



Промысловые виды и их биология / Commercial species and their biology

Весенний ихтиопланктон тихоокеанских вод северных Курильских островов

И.Н. Мухаметов, О.Н. Мухаметова, В.Н. Частиков

Сахалинский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («СакhНИРО»), ул. Комсомольская, 196, Южно-Сахалинск, 693023

E-mail: moukh00@mail.ru

Цель исследований — оценка видового состава ихтиопланктона в весенних сборах у северных Курильских островов и его пространственного распределения.

Материал и методы: в основе лежат данные ихтиопланктонных съёмок 2011, 2015 и 2016 гг., траловых съёмок 2011 и 2015 гг., гидрологических съёмок 2015 и 2016 гг. Строили карты распределения рыб на различных стадиях онтогенеза. Для выделения структуры ихтиопланктона в сборах 2015 г. применён кластерный анализ.

Новизна: впервые представлены данные по ихтиопланктону, собранные Сахалинским филиалом ВНИРО в 2010-е гг. у северных Курильских островов. Выделены ихтиопланктонные комплексы, и показано их пространственное расположение весной 2015 г.

Результат: в ихтиопланктонных сборах отмечены икра и личинки 26 видов рыб, в траловых уловах — 86 видов костистых рыб Teleostei. Доминирующими компонентами ихтиопланктона являлись икринки минтая *Gadus chalcogrammus*, личинки песчанки *Ammodytes hexapterus* и шлемоносных бычков р. *Gymnocanthus*. Большинство массовых в ихтиопланктоне видов входило в число наиболее значимых в траловых уловах. Максимальная численность ихтиопланктона — более 600 экз./м², в районе Северных Курил приходилась на начало мая. Структура ихтиопланктона в апреле-мае 2015–2016 гг. была достаточно сходной — на уровне 60–70%.

Практическая значимость: знания основных районов нереста промысловых рыб и мест развития их ранних стадий являются важной составляющей для принятия решений по рациональному использованию сырьевых ресурсов.

Ключевые слова: икра рыб, личинки рыб, ихтиопланктонные комплексы, численность, распределение.

The spring ichthyoplankton of pacific water off northern Kuril Islands

Ilias N. Mukhametov, Olga N. Mukhametova, Valery N. Chastikov

Sakhalin branch of FSBI «VNIRO» («SakhNIRO»), 196, Komsomolskaya, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

The aim of the work is assesment of the species composition and spatial distribution of spring ichthyoplankton in area off northern Kuril Islands.

Material and methods. It is based on the data of ichthyoplankton sampling in 2011, 2015 and 2016 yrs, trawl surveys in 2011 and 2015, and hydrological surveys in 2015 and 2016 yrs. Maps of the fish distribution at various stages of ontogenesis were made. Cluster analysis was used to identify the structure of ichthyoplankton in the 2015 collections.

Novelty. For the first time, data on ichthyoplankton collected by the SakhNIRO in the 2010s near the northern Kuril Islands are presented. The ichthyoplankton complexes of the spring 2015 are identified and their spatial location is shown.

Results. Eggs and larvae of 26 fish species were identified in ichthyoplankton collection, 86 species of teleosts were noted in trawl catches. The dominant components of ichthyoplankton were the walleye pollock eggs *Gadus chalcogrammus*, the larvae of the Pacific sand lance *Ammodytes hexapterus* and the larvae of sculpins gen. *Gymnocanthus*. Most species abundant in ichthyoplankton were among the most significant in trawl catches. The maximum abundance of ichthyoplankton, more than 600 ind./m², in the area of the Northern Kuril occurred at the beginning of May. The structure of ichthyoplankton in April-May of 2015–2016 was quite similar, at the level of 60–70%.

Practical significance. Knowledge of the main spawning areas of commercial fish and the places of development of their early stages is an important component for making decisions on the rational use of biological resources.

Keywords: eggs, larvae, ichthyoplankton complexes, abundance, distribution.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования ихтиопланктона, выполняемые рыбохозяйственными научными организациями, традиционно направлены на оценку нерестовых запасов промысловых рыб [Фадеев, 1999; Van der Lingen, Huggett, 2003; Авдеев, Овсянников, 2006; Овсянников, Пономарев, 2014]. Кроме пелагофильных рыб пелагическую стадию развития проходят многие виды, имеющие донную икру.

Наиболее полно ихтиопланктон в районе Северных Курил был описан В.А. Мухачевой [1959] по материалам весенне-летних экспедиций 1938–1954 гг. Ею было представлено распределение икры и личинок 7 видов рыб. Распределение икры и личинок некоторых видов камбал были описаны Т.А. Перцевой-Остроумовой [1961]. Вблизи о. Парамушир отмечены икра и личинки тихоокеанской трески¹, минтая, четырёхбугорчатой, узкозубой палтусовидной, северной палтусовидной, звездчатой и двухлинейной камбал. Икрометание этих видов в основном происходит весной и в начале лета. Вблизи о. Онекотан в весенний период в ихтиопланктоне встречались также личинки керчаков р. *Myoxocephalus*, песчанки и люмпенов *Lumpenus* sp.

Район северных Курильских островов является местом размножения и развития икры и личинок минтая [Горбунова, 1954; Антонов, 1991, 2011; Шунтов и др., 1993; Зверькова, 2003; Буслов, Тепнин, 2007]. Пик нереста минтая приходится на апрель–май.

Нерест узкозубой палтусовидной камбалы происходит с апреля до конца июня. Личинки встречаются в течение всего летнего периода [Перцева-Остроумова, 1961].

Основным промысловым видом камбаловых в районе исследований является двухлинейная камбала. Нерест длится с февраля по май. В период нереста скопления этого вида локализованы в диапазоне глубин от 100 до 210 м [Бирюков, 1995]. Двухлинейная камбала в отличие от большинства других камбал имеет донную икру. Личинки появляются в апреле и встречаются до июля.

Достаточное обширное распределение имеет икра четырёхбугорчатой камбалы. Икринки облавливаются как с охотоморской, так и с тихоокеанской стороны о. Парамушир с мая по июнь до глубины 1310 м [Перцева-Остроумова, 1961]. Личинки появляются в планктоне в июне.

В прибрежной зоне северных Курильских островов происходит икрометание хоботной камбалы *Myzopsetta proboscidea*. Известно, что в период не-

реста этот вид держится над глубинами до 40 м [Перцева-Остроумова, 1961].

Современные работы по ихтиопланктону сосредоточены преимущественно на оценке численности икры минтая. Анализ многолетних данных позволил выделить глубоководные и шельфовые нерестилища минтая, а также провести их типизацию [Буслов, Тепнин, 2007; Золотов и др., 2012]. Кроме того, у Восточного побережья Камчатки оценено распределение икры четырёхбугорчатой и узкозубой палтусовидной камбал [Овчеренко, Саушкина, 2021]. Таких данных для Северных Курил нет.

Цель данной работы оценить видовой состав и его пространственное распределение у северных Курильских островов в современный период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили сборы проб икры и личинок рыб, выполненные ихтиопланктонной сетью ИКС-80 с площадью входного отверстия 0,5 м² в диапазоне глубин от 44 до 700 м. Облавливали слой от 200 м до поверхности, или от дна до поверхности, при меньшей глубине. Уловы планктона фиксировали 4% формалином. Информация о выполненных ихтиопланктонных съёмках представлена в табл. 1. Исследования в 2011 г. выполнялись на НИС «Профессор Прохатов», в 2015 и 2016 гг. на НИС «Дмитрий Песков».

Таблица 1. Даты, районы выполнения и количество ихтиопланктонных станций

Table 1. Ichthyoplankton survey: data, area and number of stations

Год	Район	Даты выполнения	Количество станций
2011	Северные Курилы	29–30 марта	21
2015	Северные Курилы	26–27 апреля	35
2015	Восточная Камчатка	27–29 апреля	37
2015	Северные Курилы	29 апреля – 2 мая	35
2016	Северные Курилы	3–10 мая	66

В 2015 г. съёмка состояла из двух этапов, на первом из которых были собраны пробы как у Курильских островов, так и у Камчатки, а на втором этапе были продублированы станции только у Курил. Схема ихтиопланктонных станций в различные годы показана на рис. 1.

Для видовой идентификации использовали ключи и описания, приводимые в атласах и определителях ихтиопланктона дальневосточных морей и сопредельных акваторий [An atlas..., 1988; Matarese et al., 1989, Григорьев, 2007; Соколовский, Соколовская, 2008].

¹ Полные латинские названия видов приводятся в табл. 3 (ред.)

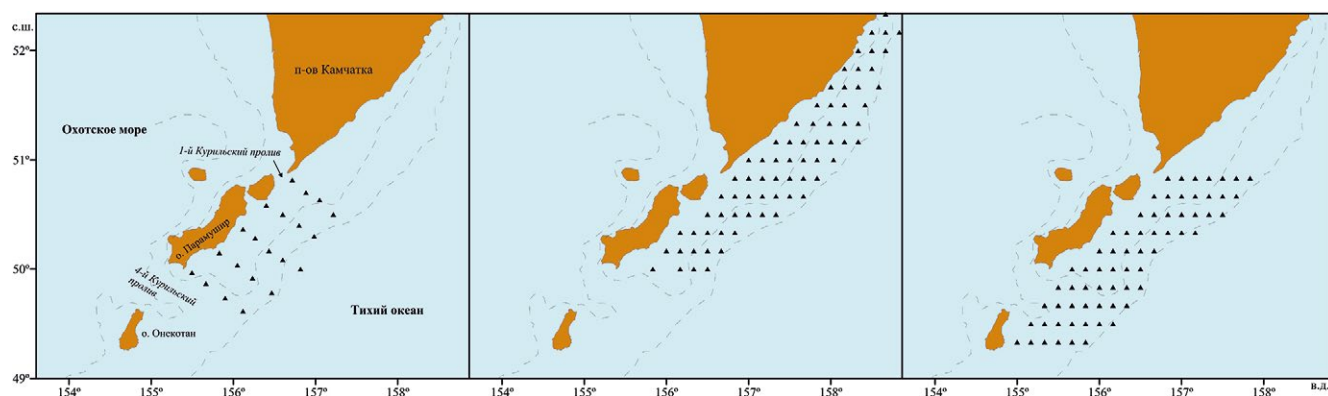


Рис. 1. Схема иктиопланктонных станций в 2011 г. (слева) в 2015 г. (в центре) и в 2016 г. (справа). Здесь и далее пунктирной линией нанесены изобаты 100 и 500 м

Fig. 1. Map of the ichthyoplankton stations: in 2011 (left), in 2015 (middle), in 2016 (right). Dash lines represented 100 m and 500 m isobates (here and further)

Иктиопланктонные сборы 2015 и 2016 гг. сопровождалась океанографическими исследованиями, которые были выполнены по стандартным методикам [Руководство..., 1977].

Для характеристики распределения половозрелых рыб, чьи ранние стадии развития были массово представлены в сборах планктонных сетей, нами была использована информация, полученная в ходе донных траловых съёмок 2011 и 2015 гг.

В 2011 г. траловую съёмку выполняли с 2 по 28 марта на 92 станциях; в 2015 г. — с 21 марта по 14 апреля на 61 станции (рис. 2). Для облова рыб использовался донный трал ДТ 30/25 с вертикальным раскрытием 4–6 м, горизонтальным — 18 м.

Для анализа видового разнообразия применяли кривые «доминирования -разнообразия». Индекс сходства S определяли по формуле Сьеренсена [Одум, 1986], используемой, в том числе, для сравнения видовых списков иктиоценов [Терехов, 1994]:

$$S = \frac{2c}{a + b} \times 100\%,$$

где a, b — количество видов в сравниваемых выборках; c — количество общих видов.

Для выделения иктиопланктонных комплексов выполнен кластерный анализ в программе Statistica 10. Использовано Евклидово расстояние, метод невзвешенных попарных средних.

Список видов приведён в соответствии с классификацией Эшмайра [Fricke et al., 2021]. Зоогеографическая и биотопическая характеристика видов дана по литературным источникам [Шейко, Фёдоров, 2000].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Условия среды

Водный режим исследуемого района достаточно динамичен. Постоянный поток, затрагивающий всю

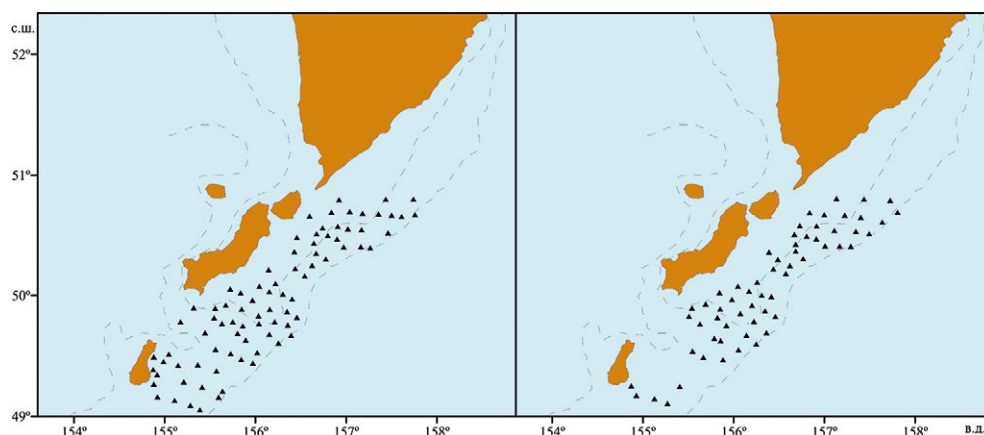


Рис. 2. Схема траловых станций в 2011 г. (слева) и в 2015 г. (справа)

Fig. 2. Map of the trawl stations: in 2011 (left), in 2015 (right)

толщу воды в пределах шельфа, у побережья Восточной Камчатки и Северных Курил, имеет юго-западное направление. Периодические приливоотливные течения имеют неправильный суточный цикл [Храпченков, 1989; Балыкин, Тепнин, 1998]. Кроме того, вдоль Восточной Камчатки генерируются относительно устойчивые антициклонические и циклонические вихри разного знака, связанные с особенностями рельефа. Отопляющее действие оказывает подъём глубинных тихоокеанских вод [Буслов, Тепнин, 2007].

По данным океанографических исследований, в 2015 и 2016 гг. наблюдался характерный для данного района гидрологический режим (рис. 3). В 2015 г. прослеживался поток, направленный в Четвёртый Курильский пролив, два потока вдоль полуострова Камчатка, а также вихри противоположного знака. В 2016 г. Восточно-Камчатское течение регистрировали над свалом глубин. Часть потока в районе Четвёртого Курильского пролива сворачивала в западном направлении у южной границы о. Парамушир и следовала в Охотское море.

Таблица 2. Средняя температура (Т) и солёность (S) в поверхностном слое в 2015 и 2016 гг.

Table 2. Mean of temperature (T) and salinity (S) at sea surface in 2015 and in 2016 years

Дата съёмки	T, °C	S, psu
2015 г., 26–27 апреля	1,3–2,1	32,6–32,8
2015 г., 29 апреля – 2 мая	1,9–2,2	32,8
2016 г., 3–10 мая	–0,2–0,9	32,4–32,8

Солёность в поверхностном слое изменялась незначительно. На глубине 10 м и более было отмечено увеличение солёности на южных станциях вблизи о. Парамушир.

По термическим характеристикам поверхностного слоя 2016 г. был холоднее, чем 2015 г. (табл. 2).

Характеристика ихтиопланктона

За три года исследований в ихтиопланктоне Северных Курил были отмечены икра и личинки 26 видов рыб из 12 семейств (табл. 3). Наибольшее количество видов (24) было представлено в 2015 году, наименьшее (4), в 2011 году.

В составе северокурильского ихтиопланктона преобладали виды, относящиеся к элиторальной биотопической категории. Доля данной группы в общем видовом списке встреченного ихтиопланктона составляла более 75 %. В зоогеографическом плане среди видов, отмеченных в наших весенних сборах, преобладали широкобореальные тихоокеанские (чуть менее 45%), арктическо-бореальные (около четверти), и широкобореальные приазиатские (20%). Нерест осуществляли рыбы двух зоогеографических категорий — широкобореальные тихоокеанские и арктическо-бореальные.

Индексы сходства видовых списков (с учётом форм ихтиопланктона, когда, к примеру, икринки и личинки минтая принимались за самостоятельные единицы сравняемых выборок) по данным весенней съёмки 2011 г. с аналогичными работами 2015 и 2016 гг. оказались невысокими, 20,7 и 22,2, соответственно, в то время как 2015 и 2016 гг. имели индекс более 61,5%. Сравнивая отдельные съёмки,

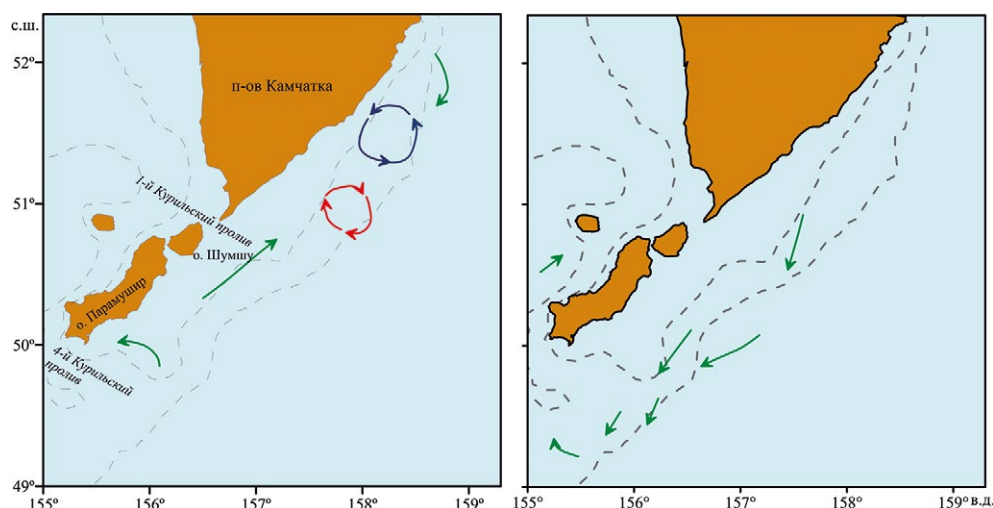


Рис. 3. Основные потоки, регистрируемые по распределению динамических высот в 2015 (слева) и 2016 (справа) гг.

Fig. 3. Main flows registered by distribution of dynamics height: in 2015 (left), in 2016 (right)

Таблица 3. Видовой состав, частота встречаемости и доля от общей численности весеннего ихтиопланктона в тихоокеанских водах северных Курильских островов

Table 3. Species composition, frequency of occurrence and the share of species in the total abundance of spring ichthyoplankton of pacific water off northern Kuril Islands

Вид	Фаза развития	Категория		Частота встречаемости, %			Доля от общей численности, %		
		Биотопическая	Зоогеографическая	2011	2015	2016	2011	2015	2016
Сем. Bathylagidae									
<i>Leuroglossus schmidti</i> Rass, 1955 – дальневосточная серебрянка	личинки	М	ШБТО		12,9	10,6		0,051	0,042
Сем. Gadidae									
<i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius,1810) – дальневосточная навага	личинки	Э	АБ		4,3			0,026	
<i>Gadus macrocephalus</i> Tilesius, 1810 – тихоокеанская треска	личинки	Э	ШБТО		7,1	3,0		0,034	0,009
<i>Gadus chalcogrammus</i> Pallas,1814 – минтай	икра	Э	ШБТО	61,9	98,6	100	63,287	94,965	98,902
	личинки				10,0	1,5		0,047	0,005
Сем. Stichaeidae									
<i>Leptoclinus maculatus</i> (Fries, 1838) – пятнистый люппен	личинки	Э	АБ		4,3			0,013	
Сем. Pholidae									
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (Pallas, 1814) – длиннотрухий маслюк	личинки	Л	АБ		1,4			0,004	
Сем. Sebastidae									
<i>Sebastes aleutianus</i> (Jordan et Evermann, 1898) – алеутский морской окунь	личинки	М	ШБТО			1,5			0,005
<i>Sebastes alutus</i> (Gilbert, 1890) – тихоокеанский морской окунь	личинки	М	ШБТО		1,4			0,004	
Сем. Cottidae									
<i>Gymnocanthus detrisus</i> Gilbert et Burke, 1912 – широколобый шлемоносец	личинки	Э	ШБПА		30,0	15,2		0,441	0,086
<i>Gymnocanthus galeatus</i> Bean, 1881 – узколобый шлемоносец	личинки	Э	ШБТО		21,4	6,1		0,222	0,028
<i>Gymnocanthus herzensteini</i> Jordan et Starks, 1904 – шлемоносец Герценштейна	личинки	Э	ШБПА		10,0	4,5		0,056	0,014
<i>Myoxocephalus jaok</i> (Cuvier, 1829) – керчак-яок	личинки	Э	ШБПА		1,4			0,004	
<i>Triglops forficatus</i> (Gilbert, 1896) – вильчатохвостый триглопс	личинки	Э	ВБТО		4,3	1,5		0,013	0,005
<i>Triglops scepticus</i> Gilbert, 1896 – большеглазый триглопс	личинки	Э	ШБПА		1,4			0,004	

Окончание табл. 3

Вид	Фаза развития	Категория		Частота встречаемости, %			Доля от общей численности, %		
		Биотопическая	Зоогеографическая	2011	2015	2016	2011	2015	2016
сем. Psychrolutidae									
Malacocottus zonurus Bean, 1890 – черноперый бычок	личинки	МБ	ШБТО		1,4			0,004	
Сем. Agonidae									
Sarritor frenatus (Gilbert, 1896) – тонкохвостая лисичка	личинки	Э	ШБПА		1,4			0,004	
Сем. Liparidae									
Liparis latifrons Schmidt, 1950 – продольно–полосатый липарис	личинки	Э	ШБТО		1,4			0,004	
Liparis tessellatus (Gilbert & Burke, 1912) – шахматный липарис	личинки	Э	НБПА		2,9			0,009	
Liparis sp.	личинки			4,8	4,3		0,154	0,017	
Сем. Ptilichthyidae									
Ptilichthys goodei Bean, 1881 – птилихт Гуда	личинки	Э	ШБТО		1,4			0,004	
Сем. Ammodytid/Сae									
Ammodytes hexapterus Pallas, 1814 – тихоокеанская песчанка	личинки	Э	АБ	23,8	40,0	9,1	1,997	3,662	0,250
Сем. Pleuronectidae									
Hippoglossoides elassodon Jordan et Gilbert, 1880 – узкозубая палтусовидная камбала	икра	Э	ШБТО		20,0	25,8		0,128	0,224
Hippoglossoides robustus Gill & Townsend 1897 – северная палтусовидная камбала	икра	Э	АБ			3,0			0,009
Lepidopsetta polyxystra Orr et Matarese, 2000 – северная двухлинейная камбала	икра*	Э	ВБТО	76,2			34,562		
	личинки				11,4	15,2		0,124	0,180
Platichthys stellatus (Pallas, 1787) – звёздчатая камбала	икра	СЛ	АБ		1,4			0,004	
Pleuronectes quadrituberculatus Pallas, 1814 – четырехбугорчатая камбала	икра	Э	ШБТО		32,9	28,8		0,154	0,243
Итого видов				4	24	13			

Условные обозначения: биотопическая категория: Л — литоральные, СЛ — сублиторальные, Э — элиторальные, М — мезопелагические, МБ — мезобентальные; зоогеографическая категория: АБ — арктическо-бореальные, ВБТО — высокобореальные тихоокеанские, ШБПА — широкобореальные приазиатские, ШБТО — широкобореальные тихоокеанские, НБПА — низкобореальные приазиатские

* Вид обладает донной икрой, но во время съёмки шёл активный нерест, в пробах было много чешуи камбал.

выполненные в водах Северных Курил (в 2015 году было выполнено два последовательных сбора ихтиопланктона), можно видеть, что сходство между видовыми списками 2011 года с другими этапами работ оставалось невысоким; между первым и вторым этапами исследований 2015 года, а также первой съёмкой 2015 и 2016 гг. было около 60%. Наиболее высокое сходство видовых списков и форм ихтиопланктона наблюдалось между вторым этапом 2015 г. и съёмкой 2016 г. — почти 73% (табл. 4). Сравнение видового состава ихтиопланктона у побережья Восточной Камчатки и северных Курильских островов по результатам съёмки 2015 г. дало относительно высокие значения индекса Сьеренсена, возрастающие от первого (58%) ко второму этапу (65%), что свидетельствует о связи ихтиопланктонного сообщества обследованного района.

Минимальная численность ихтиопланктона пришлась на март 2011 г.— 62 экз./м². В 2015 г. на первом этапе исследований средняя концентрация ихтиопланктона у побережья Северных Курил (192 экз./м²) была значительно ниже, чем у Восточной Камчатки (1245 экз./м²). Через неделю было отмечено увеличение численности более чем в три раза — до 634 экз./м², что могло быть следствием активного нереста минтая у Курильских островов, а также южного дрейфа ихтиопланктона от восточнокамчатских берегов. Близкое значение численности ихтиопланктона в водах Северных Курил получено в аналогичный период 2016 г.— 655 экз./м².

Отмечено увеличение доли икры минтая в общей численности ихтиопланктона с 63% в марте до 96–99% в конце апреля — начале мая, что связано с активным нерестом минтая в этот период. Только у побережья о. Парамушир в конце апреля было отмечено увеличение относительной численности личинок песчанки до 17% и, соответственно, снижение численности икры минтая до 78%. В суммарной численности икры с конца апреля на долю минтая приходилось

более 99% как у северных Курильских островов, так и у Восточной Камчатки. В марте относительная численность икры минтая составляла 65%.

Разнообразие личинок рыб возрастало к концу апреля. В районе северных Курильских островов во все годы высокую относительную численность имели личинки песчанки. В марте 2011 г. их вклад в суммарную численность личинок достигал почти 93%, к концу апреля снижался до 81%. В начале мая были отмечены межгодовые различия в относительной численности личинок песчанки. В 2015 г. численность личинок достигала 76%, в аналогичный период 2016 г. не превышала 41% за счёт увеличения доли личинок двухлинейной камбалы до 29%. Для камчатских вод было характерно преобладание в личиночном составе шлемоносных бычков, на долю которых приходилось почти 79%. У Северных Курил в это время шлемоносные бычки составляли 13,5–16%. В целом, в прикурильских водах, в составе весеннего ихтиопланктона доминировали икринки минтая, узкозубой палтусовидной и четырёхбугорчатой камбал, личинки песчанки, некоторых видов рогатковых Cottidae и мезопелагической серебрянки *Leuroglossus schmidtii*.

Кривые «доминирования-разнообразия» используют для оценки богатства и относительного обилия видов в природных системах: чем круче падает кривая, тем меньше общее разнообразие (в смысле выравниваемости) и сильнее доминирование одного или нескольких видов. В стрессовых ситуациях независимо от того, вызваны ли они естественными причинами (погодными условиями) или антропогенным воздействием (загрязнения), кривая становится более крутой [Лебедева и др., 2002]. По нашим данным, кривые «доминирования-разнообразия» ихтиопланктона на первом и втором этапах съёмки 2015 г. довольно круто снижаются, но крутизна обусловлена, в основном, доминированием икры минтая, по причине его активного нереста в период сбора материала. При исключении данной формы ихтиопланктона

Таблица 4. Матрица сходства видового состава ихтиопланктона, %
Table 4. Matrix of the ichthyoplankton similarity, %

Район	Съёмка	Северные Курилы			Восточная Камчатка	
		2011	2015, этап 1	2015, этап 2	2016	2015
Северные Курилы	2011					
	2015, этап 1	28,6				
	2015, этап 2	26,1	61,1			
	2016	22,2	58,1	72,7		
Восточная Камчатка	2015	24,0	57,9	65,0	51,4	

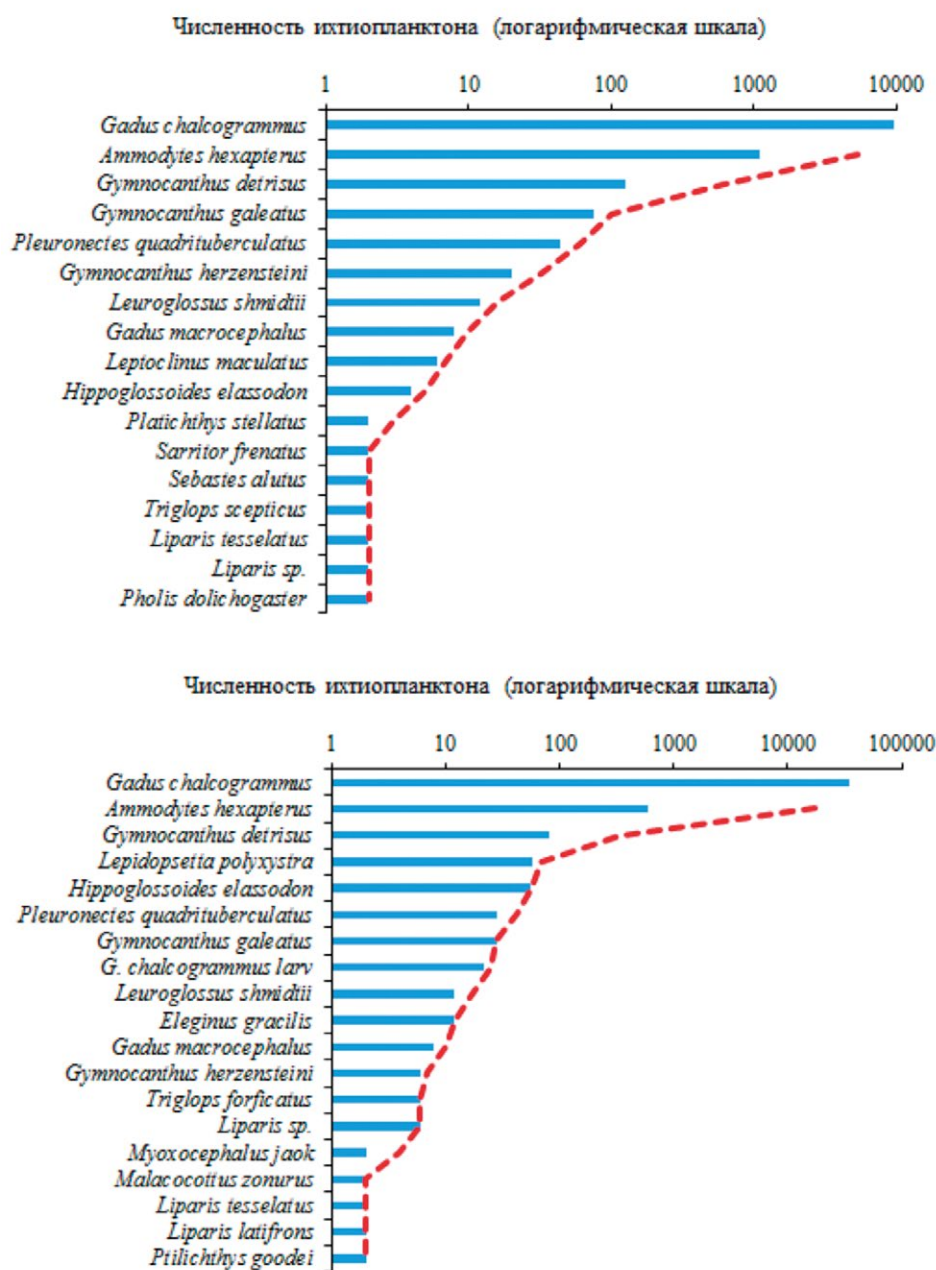


Рис. 4. Кривая «доминирования-разнообразия» ихтиопланктона в 2015 г. (слева — первый этап, справа — второй этап)

Fig. 4. Dominance-diversity curves of ichthyoplankton in 2015 (the first stage of survey — left, the second stage — right)

кривая приобретает довольно пологий S-образный вид, соответствующий ненарушенным сообществам с относительно высоким видовым разнообразием (рис. 4).

Пространственное распределение

На распределение ихтиопланктона, кроме различий в расположении нерестовых участков разных видов рыб, значительное влияние оказывали гидрологические условия. В этом плане достаточно показательным было пространственное распределение наиболее

многочисленной икры минтая. В 2015 г. центр нереста минтая с плотностью икры на I стадии более 2000 шт./м² находился у юго-восточного побережья Камчатки на глубинах около 100 м. Вынос икры происходил в юго-восточном направлении. Икра на II и последующих стадиях задерживалась в пределах антициклонического круговорота на глубинах 250–450 м. Плотность икры на II и III стадиях в районе вихревой структуры превышала 5000–6000 тыс. шт./м². Отсюда происходил незначительный вынос икры в юго-западном направлении (рис. 5).

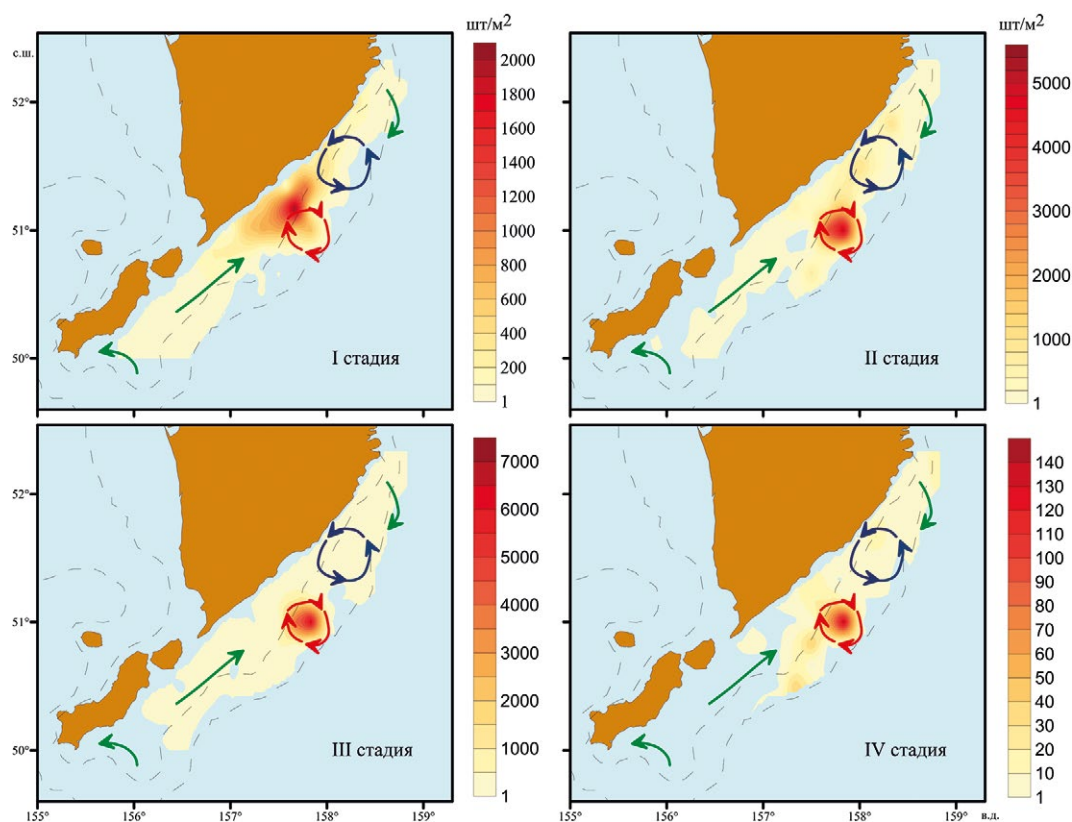


Рис. 5. Распределение икры минтая на разных стадиях развития в 2015 г.

Fig. 5. Distribution of the walleye pollock eggs on various developmental stages in 2015

По типизации шельфового нереста [Буслов, Тепнин, 2007] 2015 г. относился к периодам с центральным расположением основных нерестилищ минтая, что характерно для периодов со средним уровнем запасов.

При низких температурах воды переход основной массы икры на последующие стадии происходил достаточно медленно. Если пренебречь некоторыми межгодовыми различиями в наступлении нерестового периода, то в марте в районе Северных Курил около

86% приходилось на начальные стадии развития (I и II). Через месяц доля ранних стадий сокращалась примерно на 20–30%, как у Северных Курил, так и у Восточной Камчатки, составляя около 56–64%. Примерно на столько же увеличивалась доля III стадии. Икра на IV стадии в марте отсутствовала, к концу апреля – началу мая её доля не превышала 1–2% (табл. 5).

Максимально высокие плотности икры минтая – более 12500 шт./м², формировались у побережья Камчатки очень локально. Остальная акватория по дан-

Таблица 5. Соотношение икры минтая на разных стадиях развития (%)
Table 5. The ratio of the walleye pollock eggs on various developmental stages (%)

Район	Стадии развития			
	I	II	III	IV
2011 г.				
Северные Курилы, конец марта	42,0	46,1	11,9	
2015 г.				
Восточная Камчатка, конец апреля	23,8	39,7	35,6	0,9
Северные Курилы, конец апреля	23,5	32,0	42,4	2,1
Северные Курилы, начало мая	21,5	41,2	35,5	1,8
2016 г.				
Северные Курилы, начало мая	31,7	44,0	23,7	0,6

ному показателю была сопоставима с районом Северных Курил. В 2015 г. в районе о. Парамушир икра минтая на I стадии развития была сосредоточена над глубинами 50–80 м. Её плотность не превышала 200–260 шт./м². Это икра появлялась на местных северокурильских нерестилищах. Одновременно на глубинах более 200 м регистрировали высокие плотности икры около 1000–1300 шт./м², на II и III стадиях, которая являлась заносной и переносилась в водах Восточно-Камчатского течения.

В 2016 г. на нерестилищах в районе о. Парамушир, располагавшихся преимущественно на изобатах около 50–100 м плотность икры минтая достигала 5000–6500 шт./м². Почти вся икра удерживалась на глубинах до 200 м. Значительный вынос за пределы нерестилищ отсутствовал, что может указывать на стабильность районов развития икры, поддерживаемую, вероятно, локальной гидродинамикой. Скопления икры в районе о. Парамушир имели чёткие границы, отделяющие северокурильский район развития от вод Восточной Камчатки. Если в 2015 году максимальные концентрации икры были на самом северном разрезе в пределах Северо-Курильской зоны и объединялись с икрой у Восточной Камчатки, то в 2016 году максимальные концентрации икринок наблюдались у побережья о. Парамушир, а на северном разрезе плотность под квадратным метром была низкой.

Как было отмечено выше, в составе ихтиопланктона численно доминировали икринки минтая. Съёмка 2011 г. была выполнена до начала его активного нереста в районе исследований. Небольшие скопления икринок минтая располагались на внешнем шельфе острова Парамушир и к юго-востоку от п-ва Камчатка. Участки данных скоплений не совпадали с распре-

лением минтая, выявленным по результатам донной траловой съёмки. В 2015 и 2016 гг. ихтиопланктонные сборы выполнялись в период массового икрометания. Основные скопления икринок в 2015 г. были сосредоточены в шельфовой зоне вдоль всего побережья о-вов Парамушир и Шумшу и в мористой части у северной границы рыбопромысловой зоны, в районе повышенных скоплений взрослого минтая. В 2016 г. икринки минтая распределялись, в основном, в пределах шельфовых вод о-вов Парамушир и Шумшу (рис. 6).

Средняя плотность распределения икринок минтая на акватории выполненных исследований в 2011 г. составляла 39 штук под одним квадратным метром поверхности, в 2015 г. – 988 шт. (при выполнении второго этапа съёмки), в 2016 г. – 648 шт.

Вторым по массовости представителем ихтиопланктона в весенних съёмках являлись личинки песчанки. Данный вид, в силу своего поведения и морфологических особенностей, практически отсутствует в траловых уловах, поэтому ниже представлено лишь распределение пелагических личинок песчанки. Видно, что основным районом нахождения личинок являются шельфовые воды о-ва Шумшу и юго-восточного побережья Камчатки. В 2015 г. наблюдался вынос личинок в надсваловую зону в северной части района, и сосредоточение их, как и икринок минтая, в пределах наблюдавшегося круговорота. В 2016 г. личинки песчанки преобладали южнее, в шельфовой зоне средней и южной части о. Парамушир (рис. 7), что также хорошо согласовывалось с имеющимися сведениями по направлению течений в этот период.

В 2015 и 2016 гг. в сборах были отмечены личинки двухлинейной камбалы. В 2015 г. повышенная

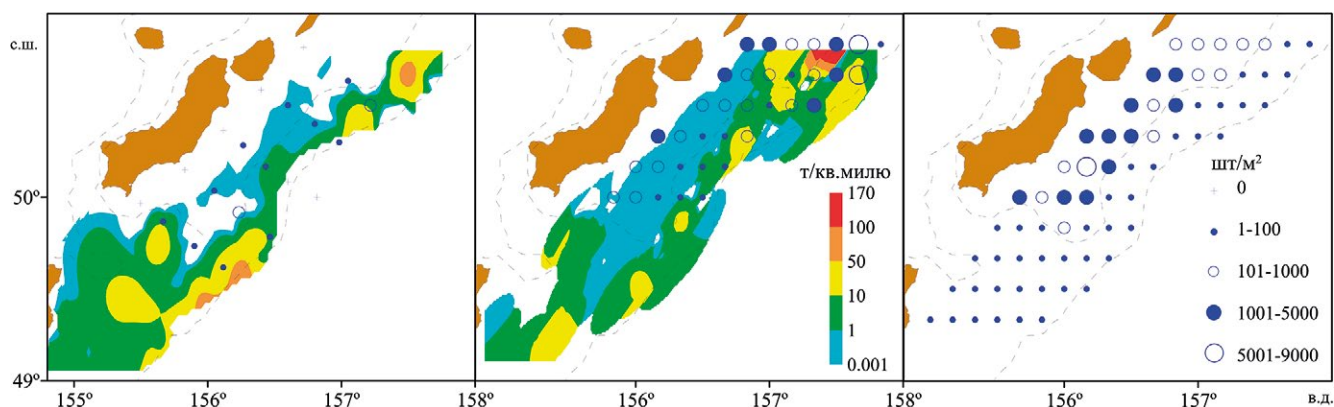


Рис. 6. Распределение икринок минтая и взрослых рыб в 2011 г. (слева), в 2015 г. (в центре) и икринок минтая в 2016 г. (справа). Икринки – шт./м², биомасса рыб – т/миля²

Fig. 6. Distribution of the walleye pollock eggs and adult fishes in 2011 (left), 2015 (middle) and eggs of walleye pollock in 2016 (right). Eggs – ind./m², fish biomass – t/mile²

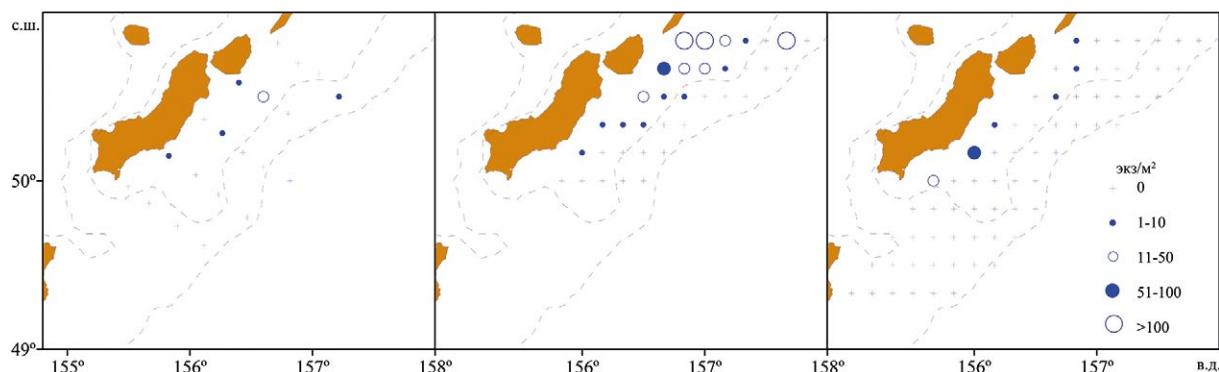


Рис. 7. Распределение личинок песчанки (экз./м²) в 2011 г. (слева), в 2015 г. (в центре) и в 2016 г. (справа)

Fig. 7. Distribution of the Pacific sand lance larvae (ind./m²) in 2011 (left), in 2015 (middle), in 2016 (right)

численность личинок наблюдалась на траверзе Второго Курильского пролива, где были сосредоточены скопления взрослой камбалы, а в 2016 г. небольшое количество личинок было отмечено на траверсе Четвёртого Курильского пролива (рис. 8). Данные также

хорошо согласовываются с представленными выше схемами геострофических течений, когда в 2015 г. был выраженный поток вод в северо-восточном направлении в районе Второго Курильского пролива, и поток, направленный от шельфа о. Парамушир и от

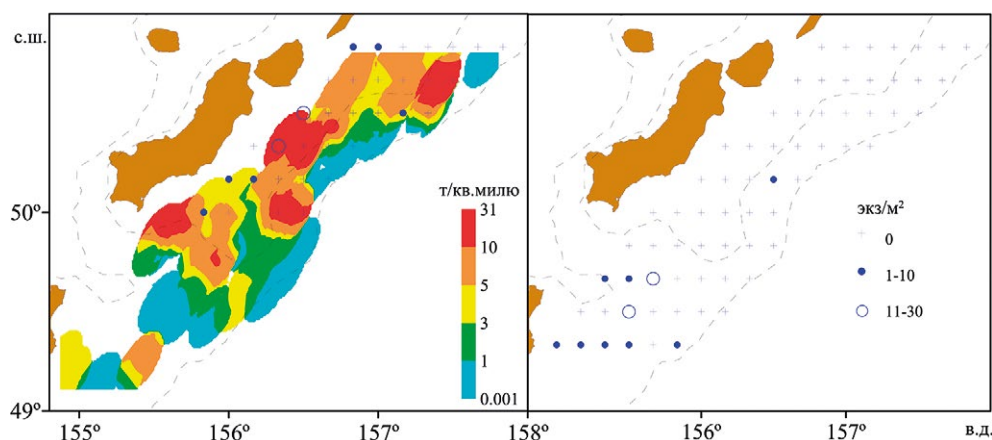


Рис. 8. Распределение двухлинейной камбалы: личинок и взрослых рыб в 2015 г. (слева) и личинок в 2016 г. (справа). Личинки – шт./м², биомасса рыб – т/миля²

Fig. 8. Distribution of the northern rock sole: larvae and adults in 2015 (left), larvae in 2016 (right). Larvae – ind./m², fish biomass – t/mile²

его присвальной зоны в Четвёртый Курильский пролив в 2016 г.

Активный нерест, в период массового икрометания минтая, наблюдается у ряда представителей камбаловых. Ниже показано распределение икринок и взрослых особей узкозубой палтусовидной камбалы. Как и для других групп иктиопланктона, пространственное распределение икры палтусовидной камбалы больше связано с наблюдавшимися течениями и круговоротами, чем с локализацией скоплений взрослых особей своего вида. В 2015 г. основные концентрации икринок были отмечены в шельфовой зоне центральной части о. Параму-

шир, а в 2016 г. они преобладали у юго-восточной оконечности Камчатки (рис. 9). Количество икринок под 1 м² в 2015 г., в среднем, равнялось 1,6 шт., в 2016 г. – 1,5 шт.

Икринки четырёхбугорчатой камбалы распределялись в северной части исследованного района, при этом в 2015 г. наблюдался их вынос за пределы шельфовых вод у побережья Камчатки, что мы видели и для личинок песчанки, а в 2016 г. они были сконцентрированы в пределах внутреннего шельфа от побережья Камчатки до Второго Курильского пролива (рис. 10). Численность икринок под 1 м² в 2015 г., в среднем, равнялась 1,3 шт., в 2016 г. – 1,6 шт.

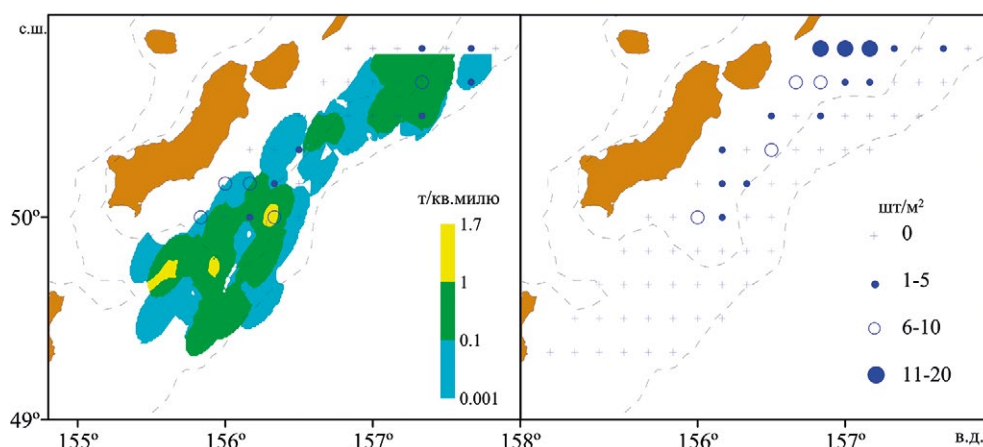


Рис. 9. Распределение икринок палтусовидной камбалы и взрослых рыб в 2015 г. (слева), и икринок палтусовидной камбалы в 2016 г. (справа). Икринки — шт./м², биомасса рыб — т/миля²

Fig. 9. Distribution of the flathead sole: eggs and adult fishes in 2015 (left), eggs in 2016 (right). Eggs — ind./m², fish biomass — t/mile²

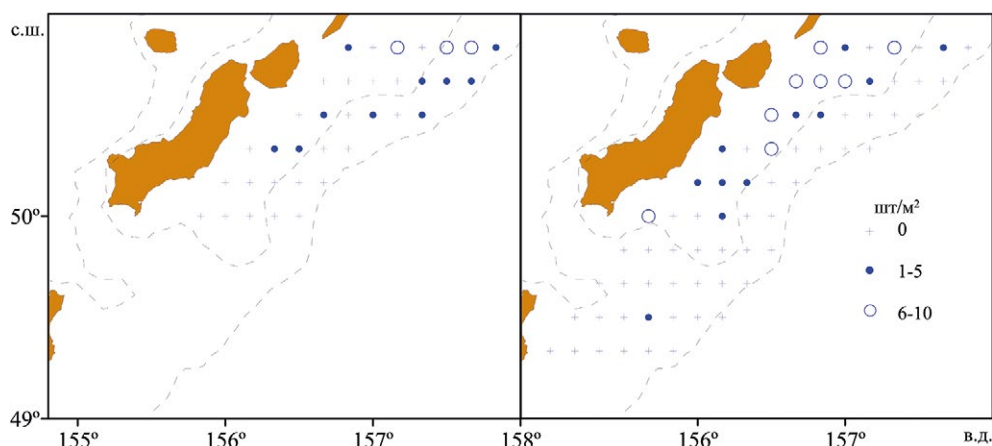


Рис. 10. Распределение икринок четырёхбугорчатой камбалы (шт./м²) в 2015 г. (слева), и в 2016 г. (справа)

Fig. 10. Distribution of the Alaska plaice eggs (ind./m²) in 2015 (left), in 2016 (right)

Среди рогатковых чаще встречались личинки широколобого и узколобого шлемоносцев. Несмотря на некоторое различие в распределении взрослых особей, выявленное по результатам траловых работ в 2015 г., личинки распределялись на сходных участках (рис. 11).

Построение дендрограммы сходства по материалам первой съёмки 2015 г., которая охватывала наиболее обширную площадь исследованной акватории, позволило выделить три иктиопланктонных комплекса (рис. 12). По полученным данным основную акваторию занимал иктиопланктонный комплекс с высокой численностью (в среднем 1136 экз./м²) икры минтая. Глубины, в пределах которых он располагался, варьировались от 50 до 450 м. Данный комплекс занимал обширную акваторию вдоль восточного побережья Камчатки, а в районе о. Парамушир продолжался преимущественно на глубинах более 100 м (рис. 13).

Комплекс с доминированием личинок песчанки был сформирован на мелководьях от минимальных глубин съёмки до 96 м от юго-восточной оконечности п-ова Камчатка до о-вов Парамушир и Шумшу. В данном комплексе доля личинок песчанки достигала 48% от суммарной численности иктиопланктона и 97% от суммарной численности личинок. Средняя концентрация личинок песчанки достигала 129 экз./м².

Комплекс с высокой численностью личинок шлемоносных бычков, преимущественно двух видов — широколобого *G. detrisus* и узколобого *G. galeatus*, определялся мозаично в районе 52° с. ш., в водах о. Парамушир и у юго-восточной оконечности п-ова Камчатка, занимая глубины от 68 до 323 м (табл. 6). Доля личинок шлемоносцев в данном комплексе достигала почти 36% от суммарной численности иктиопланктона и 77% от суммарной численности личинок. Средняя численность личинок широколобого

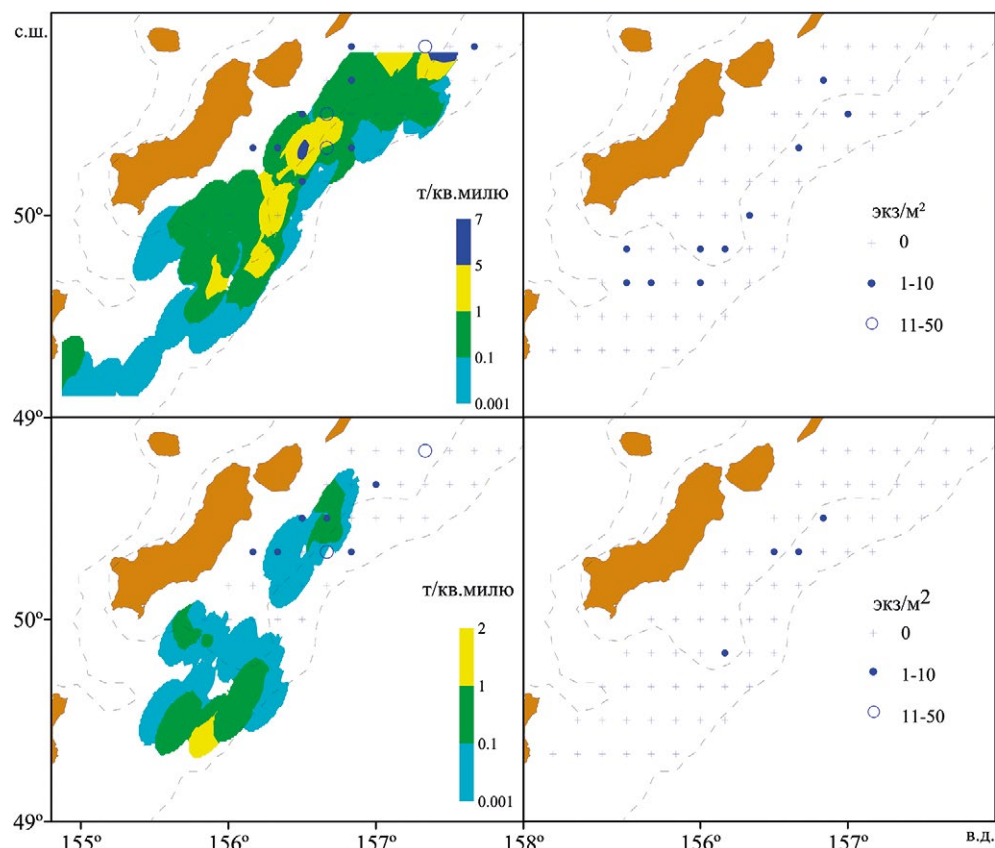


Рис. 11. Распределение широколобного (сверху) и узколобного (снизу) шлемоносцев; личинки и взрослые рыбы в 2015 г. (слева), и личинки в 2016 г. (справа). Личинки – шт./м², биомасса рыб – т/миля²

Fig. 11. Distribution of the purplegray (top) and armorhead sculpins (bottom); larvae and adults in 2015 (left), larvae in 2016 (right). Larvae – ind./m², fish biomass – t/mile²

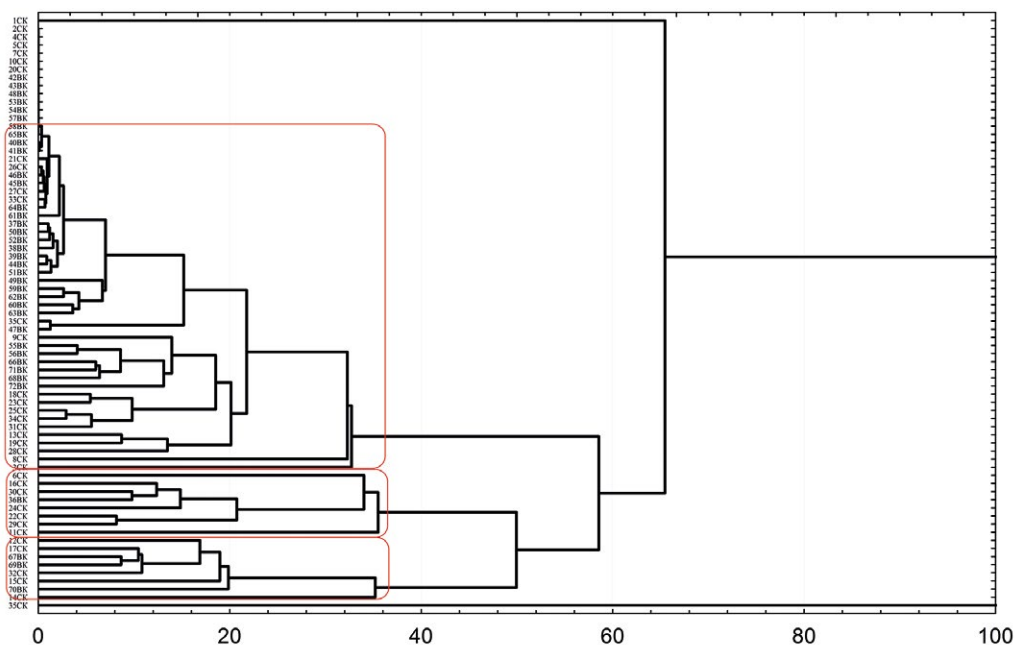


Рис. 12. Дендрограмма сходства иктиопланктона в 2015 г. (1 съёмка). Ось абсцисс – евклидово расстояние, ось ординат – номер станции

Fig. 12. Dendrogram of the ichthyoplankton similarity in 2015 (the first stage of survey). Abscissa axis – Euclidean distance, ordinate axis – station number

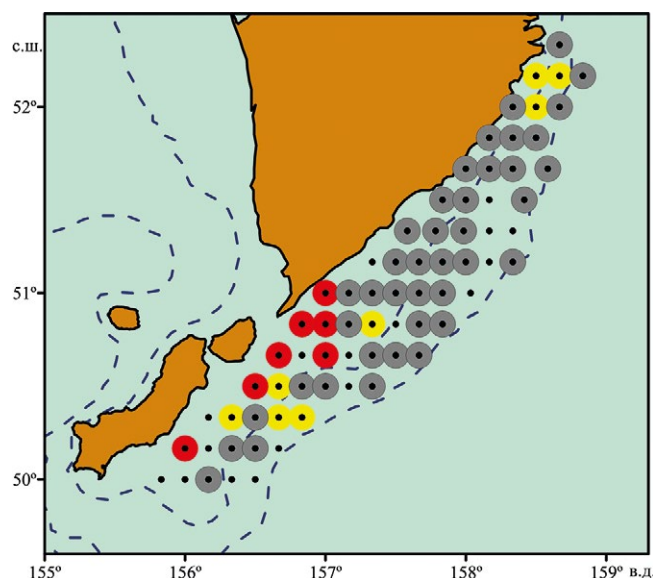


Рис. 13. Пространственное распределение иктиопланктонных комплексов у побережья Северных Курил и Восточной Камчатки в 2015 г. (1 съёмка). Цвет кружков: серый — комплекс с доминированием икры минтая, красный — личинок песчанки, жёлтый — личинок шлемоносных бычков

Fig. 13. Distribution of the ichthyoplankton complexes near northern Kuril Islands and eastern Kamchatka in 2015 (the first stage of survey). Colour of circle: gray — complex, where walleye pollock eggs dominate; red — larvae of the Pacific sand lance; yellow — larvae of the sculpins gen. *Gymnocanthus*

шлемоносца составляла 26 экз./м², узколобого — около 13,8 экз./м².

По теоретическим представлениям, в весенний период года в тихоокеанских водах северных Курильских островов в составе иктиопланктона могут быть встречены икринки 7 видов рыб, нерест кото-

рых происходит в это время и личинки около 45 видов рыб, нерест которых происходит зимой, и к этому времени развиваются их личинки и переходят к планктонному образу жизни, или, для живородящих морских окуней *Sebastidae*, весной происходит вымет личинок. Наши сборы показывают оправдываемость теоретических ожиданий по икринкам более чем на 70%, по личинкам — около 50%. В траловых уловах были встречены 19 видов рыб из 26 или 73%, которые присутствовали на ранних стадиях развития в сборах планктонной сети.

Низкие индексы сходства видового состава иктиопланктона по данным 2011 г. с материалами 2015 и 2016 гг. обусловлены существенным различием в периоде сбора проб. Наиболее высокий индекс был получен для максимально близких по календарному периоду съёмок — второй этап исследований 2015 и 2016 гг., когда работы были выполнены в самом конце апреля — первой декаде мая.

Образ жизни, соотношение видов и пространственно-батиметрическое распределение иктиопланктона заметно отличается от таковых для взрослых особей. Места скопления рыб на начальных стадиях онтогенеза больше зависят от гидрологических условий на данных стадиях развития, чем от распределения половозрелой части популяции. В соответствии с преобладающими потоками воды происходит перераспределение видов на стадии планктона в пространстве, что нами указывалось по наблюдениям у северо-восточного Сахалина [Мухаметов, Мухаметова, 2017]. Данные условия чрезвычайно важны, т. к. влияют на формирование численности пополнения. В результате переноса личинки демерсальных видов

Таблица 6. Основные характеристики иктиопланктонных комплексов в районе Северных Курил и Восточной Камчатки в 2015 г.

Table 6. Basic characteristics of the ichthyoplankton complexes near northern Kuril Islands and eastern Kamchatka in 2015

Доминанты	Комплекс с доминированием икры минтая			Комплекс с доминированием личинок песчанки			Комплекс с доминированием личинок шлемоносных бычков		
Икра	шт./м ²	% от икры	% от общей N	шт./м ²	% от икры	% от общей N	шт./м ²	% от икры	% от общей N
<i>G. chalcogrammus</i>	1136,3	99,2	96,8	135,6	99,6	50,3	55,9	93,1	50,1
Личинки	экз./м ²	% от личинок	% от общей N	экз./м ²	% от личинок	% от общей N	экз./м ²	% от личинок	% от общей N
<i>A. hexapterus</i>	5,9	20,5	0,5	129,3	97,0	48,0	—	—	—
<i>G. detrisus</i>	10,7	37,3	0,9	—	—	—	26,1	50,6	23,4
<i>G. galeatus</i>	—	—	—	—	—	—	13,8	26,7	12,4
Глубина, м	168 (50–450)			58 (22–96)			139 (68–323)		
Число видов, шт.	22			12			13		
N, средн., экз./м ²	1174			269			112		

Примечание: N — численность.

могут оказаться в районах благоприятных или неблагоприятных к оседанию на грунт и переходу к придонному образу жизни [Шунтов, 1965; Sohn et al., 2010]. К примеру, у восточного побережья Камчатки регулярно отмечают икру четырёхбугорчатой камбалы над большими глубинами, что является результатом её разноса посредством течений в мористую часть от прибрежных нерестилищ, что снижает вероятность их выживаемости [Овчеренко, Саушкина, 2021]. В связи с этим видится, что в 2015 г., в следствии гидрологических условий, когда происходил вынос личинок песчанки и икринок камбал за пределы шельфа, и концентрация их в районе круговорота у Юго-Восточной Камчатки, сложились некомфортные условия для дальнейшей выживаемости данной части особей. Характер распределения личинок и икринок в 2016 г. даёт основание предположить о более выгодных условиях формирования пополнения этих видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате выполненных исследований показано, что в районе северных Курильских островов в весенний период в толще воды обитали 26 видов рыб на ранних стадиях онтогенеза. Основными компонентами ихтиопланктонного сообщества являлись икринки минтая, личинки песчанки, шлемоносных бычков. Икра и личинки большинства видов относятся к элиторальным, широкобореальным тихоокеанским и арктическо-бореальным видам.

Распределение ихтиопланктона в пространстве в большей степени формируется системой потоков водных масс, и не всегда связано с наблюдающейся концентрацией половозрелой части группировки.

В районе Северных Курил максимальные концентрации ихтиопланктона — более 600 экз./м², приходились на начало мая. У побережья Восточной Камчатки в аналогичный период средняя численность была вдвое выше — более 1200 экз./м².

Степень сходства видового состава ихтиопланктона сильно зависит от календарного периода сбора первичного материала. Структура ихтиопланктона в близких по срокам съёмках была достаточно сходной — на уровне 60–70%. В 2015 г. установлено, что сходство структуры ихтиопланктона Северных Курил с водами Восточной Камчатки возрастало с конца апреля к началу мая, что может быть следствием южного дрейфа икры и личинок из прикамчатских вод к Северным Курилам. Об этом же свидетельствует снижение ко второму этапу съёмки различий в численности.

В перспективе ихтиопланктонные съёмки можно использовать не только для расчёта запасов и про-

гнозирования пополнения одного вида — минтая, но и адаптировать их с этой же целью для ряда других видов рыб.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа не имела дополнительного финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдеев Г.В., Овсянников Е.Е. 2006. Результаты оценки запаса североохотоморского минтая по ихтиопланктонной съёмке в 2005 г. // Известия ТИНРО. Т. 145. С. 120–145.
- Антонов Н.П. 1991. Биология и динамика численности восточнокамчатского минтая. Автореф. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР. 23 с.
- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: Изд-во ВНИРО. 244 с.
- Балыкин П.А., Тепнин О.Б. 1998. Динамика вод и нерест минтая *Theragra chalcogramma* у Восточной Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 4. С. 7–14.
- Бирюков И.А. 1995. Сезонное распределение двухлинейной камбалы тихоокеанского побережья Северных Курильских островов // Биоресурсы морских и пресноводных экосистем. Тез. докл. конф. молодых учёных. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 12–13.
- Буслов А.В., Тепнин О.Б. 2007. Характеристика нереста минтая у Северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 9. С. 235–245.
- Горбунова Н.Н. 1954. Размножение и развитие минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Труды ИО АН СССР. Том 11. С. 132–195.
- Григорьев С.С. 2007. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоёмы): Атлас-определитель. Владивосток: Дальнаука. 331 с.
- Зверькова Л.М. 2003. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр. 248 с.
- Золотов О.Г., Варкентин А.И., Балыкин П.А., Буслов А.В. 2012. Исследования морских промысловых рыб прикамчатских вод // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 25. С. 98–122.
- Лебедева Н.В., Кривоуцкий Д.А., Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Алещенко Г.Н., Смутов А.В., Максимов В.Н., Тукунов В.С., Огуреева Г.Н., Котова Т.В. 2002. География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во Научного и учебно-методического центра. 432 с.

- Мухаметов И.Н., Мухаметова О.Н. 2017. Видовой состав и распределение иктиопланктона в водах северо-восточного Сахалина // Вопросы иктиологии. Т. 57, № 6. С. 675–688. doi: 10.7868/S0042875217050150
- Мухачева В.А. 1959. Нерестовые скопления промысловых рыб в районе Северных Курильских островов и южной Камчатки // Труды ИО АН СССР. Т. 36. С. 259–281.
- Овсянников Е.Е., Пономарёв С.С. 2014. Оценка состояния запасов минтая в Охотском море весной 2013 г. // Известия ТИНРО. Т. 177. С. 114–124.
- Овчеренко Р.Т., Саушкина Д.Я. 2021. Распределение икры и рыб четырехбугорчатой *Pleuronectes quadrituberculatus* и узкозубой палтусовидной *Hippoglossoides elassodon* камбал (Pleuronectidae) в тихоокеанских водах Камчатки // Известия ТИНРО. 201(2). С. 400–415.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 376 с.
- Перцева–Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: АН СССР. 486 с.
- Руководство по гидрологическим работам в океанах и морях. 1977. Л.: Гидрометеиздат. 726 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.
- Терехов А.Ю. 1994. Применение различных индексов видового сходства при изучении иктиоценозов // Известия ТИНРО. Т. 115. С. 154–157.
- Фадеев Н.С. 1999. Методика оценки запасов минтая по численности икры и размерно-возрастному составу // Биология моря. Т. 25, № 3. С. 246–249.
- Храпченков Ф.Ф. 1989. Гидрологическая структура и распределение энергии вихрей Камчатского течения // Метеорология и гидрология. № 1. С. 65–71.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые Рыбы. Класс Holosephali – Целноголовые. Класс Osteichthyes – Костные Рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С. 7–69.
- Шунтов В.П. 1965. Распределение чёрного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Труды ВНИРО. Т. 58. Известия ТИНРО. Т. 53. С. 155–163.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 426 с.
- An Atlas of the Early Stage Fishes in Japan. 1988. Tokyo: Tokai University Press. 1160 p.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan, R. (eds). 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. California Academy of Sciences. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. 03.08/2021.
- Matarese A.C., Kendall A.W., Blood J.D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory Guide to Early Life History Stages of Northeast Pacific Fishes. U.S. Department of Commerce. 652 p.
- Sohn D., Ciannelli L., Duffy-Anderson J.T. 2010. Distribution and drift pathways of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) during early life stages in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // Fisheries oceanography. V. 19, № 5. P. 339–353.
- Van der Lingen C.D., Huggett J.A. 2003. The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of South African anchovy and sardine // The big fish bang: proceedings of the 26th annual larval fish conference. Bergen, Norway, Institute of Marine Research. V. 303. P. 303–343.

REFERENCES

- Avdeev G.V., Ovsyannikov E.E. 2006. Estimation of walleye pollock stock in the northern Okhotsk Sea by results of ichthyoplankton survey in the year 2005 // Izvestiya TINRO. V. 145. Pp. 120–145 (In Russ.).
- Antonov N.P. 1991. Biology and population of East Kamchatka walleye pollock. PhD Abstract. Vladivostok: TINRO. 23 p. (In Russ.).
- Antonov N.P. 2011. Commercially harvested species of fish of the Kamchatka Region: biology, stocks and fisheries // Moscow: VNIRO Publish. 244 p. (In Russ.).
- Balykin P.A., Tepnin O.B. 1998. Water dynamics and spawning of walleye pollock *Theragra chalcogramma* near Eastern Kamchatka. // Studies on biology and population dynamics of commercial fishes of the Kamchatka shelf. No. 4. Pp. 7–14 (In Russ.).
- Biryukov I.A. 1995. Seasonal distribution of the rock sole along Pacific coast of the northern Kuril Islands // Bioresources of marine and freshwater ecosystems. Abstracts of the conference of young scientists. Vladivostok: TINRO-Center Publish. Pp. 12–13 (In Russ.).
- Buslov A.V., Tepnin O.B. 2007. Characteristics of walleye pollock spawn near the Northern Kurile Islands and the southeast extremity of Kamchatka // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean. V. 9. Pp. 235–245 (In Russ.).
- Gorbunova N.N. 1954. Reproduction and development of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Trudy IO AS SSSR. V. 11. Pp. 132–195 (In Russ.).
- Grigor'ev S.S. 2007. Early ontogenesis of fishes from the northeastern Russia (coastal sea waters and inland reservoirs). Vladivostok: Dal'nauka. 331 p. (In Russ.).
- Zver'kova L.M. 2003. The walleye pollock: biology and reserves. Vladivostok: TINRO-Center Publish. 248 p. (In Russ.).
- Zolotov O.G., Varkentin A.I., Balykin P.A., Buslov A.V. 2012. Researches of marine commercial fishes in the waters adjacent Kamchatka // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. No. 25. Pp. 98–122 (In Russ.).
- Lebedeva N.V., Krivolutsky D.A., Puzachenko Yu.G., Dyakonov K.N., Aleschenko G.N., Smurov A.V., Maksimov V.N., Tikunov V.S., Ogureeva G.N., Kotova T.V. 2002. Geography and monitoring of biodiversity. Moscow: Izdatelstvo nauchnogo i uchebno-metodicheskogo centra. 432 p. (In Russ.).
- Mukhametov I.N., Mukhametova O.N. 2017. Species composition and distribution of ichthyoplankton in the waters of northeast Sakhalin // Journal of Ichthyology. V. 57. No. 6. Pp. 846–859. <https://doi.org/10.1134/S0032945217050137>
- Muhacheva V.A. 1959. Spawning aggregations of commercial fishes near Northern Kuril islands and Southern Kamchatka // Trudy IO AS SSSR. V. 36. Pp. 259–281 (In Russ.).

- Ovsyannikov E.E., Ponomarev S.S. 2014. Assessment of stock state for walleye pollock in the Okhotsk Sea in the spring 2013 // *Izvestiya TINRO*. V. 177. Pp. 114–124 (In Russ.).
- Ovcherenko R.T., Saushkina D. Ya. 2021. Distribution of eggs and adults of alaska plaice *Pleuronectes quadrituberculatus* and flathead sole *Hippoglossoides elassodon* (Pleuronectidae) in the Pacific waters of Kamchatka // *Izvestiya TINRO*. V. 201, Iss. 2. P. 400–415 (In Russ.).
- Odum E. 1986. Basic ecology. V. 2. Moscow: Mir. 376 p. (In Russ.).
- Pertseva–Ostroumova T.A. 1961. Reproduction and development of far eastern flounders. Moscow: Akad. Nauk SSSR. 486 p. (In Russ.).
- Guidelines for hydrological work in the oceans and seas*. 1977. Leningrad: Gidrometeoizdat. 726 p. (In Russ.).
- Sokolovskii A.S., Sokolovskaya T.G. 2008. Atlas of fish eggs, larvae, and juveniles in the Russian part of the Sea of Japan. Vladivostok: Dal'nauka. 223 p. (In Russ.).
- Terekhov A. Yu. 1994. Application of various indices of species similarity in the study of ichthyocenoses // *Izvestiya TINRO*. V. 115. Pp. 154–157 (In Russ.).
- Fadeev N.S. 1999. A technique for the assessment of walleye pollock stock by egg abundance and size-age composition // *Russian Journal of Marine Biology*. V. 25. No. 3. Pp. 280–283.
- Khrapchenkov F.F. 1989. Hydrologic structure and the distribution of energy of eddies in the Kamchatka current // *Meteorology and Hydrology*. No. 1. Pp. 65–71 (In Russ.).
- Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2000. Class Cephalaspidomorphi – Lampreys. Class Chondrichthyes – Cartilaginous Fishes. Class Holocephali – Chimaeras. Class Osteichthyes – Bony Fishes // *Catalog of vertebrates of Kamchatka and adjacent waters*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Petchatniy Dvor. Pp. 7–69. (In Russ.).
- Shuntov V.P. 1965. Distribution of Greenland halibut, Kamchatka and Arrowtooth flounders in northern Pacific // *Trudy VNIRO*. V. 58. *Izvestiya TINRO*. V. 53. Pp. 155–163 (In Russ.).
- Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnykh O.S., Dulepova E.P. 1993. Walleye pollock in ecosystems of Far Eastern Seas. Vladivostok: TINRO Publised. 426 p. (In Russ.).
- An Atlas of the Early Stage Fishes in Japan*. 1988. Tokyo: Tokai University Press. 1160 p.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan, R. (eds). 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. California Academy of Sciences. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. 03.08/2021.
- Matarese A.C., Kendall A.W., Blood J.D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory Guide to Early Life History Stages of Northeast Pacific Fishes. U.S. Department of Commerce. 652 p.
- Sohn D., Ciannelli L., Duffy-Anderson J.T. 2010. Distribution and drift pathways of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) during early life stages in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // *Fisheries oceanography*. V. 19, № 5. P. 339–353.
- Van der Lingen C.D., Huggett J.A. 2003. The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of South African anchovy and sardine // *The big fish bang: proceedings of the 26th annual larval fish conference*. Bergen, Norway, Institute of Marine Research. V. 303. P. 303–343.

Поступила в редакцию 29.07.2022 г.
Принята после рецензии 19.10.2022 г.