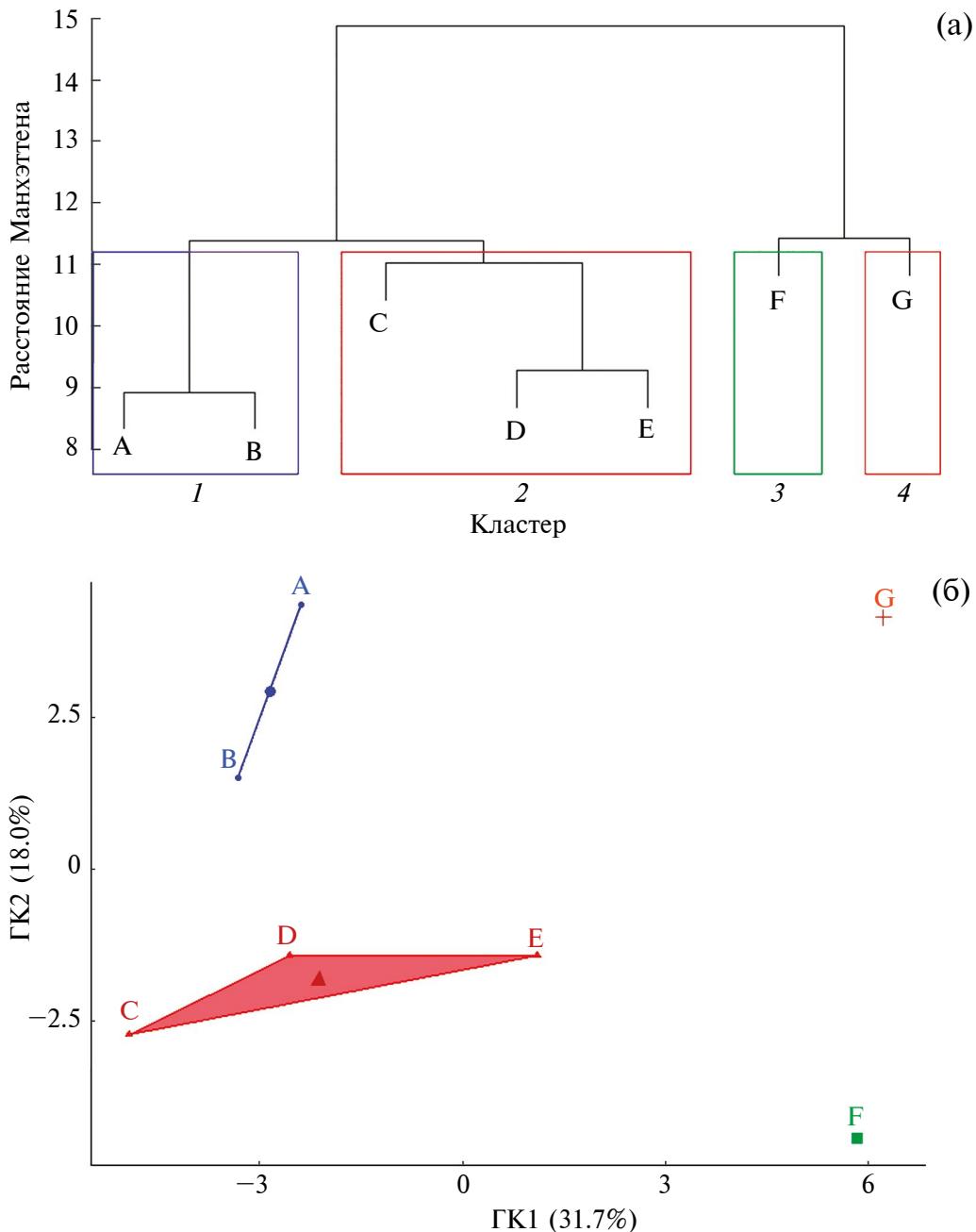


Рис. 9. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 35–350 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за октябрь 1987 г.

торальными видами с небольшим присутствием мезобентального щитоносного ската. Хотя минтай обладал в группировке высокой численностью, он уступал по относительной биомассе треске. В доминирующей группе преобладали треска, сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis* и белобрюхий получешуйник.

В элиторальной группировке, состоящей из 54 видов и расположенной на глубинах

101–250 м, присутствовали преимущественно мезобентальные виды с высокой долей массовых элиторальных видов. Доминировали алеутский и фиолетовый скаты, треска и ряд мезобентальных рыб при явном преобладании минтая. К элиторальным видам, кроме вышеупомянутых видов, относилась северная палтусовидная камбала, представленная в незначительном количестве, но попавшая в первую десятку видов.

Таблица 9. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках северных Курильских островов осенью 1987 г.

Вид	Плотность, т/милл ²	Относительная доля	ЭХ	Вид	Плотность, т/милл ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 36 видов, глубина 35–100 м							
<i>Gadus chalcogrammus</i>	228.133	0.261	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	1155.784	0.687	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	373.299	0.578	эл	<i>Gadus macrocephalus</i>	118.153	0.224	эл
<i>Limanda sakhalinensis</i>	146.826	0.227	эл	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	101.944	0.193	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	43.726	0.068	эл	<i>Bathyraja maculata</i>	69.723	0.132	мб
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	39.963	0.062	эл	<i>Careproctus rastrinus</i>	38.420	0.073	мб
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	8.253	0.013	эл	<i>Bathyraja violacea</i>	38.078	0.072	мб
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	7.314	0.011	эл	<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	36.723	0.070	мб
<i>Limanda aspera</i>	4.527	0.007	эл	<i>Careproctus furcellus</i>	27.744	0.053	мб
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	3.085	0.005	эл	<i>Bathyraja aleutica</i>	15.586	0.030	мб
<i>Arcoraja parmifera</i>	2.976	0.005	мб	<i>Careproctus phasma</i>	13.100	0.025	мб
<i>Trichodon trichodon</i>	1.901	0.003	эл	<i>Crystallias matsushimae</i>	12.573	0.024	мб
Вторая группировка, 54 вида, глубина 101–250 м							
<i>Gadus chalcogrammus</i>	3501.313	0.836	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	631.393	0.530	эл
<i>Bathyraja aleutica</i>	509.434	0.740	мб	<i>Bathyraja aleutica</i>	138.984	0.248	мб
<i>Bathyraja violacea</i>	60.563	0.088	мб	<i>Bathyraja violacea</i>	122.166	0.218	мб
<i>Gadus macrocephalus</i>	33.158	0.048	эл	<i>Gadus macrocephalus</i>	67.446	0.120	эл
<i>Careproctus furcellus</i>	10.471	0.015	мб	<i>Careproctus furcellus</i>	62.784	0.112	мб
<i>Bathyraja maculata</i>	9.547	0.014	мб	<i>Bathyraja maculata</i>	37.901	0.068	мб
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	7.492	0.011	мб	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	31.247	0.056	мб
<i>Bathyraja taranetzii</i>	5.975	0.009	мб	<i>Bathyraja taranetzii</i>	27.274	0.049	мб
<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	5.421	0.008	мб	<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	23.171	0.041	мб
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	5.371	0.008	эл	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	11.370	0.020	эл
<i>Arcoraja parmifera</i>	5.214	0.008	мб	<i>Arctoraja parmifera</i>	10.164	0.018	мб

Последующие мезобентальные группировки формировались видами, предпочитающими обитать на больших глубинах склона. В верхней мезобентальной группировке, состоящей из 32 видов и локализованной на глубинах 251–300 м, абсолютно доминировал минтай, за которым следовали треска, двухлинейная камбала и ряд мезобентальных рыб, возглавляемых пятнистым скатом, шершавым карепроктом и фиолетовым скатом.

В нижней мезобентальной группировке, отмечаемой на глубинах 301–350 м, минтай продолжал доминировать, несмотря на значительные глубины. Из элиторальных рыб здесь обитала треска и с большим отрывом за ней следовала палтусовидная камбала. Домinantную группу представляли алеутский и фиолетовый скаты, широколобый карепрокт, пятнистый скат и чёрный палтус.

В осенний период граница типично шельфовых и склоновых группировок пролегала по изобате 250 м.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предыдущие десятилетия исследований позволили получить подробные сезонные карты пространственного распределения демерсальных видов рыб в водах северных Курильских островов (Орлов, 2010). Они продемонстрирова-

ли характерную изменчивость мест локализации отдельных скоплений рыб в течение их внутригодового жизненного цикла.

Ранее предпринятая попытка выявления видового состава и количественного соотношения рыб разных видов в сообществах сублиторали и бентали основывалась на заранее определённых границах отдельных разделов морского дна — сублиторали (внутренний шельф 0–50 м, промежуточный шельф 51–100 м, внешний шельф 101–200 м) и бентали (мезобенталь 201–500 м, батибенталь 501–2500 м, абиссобенталь 2501–4000 м) — по уже опубликованной информации (Orlov, 2005). Методика выбора батиметрических зон в данной работе существенно отличается от настоящей тем, что, во-первых, отсутствует привязка к сезонной схеме миграций рыб в субарктических морях; во-вторых, не демонстрируется изменчивость границ расположения сообществ, что влияет на результаты выявления особенностей видового состава и количественной структуры выделяемых вертикальных сообществ. Это создаёт значительные сложности для сравнительной характеристики итогов обоих исследований. Иные публикации, посвящённые анализу вертикальных сообществ рыб в изучаемом районе, отсутствуют.

Полученные в настоящей работе данные показывают, что в зоне шельфа и верхних участков склона северных Курильских островов формиру-

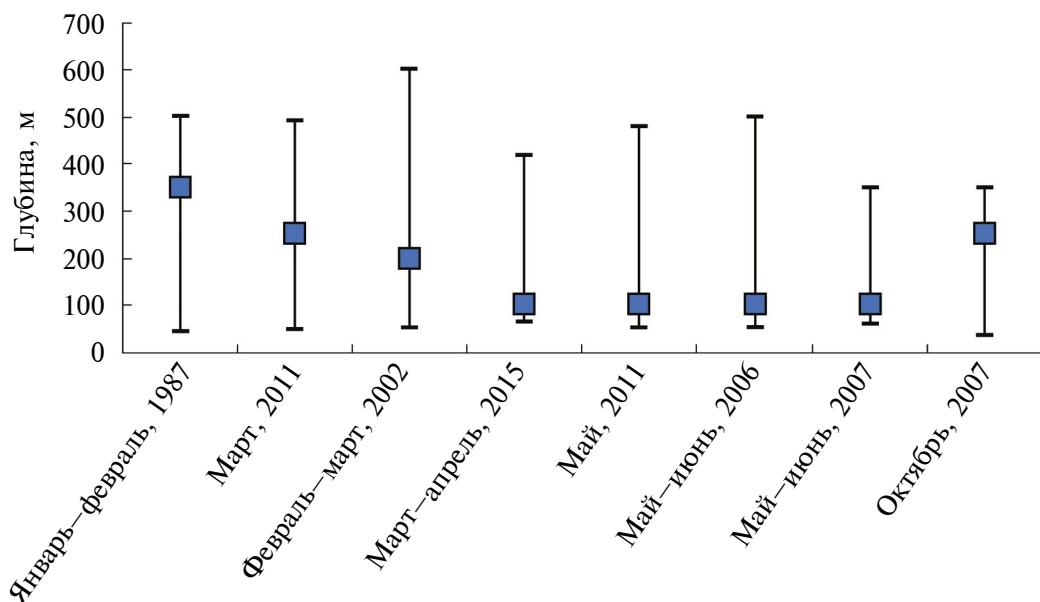


Рис. 10. Глубина расположения границы (■) между элиторальной и мезобентальной группировками рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских островов в разные сезоны и годы исследований: (I) — диапазон обследованных глубин.

ются отдельные батиметрические группировки, представленные преимущественно элиторальными или мезобентальными видами, но чаще со смешанным видовым составом. Характерная видовая структура группировок определяется в ходе сезонных перемещений как элиторальных, так и мезобентальных рыб. Граница между вертикальными группировками с преимущественно элиторальной или мезобентальной ихтиофауной периодически смещается, располагаясь в диапазоне между изобатами 100 и 350 м и следуя сезонным особенностям распределения рыб (рис. 10). В холодный период года, с октября по апрель, эта граница отмечается на значительно удалённом от побережья расстоянии, судя по имеющимся данным, максимальном в январе–феврале. В мае–сентябре с потеплением прибрежных вод, по всей видимости, граница смещается вплоть до изобаты 100 м и затем с похолоданием вновь возвращается на глубины 300–350 м.

В зоне северокурильского шельфа следует выделить присутствие прибрежной или сублиторальной по местоположению группировки (до глубины 100 м), которая образуется исключительно элиторальными видами рыб. Наиболее многочисленной по своему видовому составу и обширной по площади распространения является собственно элиторальная группировка, название которой вполне соответствует её местоположению в зоне элиторали до 350 м. Последующие группировки разделяются на верхнюю и нижнюю мезобентальные, расположенные в обследованной зоне мезобентали 350–600 м. Практически повсеместно, в том числе в нижней

мезобентальной группировке, в разные сезоны года доминируют массовые элиторальные виды, среди которых выделяются минтай, треска, северная двухлинейная камбала и белобрюхий получешуйник. Указанные виды создают свои скопления максимально широко как в зоне шельфа, так и материкового склона, что возможно по причине их масштабных сезонных батиметрических миграций. Несмотря на сходство доминантных видов в группировках, общий видовой состав рыб на разных участках варьирует значительно, ввиду чего можно выделить разноглубинные вертикальные группировки.

Имеющиеся данные (табл. 10) показывают, что элиторальная группировка может характеризоваться значительным сходством своего видового состава в разные годы и сезоны. В 33% отмеченных случаев коэффициент сходства достигал 0.83–0.97. Сходство смежной верхней мезобентальной группировки также может быть относительно высоким, хотя предельные значения коэффициента сходства, наблюденные в 22% случаев, были немного ниже (0.61–0.77), чем для элиторальных группировок. В остальных случаях сравнения коэффициенты сходства были заметно ниже.

Экосистемные параметры элиторальной и верхней мезобентальной группировок в разные годы подчиняются определённой закономерности (табл. 11). Видовое разнообразие (число видов) элиторальной группировки составляло 41.5–81.7 и снижалось до 33.9–38.1 лишь зимой 1987 г. и в мае–июне 2007 г. Заниженные оценки могли быть обусловлены серьёзными недостат-

Таблица 10. Матрицы сходства элиторальной (над диагональю) и верхней мезобентальной (под диагональю) группировок рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских островов для разных сезонов и годов исследований

Сезон, год	Зима, 1987	Зима, 2002	Зима, 2011	Весна, 2015	Весна, 2021	Весна, 2006	Весна, 2007	Осень, 1987
Зима, 1987		0.0306	0.0266	0.4553	0.5591	0.5731	0.2291	0.9264
Зима, 2002	0.5669		0.7693	0.8759	0.8849	0.5549	0.3982	0.3345
Зима, 2011	0.7114	0.9095		0.9185	0.9699	0.6061	0.5066	0.4764
Весна, 2015	0.0004	0.2166	0.1958		0.9717	0.6373	0.6132	0.2129
Весна, 2021	0.0187	0.7408	0.7174	0.4975		0.5719	0.5548	0.3033
Весна, 2006	0.0061	0.3684	0.3527	0.3704	0.6491		0.7532	0.5243
Весна, 2007	0.0001	0.0177	0.0047	0.0149	0.0756	0.5411		0.1884
Осень, 1987	0.0113	0.6071	0.6827	0.2305	0.6818	0.5244	0.0064	

ками при таксономической идентификации видов (1987) и наличием жёсткого грунтропа донного учётного трала (2007). Энтропийная оценка группировок показала её высокий уровень в холодный период года при максимальном значении в феврале–марте 2002 г. Наибольшее снижение энтропии наблюдалось в мае–октябре, что, видимо, можно связать с большей степенью отделённости элиторальных и мезобентальных рыб друг от друга и в связи с этим с большей упорядоченностью соответствующих группировок в тёплый период. Выравненность группировок в весенний и, видимо, в летний периоды увеличивалась и снижалась к холодному периоду, когда массовые виды рыб формировали плотные одновидовые нагульные скопления. Что касается неоднородности видовой структуры группировок, то её динамика обратна изменениям выравненности и усиливается к холодному сезону, когда разница в количественном соотношении доминирующих видов не столь значительна, как в тёплый период года.

Таблица 11. Экосистемные параметры элиторальных и мезобентальных группировок рыб в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в разные сезоны и годы исследований

Параметр	Зима, 1987	Зима, 2002	Зима, 2011	Весна, 2015	Весна, 2021	Весна, 2006	Весна, 2007	Осень, 1987
Элиторальные группировки								
S	33.9	81.7	75.7	41.5	44.3	44.9	38.1	69.7
$E_{1/D}$	0.095	0.116	0.063	0.127	0.104	0.139	0.076	0.033
D	0.363	0.125	0.242	0.239	0.267	0.218	0.485	0.558
$1 - D$	0.637	0.875	0.758	0.761	0.733	0.782	0.515	0.442
$1/D$	2.8	8.0	4.1	4.2	3.8	4.6	2.1	1.8
H	2.114	3.869	2.656	2.639	2.596	2.642	1.727	1.744
Число видов	29	69	66	33	36	33	27	54
Мезобентальные группировки								
S	19.6	91.7	60.8	68.5	107.4	87.8	60.8	41.2
$E_{1/D}$	0.224	0.280	0.374	0.050	0.153	0.072	0.022	0.247
D	0.319	0.047	0.058	0.391	0.083	0.202	0.896	0.127
$1 - D$	0.681	0.953	0.942	0.609	0.917	0.798	0.104	0.873
$1/D$	3.1	21.3	17.2	2.6	12.1	5.0	1.1	7.9
H	2.093	4.817	4.445	2.159	4.249	3.078	0.492	3.475
Число видов	14	76	46	51	79	69	51	32

Примечание. S — мера видового богатства (число видов), $E_{1/D}$ — выравненность по обилию видов, D — неоднородность видового состава по индексу Симпсона, $1 - D$ — индекс разнообразия Симпсона, $1/D$ — обратный индекс Симпсона, H — энтропия.

их массовых сезонных миграций. Выравненность видового состава высока в холодный период года, неоднородность видовой структуры, наоборот, повышается в тёплый сезон года.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, характерная вертикальная структура сообщества демерсальной ихтиофауны в тихоокеанских водах северо-курильского региона тесно связана с периодическими миграционными перемещениями рыб и сезонной динамикой их пространственного распределения. Сублиторальные, элиторальные и мезобентальные группировки претерпевают важные изменения в своём распределении по изобатам, видовой структуре и значениях экосистемных параметров, как в сезонном, так и межгодовом аспектах. В то же время следует указать, что граница между элиторальными и мезобентальными группировками в целом проходит в пределах изобат 100–350 м, постепенно перемещаясь в течение года. Значимую роль в реформировании этих сообществ играют наиболее массовые рыбы элиторали — минтай, треска, двухлинейная камбала и белобрюхий получешуйник, в ходе своих сезонных миграций оказывающие сильное влияние на пространственно-временную структуру и внутригодовую динамику. Полученная информация может служить основой для проведения экосистемных исследований в районе и её необходимо дополнять новыми данными в ходе последующих траловых учётных съёмок с охватом всех сезонов года.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе использованы уже имеющиеся результаты проведённых ранее исследований ихтиофауны. Разрешение на проведение подобных аналитических исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борец Л.А.* 2000. Анnotatedный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Ким Сен Ток.* 2004. Сезонные особенности вертикальной структуры ихтиоценов западносахалинского шельфа и островного склона // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 77–88.
- Ким Сен Ток.* 2005. Вертикальная и пространственно-временная структура сообществ демерсальных рыб залива Анива в летне-осенние сезоны 1989–2002 гг. // Тр. СахНИРО. Т. 7. С. 23–44.
- Ким Сен Ток, Шелепова О.Н.* 2001. Структура шельфовых ихтиоценов северо-восточного Сахалина и залива Терпения // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 6. С. 750–760.
- Кошель С.М., Мусин О.Р.* 2001. Методы цифрового моделирования: крипинг и радиальная интерполяция // Информ. бюл. ГИС-Ассоциации. № 2 (29)–3 (30). С. 23–24.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В.* 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В.* 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В.* 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. СПб.: Наука, 272 с.
- Орлов А.М.* 1996. Пространственное распределение и размерный состав наиболее массовых скорпеновых (Scorpaenidae, Pisces) мезобентали северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 149–177.
- Орлов А.М.* 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М.* 2001. Особенности пространственного и вертикального распределения представителей Орегонской ихтиофауны у Азиатского побережья // Бюл. МОИП. Отд. Биология. Т. 106. Вып. 4. С. 23–37.
- Орлов А.М.* 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.
- Орлов А.М., Абрамов А.А.* 2001. Возраст, темп полового созревания и питание северного морского окуня *Sebastodes borealis* (Scorpaenidae) в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 332–341.
- Орлов А.М., Мухаметов И.Н.* 2001. Стрелозубые палтусы *Atheresthes* spp. (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) из вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. Сообщение 2. Размерный состав, биология и вероятные миграции // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 3. С. 448–464.

- Орлов А.М., Несин А.В.* 2000. Пространственное распределение, созревание и питание молоди длинноперого *Sebastolobus macrochir* и аляскинского *S. alascanus* шипошеков (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 56–63.
- Орлов А.М., Токранов А.М.* 2014. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов желто-перой, четырехугорчатой, сахалинской и колючей камбал в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 29–51.
- Орлов А.М., Токранов А.М., Тарасюк С.Н.* 2000. Состав и динамика верхнебатиальных ихтиоценов тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 1. № 4. С. 21–45.
- Орлов А.М., Токранов А.М., Фатыхов Р.Н.* 2006. Условия обитания, относительная численность и некоторые особенности биологии массовых видов скатов прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 8. С. 38–53.
- Орлов А.М., Кулиш Е.Ф., Мухаметов И.Н., Шубин О.А.* 2011. Возраст и рост катрана *Squalus acanthias* (Squalidae, Chondrichthyes) в тихоокеанских водах Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 48–62.
- Парин Н.В.* 1968. Ихиофауна океанической эпипелагиали. М.: Наука, 186 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Промыслово-биологические исследования в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. 2000. М.: Изд-во ВНИРО, 259 с.
- Сметанин М.М., Стрельников А.С., Терещенко В.Г.* 1983. О применении теории информации для анализа динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 4. С. 531–537.
- Таранец А.Я.* 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Тарасюк С.Н., Бирюков И.А., Пузанков К.Л.* 2000. Методические аспекты оценки сырьевых ресурсов донных рыб шельфа и свала северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 46–53.
- Токранов А.М., Орлов А.М.* 2002. Распределение и некоторые черты биологии бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликодов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 605–616.
- Токранов А.М., Орлов А.М.* 2012. Особенности распределения и экологии двух видов рогатковых рыб рода *Gymnosanthus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 658–671.
- Токранов А.М., Орлов А.М.* 2013. Особенности распределения, экология и динамика уловов многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. журн. Армении. Т. 65. № 4. С. 44–52.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А.* 2003. Краткий обзор родов *Hemilepidotus* и *Melletes* (Cottidae) и некоторые черты биологии нового для фауны России вида — чешуехвостого получешуйника *Hemilepidotus zarus* из тихоокеанских вод северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 293–310.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А.* 2005. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 52 с.
- Федоров В.В.* 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др.* 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В.* 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holocephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M.* 1995. The fishes of northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaijo Center Co. Ltd., 391 p.
- Amsler M.O., Eastman J.T., Smith K.E. et al.* 2016. Zonation of demersal fishes off Anvers Island, western Antarctic Peninsula // Antarct. Sci. V. 28. № 1. P. 44–50. <https://doi.org/10.1017/S0954102015000462>
- Blaber S.J.M., Brewer D.T., Harris A.N.* 1994. Distribution, biomass and community structure of demersal fishes of the Gulf of Carpentaria, Australia // Aust. J. Mar. Freshw. Res. V. 45. № 3. P. 375–396. <https://doi.org/10.1071/MF9940375>
- Busalacchi B., Rinelli P., De Domenico F. et al.* 2010. Analysis of demersal fish assemblages off the Southern Tyrrhenian Sea (central Mediterranean) // Hydrobiologia. V. 654. № 1. P. 111–124. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0374-9>
- Causse R., Ozouf-Costaz C., Koubbi P. et al.* 2011. Demersal ichthyofaunal shelf communities from the Dumont d'Urville Sea (East Antarctica) // Polar Sci. V. 5. № 2. P. 272–285. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2011.03.004>

- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 08/2024).
- Fariña A.C., Freire J., Gonzales-Gurriarán E. 1997. Demersal fish assemblages in the Galician continental shelf and upper slope (NW Spain): spatial structure and long-term changes // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 44. № 4. P. 435–454.
<https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0148>
- Fujita T., Inada T., Ishito Y. 1995. Depth gradient structure of the demersal fish community on the continental shelf and upper slope off Sendai Bay, Japan // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 118. P. 13–23.
<https://doi.org/10.3354/meps118013>
- Gaertner J.-C., Chessel D., Bertrand J. 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach // Aquat. Living Resour. V. 11. № 2. P. 75–85.
[https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(98\)80063-6](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(98)80063-6)
- Gorban A.N., Zinovyev A.Y. 2010. Principal graphs and manifolds // Handbook of research on machine learning applications and trends: algorithms, methods, and techniques. Hershey: IGI Global. P. 28–59.
<https://doi.org/10.4018/978-1-60566-766-9.ch002>
- Kim Sen Tok. 2004. The ichthyofauna of the bays of the Sea of Okhotsk of Iturup Island // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 1. P. S129–S144.
- Kim Sen Tok, Kim A. 2019. The structure of multispecies associated communities of fish at the western Sakhalin coast by the results of a trawling assessment survey on R/V Bukhoro in June 2018 // Ibid. V. 59. № 5. P. 707–726.
<https://doi.org/10.1134/S0032945219050060>
- Krebs C.J. 1999. Ecological methodology. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings, 620 p.
- Mahon R., Brown S.K., Zwanenburg K.C.T. et al. 1998. Assemblages and biogeography of demersal fishes of the east coast of North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. № 7. P. 1704–1738.
<https://doi.org/10.1139/f98-065>
- Mueter F.J., Norcross B.L. 2002. Spatial and temporal patterns in the demersal fish community on the shelf and upper slope region of the Gulf of Alaska // Fish. Bull. V. 100. № 3. P. 559–581.
- Orlov A.M. 1998. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Alaska Fish. Res. Bull. V. 5. № 1. P. 1–17.
- Orlov A.M. 2003. Impact of eddies on spatial distributions of groundfishes along waters off the northern Kuril Islands, and southeastern Kamchatka (north Pacific Ocean) // Indian J. Mar. Sci. V. 32. № 2. P. 95–113.
- Orlov A.M. 2004. Migrations of various fish species between Asian and American waters in the North Pacific Ocean // Aqua J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 8. № 3. P. 109–124.
- Orlov A.M. 2005. Bottom trawl-caught fishes and some features of their vertical distribution in the Pacific waters off the north Kuril Islands and south-east Kamchatka, 1993–1999 // Ibid. V. 9. № 4. P. 139–160.
- Orlov A.M., Moiseev S.I. 1999. Some biological features of Pacific sleeper shark, *Somniosus pacificus* (Bigelow et Schroeder 1944) (Squalidae) in the Northwestern Pacific Ocean // Oceanol. Stud. V. 28. № 1–2. P. 3–16.
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2007. Distribution and some biological features of four poorly studied deep benthic flatfishes (Pleuronectiformes: Pleuronectidae) in the northwestern Pacific Ocean // Raffles Bull. Zool. Suppl. 14. P. 221–235.
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2008. Some ecological and biological features of giant and popeye grenadiers in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Grenadiers of the world oceans: biology, stock assessment, and fisheries. V. 63. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 225–260.
<https://doi.org/10.47886/9781934874004.ch16>
- Orlov A.M., Tokranov A.M., Fatykhov R. 2006. Common deep-benthic skates (Rajidae) of the northwestern Pacific: basic ecological and biological features // Cybium. V. 30. № 4. Suppl. P. 49–65.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2006-304supp-008>
- Robards M.D., Piatt J.F., Kettle A.B., Abookire A.A. 1999. Temporal and geographic variation in fish communities of lower Cook Inlet, Alaska // Fish. Bull. V. 97. № 4. P. 962–977.
- Tokranov A.M., Orlov A.M. 2003. On the distribution and biology of roughscale sole *Clidoderma asperrimum* (Temminck et Schlegel, 1846) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Bull. Sea Fish. Inst. V. 159. P. 67–80.
- Ul'chenko V.A., Orlov A.M. 2013. Seasonal dynamics in the distribution of demersal fish species in the Pacific Ocean coast of the northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka regarding the near-bottom water temperature // J. Ichthyol. V. 53. № 11. P. 982–993.
<https://doi.org/10.1134/S003294521311009X>
- Ward J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function // J. Am. Stat. Assoc. V. 58. № 301. P. 236–244.
<https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>
- Wolda H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity // Oecologia. V. 50. № 3. P. 296–302.
<https://doi.org/10.1007/BF00344966>
- Yamamura O., Inada T., Shimazaki K. 1993. Demersal fish assemblages and macro habitat niche overlaps among gadiform dominant species off Sendai Bay, north Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. V. 42. P. 241–250.
- Zhang J., Zhang K., Jiang Y.-e. et al. 2022. Diversity and structure of demersal fish community over the northern slope in the South China Sea // Front. Mar. Sci. V. 9. Article 809636.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.809636>

VERTICAL STRUCTURE OF THE FISH COMMUNITY IN THE PACIFIC ZONE NEAR THE NORTHERN KURIL ISLANDS

Kim Sen Tok^{1,*}

¹*Sakhalin Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

*E-mail: kimst@sakhniro.vniro.ru

Seasonal bathymetric movements of fish in the subarctic waters of the Far Eastern seas have a significant impact on the distribution of all fish and make important changes in the structure of the species composition of the ichthyofauna on the shelf and continental slope. The purpose of this work was to determine the vertical structure of bathymetrical communities of fish in the Pacific waters of the northern Kuril Islands and its seasonal changes. The main material for the article was the data collected during trawl surveys in the period 1987–2021. It is shown that the boundary between the elittoral and mesobenthal communities in the cold season of the year was in nearly 350 m, in the warm period of the year it shifted to a depth of 100 m. The new information makes it possible to assess the characteristic features of elittoral and mesobenthal communities and seasonal changes in the intermediate boundaries between them and clarifies the scale of migration processes during annual life cycle of fish in the area.

Keywords: northern Kuril Islands, bathymetrical communities of fish, seasons, species similarity, ecosystem's parameter.