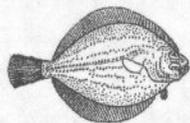


УДК 597.587.9:597-154.343

**БАТИТЕРМИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МИГРАЦИИ КАМБАЛООБРАЗНЫХ РЫБ (PLEURONESTIFORMES) В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИ**

Ю. П. Дьяков



В работе рассмотрены особенности сезонного батиметрического и термического распределения представителей камбалообразных рыб в различных районах морей, прилегающих к дальневосточным берегам России. Проведен зоогеографический анализ различных видов биотопических группировок камбалообразных рыб в разных районах дальневосточных морей. Проведена классификация различных видов распределения этих рыб по глубинам. Выявлено пять различных типов, каждый из которых включает в себя два подтипа. Типы батиметрического распределения различаются широтой и вертикальной локализацией диапазонов глубин встречаемости видов, а подтипы — распределением плотности популяций внутри этих диапазонов. Определена степень агрегированности фауны камбал по отношению к глубинам обитания, которая возрастает в период весенних и летних миграций. Установлено формирование достаточно хорошо выраженных экологических комплексов видов камбал дальневосточных морей в летнее время, местообитания которых характеризуются близкими температурными и глубинными диапазонами.

**Yu. P. Diakov.** Bathythermal distribution and seasonal migrations of Pleuronestiformes in the Far Eastern Seas of Russia // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 8. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2006. P. 54–84.

The paper is devoted to the analysis of distribution of flounders depending on the depth and water temperature by seasons. The area of observations embraces aquatic region of seas adjacent Far East of Russia: the Sea of Japan, the Okhotsk Sea and the Bering Sea, and also the Pacific Ocean waters off Kamchatka and Kurile Islands. On the base of a number of literature data and author's own data it has been analyzed transformation of biotop and zoogeographic structure of flounder fauna from the south to the north. The systematization carried out by author and unification of the data to characterize the variations of depth and temperature ranges of flounder inhabitation in different seasons and also the dynamics of population density within these ranges provided with using cluster analysis figuring out particular groups of species similar in their depth and temperature dependent distribution. The results obtained are allowing to suggest a model of types of depth dependent distribution of flounders in the seas of Russian Far East. The studies accomplished allow concluding that flounders of this region have formed rather clear expressed ecological complexes in summer. The locations inhabited by the component species of these complexes are characteristically similar in the temperature and depth ranges and also demonstrate similar variations of population density of fish, dependent on the environmental factors mentioned.

Распределение и миграции живых организмов являются характеристиками единого процесса их перемещения в пространстве, вызванного комплексом абиотических и биотических факторов. Б.П. Мантейфель (1959) рассматривает периодические миграции «...как адаптацию данной (мигрирующей) популяции вида к использованию конкретных условий своего ареала в соответствии с меняющимися потребностями животных на разных отрезках жизненного цикла и с изменениями внешних условий». Сроки и пути миграций специфичны для конкретной популяции вида и отражают особенности среды данного ареала. Стимулами миграции бывают внешние факторы, воспринимающиеся лишь организмами в определенном физиологическом состоянии (Мантейфель, 1959). Внешними стимулами могут быть как абиотические факторы — температура, соленость, свет, кис-

лород, волнение и т. п., так и биотические — уровень и структура кормовой базы, наличие хищников и т. п. Р.Н. Гибсон (Gibson, 1997) выражает схему миграций камбалообразных рыб в виде «миграционного треугольника», когда рыба на ранних стадиях развития перемещается из районов нереста в местообитания молоди, а та, по мере созревания, мигрирует в районы обитания взрослых рыб. Миграции камбал можно разделить на несколько типов: онтогенетические, включающие в себя пассивный перенос пелагической икры и личинок к местам оседания после метаморфоза, а также последующее их движение, по мере роста, в районы концентраций взрослых рыб, и сезонные — движение рыб к местам нагула, зимовки и нереста. Следует иметь в виду, что сезонные миграции характерны и для молоди многих дальневосточных камбал. Очевидно, что от типа миграции зависит

распределение рыб в конкретный промежуток времени.

У взрослых рыб сезонные миграции хорошо выражены. Эти миграции являются нерестовыми, нагульными и зимовальными. Часто некоторые из них совпадают. Так, например, у летненерестующих камбал — желтоперой и хоботной в водах западной Камчатки совпадают места нереста и нагула, а нерест у палтусов Берингова моря происходит в районах их зимовки. Основные сезонные перемещения камбал направлены в сторону меньших глубин с наступлением теплого времени года и обратно — в осенний период, т. е. носят хорошо выраженный батиметрический характер. Хорошо известно, что те или иные миграции камбал начинаются при изменении температуры окружающей среды, а их распределение по району ограничивается определенным температурным диапазоном (Моисеев, 1953; Шунтов, 1971; Фадеев, 1987).

Все абиотические и биотические факторы не действуют по отдельности, сами по себе, а создают комплексное интегральное воздействие на поведение рыб, определяющее их миграции и распределение.

В настоящей статье предпринята попытка рассмотреть особенности сезонного батиметрического и термического распределения представителей камбалообразных рыб (PLEURONECTIFORMES) в различных районах морей, прилегающих к дальневосточным берегам России.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Совокупность видов камбалообразных рыб, обитающих в дальневосточных морях, отличается большим биотопическим разнообразием. Среди них встречаются представители различных биотопических группировок: прибрежной, сублиторальной, элиторальной и батальной. При отнесении вида к той или иной группировке руководствовались прямыми на то указаниями авторов, а при их отсутствии использовали классификацию вертикального распределения рыб, приведенную в работах В.В. Федорова (2000), а также Б.А. Шейко и В.В. Федорова (2000). Нередко возникали определенные трудности при биотопической идентификации вида, т. к. многие камбалы встречаются в очень широком батиметрическом диапазоне, включающем в себя местообитания рыб нескольких таких группировок. Иногда разные авторы относят одни и те же виды к разным биотопическим группировкам. В этом случае принимали во внимание в первую очередь предпочитаемые глубины обитания вида, а также плотность его популяции на

различных горизонтах. Таким образом, к прибрежным (литоральным) видам отнесены камбалы, обитающие преимущественно (т. е. при значимо более высокой плотности популяции, чем на меньших или больших глубинах) в батиметрическом диапазоне 0–20 м, к сублиторальным — встречающиеся на глубинах 0–50 м, к элиторальным — 5–200 м (редко до 500 м), к верхнебатальным — 200–500 м (некоторые до 800 м) и к нижнебатальным — 500–2000 м.

Зоогеографический статус вида установили на основании литературных источников. Если прямого указания на этот статус найти не удавалось либо он был устаревшим, использовали информацию о географическом распространении вида, а затем на основании принципов районирования (Голиков, 1982; Шейко, Федоров, 2000) и с помощью описания местоположения географических ареалов относили ареал вида к соответствующему типу.

Особенности сезонного распределения различных видов камбал в зависимости от глубины и температуры воды в пределах их местообитаний описаны во многочисленных публикациях отечественных и зарубежных ученых. Однако в большинстве случаев соответствующие материалы относятся к ограниченному числу видов камбал либо к отдельным районам морей Дальнего Востока. Зачастую данные носят отрывочный, неполный характер, а также у разных авторов они не являются унифицированными, что не позволяет выполнить достаточно глубокий количественный анализ батитермического распределения. Для того чтобы получить цельную и в то же время достаточно полную характеристику сезонного распределения камбал в пределах исследуемой акватории, были обработаны, обобщены и систематизированы количественные данные, полученные в результате соответствующих исследований и изложенные в перечисленных ниже статьях, монографиях и других публикациях. В их перечень входят: Моисеев, 1953, 1963; Петрова-Тычкова, 1954; Полутов, 1960, 1967; Полутов, Пашкеев, 1967; Полутов и др., 1956; Фадеев, 1959, 1963а, 1965б, 1970а, б, 1971, 1984, 1986, 1987; Скалкин, 1960; Мусиенко, 1961; Храпова, 1961а, б; Шунтов, 1966а, б, 1970, 1971; Федоров, 1967б; Натаров, Новиков, 1970; Минева, 1972; Носов, 1972; Новиков, 1974; Новиков и др., 2002; Швецов, 1974, 1978; Давыдов, 1975; Дьяков, 1999; Дьяков и др.; 1995; Токранов, Полутов, 1984; Токранов, Максименков, 1994; Токранов и др., 2000; Токранов, Орлов, 2002; Тарасюк, 1986; Борец, 1989, 1997; Сафронов, Тарасюк, 1989; Дудник, Долганов, 1992; Дудник и др., 1997; Линдберг, Федоров, 1993;

Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов, 1993; Антоненко, 1995; Бирюков, 1995; Куликова, 1997; Новиков, 1997; Давыдов, Куприянов, 1998; Ким Сен Ток, 2001; Ким Сен Ток, Бирюков, 1998; Ким Сен Ток и др., 1999; Датский и др., 1999; Пальм и др., 1999; Харитонова, 1999; Харитонова и др., 1999а, б; Четвергов, 1999, 2000, 2001; Четвергов и др., 2000а, б; Чикилев, Пальм, 1999; Дударев, Зуенко, 2000; Иванкова, 2000; Измятинский, Свиридов, 2000; Коростелев, 2000а; Мухаметов и др., 2000; Мухаметов, Полтев, 2003; Орлов, 2000; Вдовин, Швыдкий, 2000; Вдовин и др., 2001; Вдовин и др., 2004; Пометеев, 2001, 2004; Черешнев и др., 2001; Швыдкий, Вдовин, 2001; Ильинский, Четвергов, 2002; Ким, 2002, 2003; Тупоногов, 2003; Pruter and Alverson, 1962; Best, 1977; Kihara and Shimada, 1986; Alton et al., 1988; Castilio, 1994; Kodolov, 1994; Kodolov, Matveichuk, 1994; McConnaughey, 1994; Nichol, 1994; Nikolenko, 1994; Kuznetsova, Kunin, 1999; Walters, Wilderbruer, 2000; Tokranov, Orlov, 2002; Bailey et al., 2003. Кроме того, использованы неопубликованные данные С.В.Завариной, материалы рейсов научно-исследовательских судов «Томи-Мару-53», «Томи-Мару-82» в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов в 1996 г., «ТИНРО» в Беринговом море в 2002 г., «Профессор Кагановский» в Охотском море в 2003 г., а также наши ранее неопубликованные материалы.

На основании данных, содержащихся в перечисленных источниках, определили значения диапазонов обычных глубин и термических условий обитания камбал в разные сезоны года. Таким образом получили наиболее общую характеристику условий среды обитания видов в различных районах.

Положительной стороной исследования батиметрического распределения камбал с помощью анализа динамики границ диапазонов их встречаемости является возможность привлечения большого массива данных из многих литературных источников. Однако такой анализ имеет и крупный недостаток. В данном случае вырабатывается лишь наиболее общее представление о распределении видов без учета сезонных и пространственных изменений плотности их популяций в пределах местообитаний.

Информация о плотности популяций камбал и ее динамике представлена в отечественных и зарубежных источниках в гораздо меньшем объеме. Кроме того, как уже говорилось ранее, она является очень разнородной. Разные авторы оценивают плотность популяций камбал в различных по-

казателях: в единицах биомассы (численности) на промысловое усилие, либо на площадь облова, либо как долю суммарного улова на усилие в исследуемом батиметрическом или термическом диапазоне и т. п. Количественный анализ данных, необходимый для решения поставленной нами задачи, требует унификации существующего материала, оценки плотности популяций исследуемых видов в разные сезоны и в различных районах в строго определенной единице измерения. В качестве такой единицы использован показатель относительной плотности популяции в классовом интервале глубины и температуры воды в процентах к суммарному улову на усилие либо к численности (биомассе) рыб на единицу площади по всему диапазону соответствующего фактора среды. С этой целью выполнили необходимую количественную обработку всей имеющейся в нашем распоряжении информации. За классовый интервал глубины принято 50 м, а температуры воды — 0,5°C.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обобщив результаты зоогеографического анализа с данными по соотношению видов различных биотопических группировок, можно получить численную характеристику биотопической и зоогеографической структуры фауны камбалообразных рыб в разных районах дальневосточных морей (табл. 1). Выполненный анализ показал наличие четкой закономерности в изменении соотношения мелководных и глубоководных видов камбал по мере продвижения с юга на север. Так, суммарная доля прибрежных и сублиторальных видов, достигающая 69% от их общего числа на юге Японского моря, снижается до 17–21% в северных и восточных районах Берингова моря, в то время как доля элиторальных видов соответственно возрастает с 29 до 50%, а батилиторальных — с 2 до 29–39% (рис. 1, цв. вклейка). Если рассмотреть изменение зоогеографической структуры отдельных биотопических группировок камбал, можно проследить достаточно резкое снижение доли видов южного происхождения: тропическо-субтропических и субтропических, а также увеличение относительного числа широкобореальных, высоко- и арктическо-бореальных видов по мере продвижения с юга на север, в первую очередь среди прибрежных камбал. У сублиторальных видов этот процесс выглядит более сглаженным, в их фауне появляются промежуточные субтропическо-бореальные и низкобореальные виды, доля которых растет от южных к северным районам Японского моря. Еще более постепенно происходит изменение зоогеографической структу-

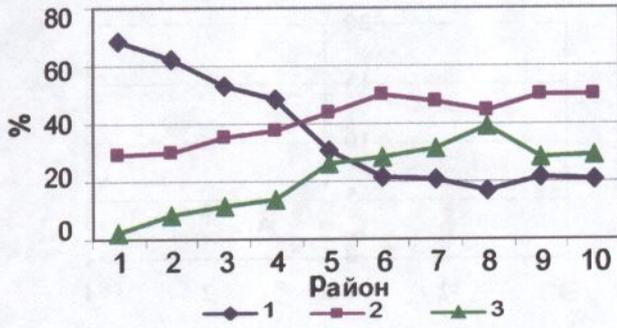


Рис. 1. Географическое изменение доли видов камбалообразных рыб (%) различных биотопических группировок: 1 — прибрежные и сублиторальные, 2 — элиторальные, 3 — батимальные. (Номера районов соответствуют табл. 1)



Рис. 2. Распределение видов камбал в усредненных границах обычных глубин обитания. 1 — мелководные стенобатные виды, 2 — эврибатные виды, 3 — глубоководные стенобатные виды

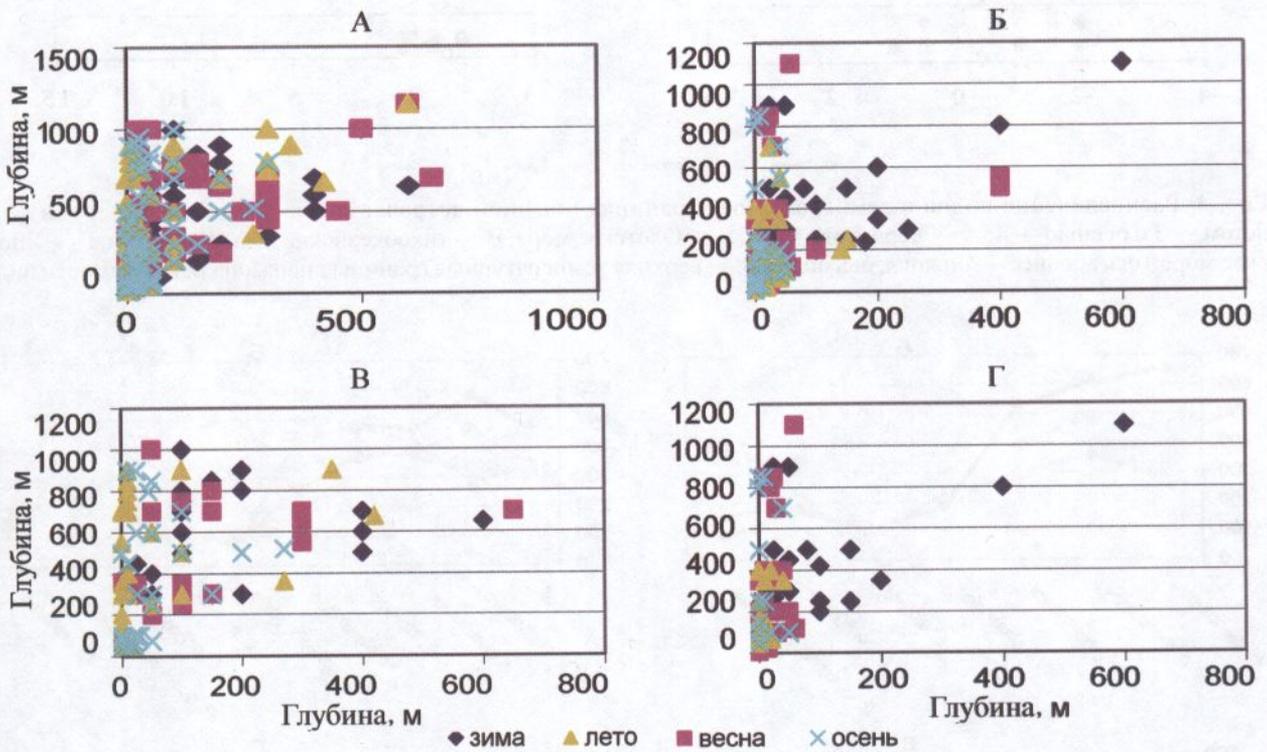


Рис. 3. Распределение видов в границах обычных глубин обитания: зимой — 1, весной — 2, летом — 3 и осенью — 4. А — северный регион (Чукотское и Берингово моря, тихоокеанские воды Камчатки и северных Курил, восточная и северная часть Охотского моря); Б — южный регион (южные Курилы, юго-западная часть Охотского моря, Японское море); В — Берингово море, Г — Японское море (по оси абсцисс — верхняя, по оси ординат — нижняя границы глубин обитания)

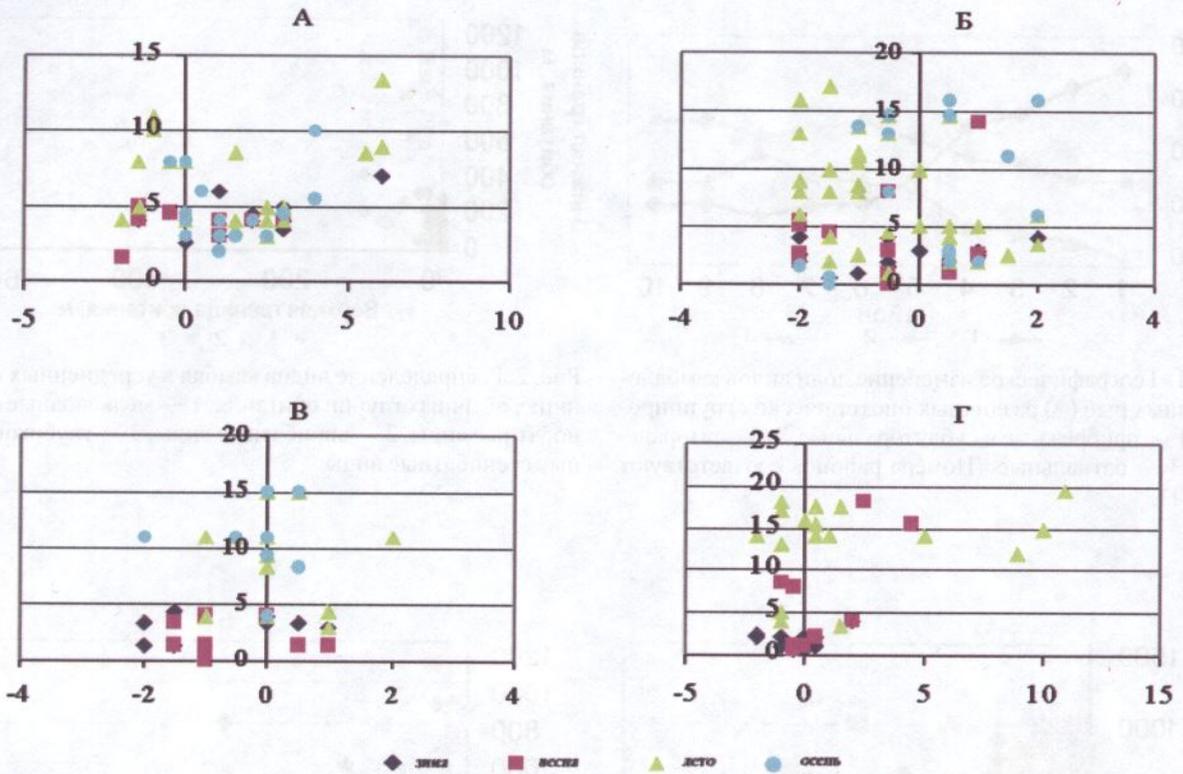


Рис. 4. Распределение видов в температурных границах обычной встречаемости зимой — 1, весной — 2, летом — 3 и осенью — 4; А — Берингово море, Б — Охотское море, В — тихоокеанские воды Камчатки, Г — Японское море (ось абсцисс — нижняя, ось ординат — верхняя температурные границы диапазона встречаемости вида)

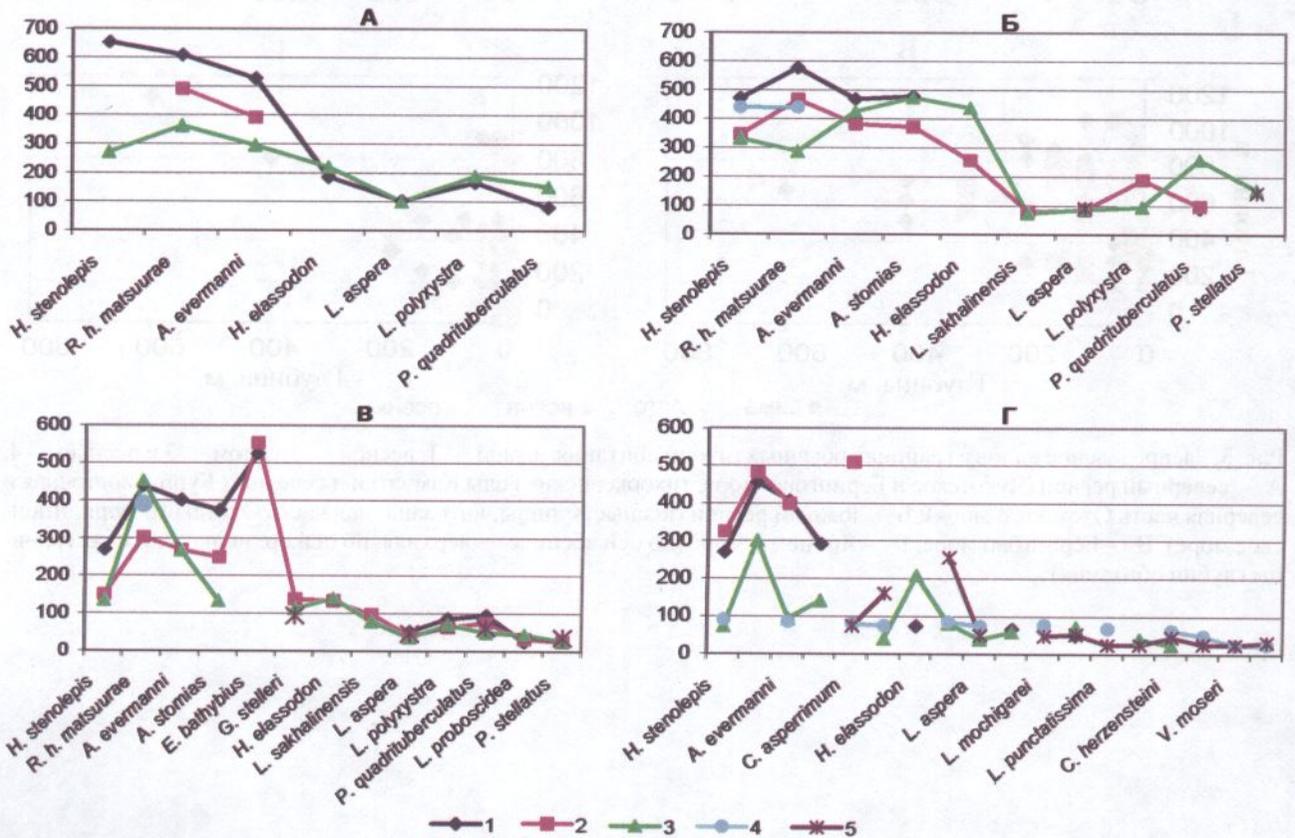


Рис. 5. Средние глубины обитания камбал в дальневосточных морях России: А — зима, Б — весна, В — лето, Г — осень; 1 — Берингово море, 2 — тихоокеанские воды Камчатки и северных Курил, 3 — Охотское море, 4 — южные Курилы, 5 — Японское море

Таблица 1. Биотопическая и зоогеографическая структура камбалообразных рыб дальневосточных морей России (Доля видов разных биотопических группировок — в % от числа видов в районе; доля видов разных зоогеографических типов — в % от числа видов данной биотопической группировки в данном районе)

Биотопические группировки и зоогеографические типы	Зоогеографические районы									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Прибрежная т-ст ст шб аб	13,7	8,1	5,9	3,4	8,7	7,1	10,5	5,6	7,1	
	57,1	33,3	50,0							
	42,9	66,7		100,0	50,0	100,0	50,0	100,0	100,0	
Сублиторальная т-ст ст ст-нб нб шб вб аб	54,9	54,1	47,1	44,8	21,7	14,3	10,5	11,1	14,3	20,8
	46,4	35,0	12,5							
	21,4	15,0	12,5	7,7						
	10,7	15,0	18,8	23,1						
	17,9	30,0	43,8	53,8	60,0					
		6,3	7,7	40,0	50,0	50,0	50,0	50,0	50,0	20,0
Элиторальная т-ст ст ст-нб нб шб вб аб	3,6	5,0	6,3	7,7	40,0	50,0	50,0	50,0	50,0	20,0
	29,4	29,7	35,3	37,9	43,5	50,0	47,4	44,4	50,0	50,0
	13,3	9,1	25,0							
	46,7	45,5	16,7							
	13,3	18,2	16,7	18,2	10,0	14,3	11,1	12,5	57,1	75,0
	13,3	18,2	25,0	18,2	20,0	57,1	55,6	50,0	12,5	8,3
6,7	9,1	16,7	36,4	40,0		11,1	25,0	14,3	16,7	
			9,1	10,0		22,2		28,6		
	6,7		18,2	20,0	28,6					
Верхнебатиальная шб	2,0	8,1	8,8	10,3	21,7	21,4	26,3	33,3	21,4	25,0
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Нижнебатиальная шб			2,9	3,4	4,3	7,1	5,3	5,6	7,1	4,2
			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Число видов	51	37	34	29	23	14	19	18	14	24

Примечания. 1. Обозначения районов: 1 — южная часть Японского моря; 2 — восточная часть Японского моря; 3 — японские воды о. Хоккайдо и западная часть Японского моря; 4 — северная часть Японского и юго-западная часть Охотского морей; 5 — воды восточного Сахалина, средних и северных Курильских островов; 6 — северная часть Охотского моря; 7 — воды п-ова Камчатка; 8 — западная часть Берингова моря; 9 — северная часть Берингова моря; 10 — восточная часть Берингова моря и воды Алеутских островов.

2. Обозначения зоогеографических типов: т-ст — тропическо-субтропический, ст — субтропический, нб — низкорейальный, шб — широкобореальный, вб — высокобореальный, аб — арктическо-бореальный.

ры внутри элиторальной группировки. Низкобореальные виды встречаются здесь начиная с юга Японского вплоть до западной части Берингова моря, а доля высокобореальных и арктическо-бореальных видов на севере значительно ниже, чем у сублиторальных и в особенности прибрежных рыб. И, наконец, среди батимальных видов никаких аналогичных изменений структуры не происходит. На всей исследованной акватории эта группировка представлена широкобореальной фауной. Таким образом, наблюдается хорошо выраженный механизм адаптации фауны камбал к суровым условиям верхних горизонтов моря в северных частях акватории. По мере продвижения с юга на север камбалы осваивают более глубоководные местообитания с относительно стабильными условиями среды. Естественно, что среди мелководных видов на севере остаются лишь приспособившиеся к суровым условиям представители высокобореальной и арктическо-бореальной фауны. Группа наиболее глубоководных камбал, обитающих в стабильных условиях среды, в подобных изменениях структуры не нуждается.

Выявленная закономерность подразумевает, что наиболее широким распространением должны обладать виды камбал, обитающие преимущественно на достаточно больших глубинах. Фактический материал подтверждает это заключение. Так, наименее протяженные ареалы в пределах дальневосточных морей, омывающих Россию, характерны для прибрежных видов, а среди 13 наиболее широко распространенных камбал 7 относятся к элиторальной биотопической группировке, 4 — к батимальной и лишь 2 — к сублиторальной.

Весь рассматриваемый комплекс дальневосточных камбал в самом общем виде довольно хорошо дифференцируется на три группы по усредненным диапазонам глубин (рис. 2, цв. вклейка).

К первой самой многочисленной группе относятся мелководные стенобатные виды, обитающие в основном в диапазоне от поверхности до 400 м. Эта группа включает в себя практически все виды семейств Paralichthidae, Citaridae, Bothidae, Soleidae и Cynoglossidae, обитающие на юге и востоке Японского моря, и большинство камбал сем. Pleuronectidae, в том числе и несколько приамериканских, таких как английская камбала (*Parophrys vetula*), чешуйчато-плавниковая камбала (*Isopsetta isolepis*), камбала Джордана (*Eopsetta jordani*). Сюда входят виды разных биотопических группировок камбал: прибрежной, сублиторальной и элиторальной, поэтому их стенобатность следует признать относительной.

Во вторую группу входят эврибатные виды, занимающие обширный диапазон глубин (от мелководья до 1000 и более метров). Это батимальные камбалы сем. Pleuronectidae, такие как палтусы и тихоокеанский малорот *Microstomus pacificus*, а также несколько элиторальных видов: южная и узкозубая палтусовидные камбалы (*Hippoglossoides dubius*, *Hippoglossoides elassodon*), колючая камбала (*Acanthopsetta nadeshnyi*) и два малорота: Стеллера и дальневосточный (*Glyptocephalus stelleri* и *Microstomus achne*).

И, наконец третья группа, к которой можно отнести относительно стенобатные глубоководные виды, предпочитающим глубины более 400 м — это два батимальных вида камбал: *Clidoderma asperimum* и *Embassichthys bathybius*.

Для того чтобы получить общее представление о распределении и сезонных миграциях камбал в различных районах дальневосточных морей, расположили весь набор их видов, как совокупности точек в системе координат, где по оси абсцисс отложены значения верхней батиметрической границы обычной встречаемости вида, а по оси ординат — нижней границы (рис. 3, цв. вклейка).

Анализ имеющихся данных показал, что камбалы, обитающие в северных и южных районах дальневосточных морей, довольно существенно различаются особенностями сезонного распределения. Весеннее батиметрическое распределение камбал из Берингова моря, вод восточной и западной Камчатки, а также северных Курильских островов мало чем отличается от зимнего: области разброса точек, характеризующих границы глубин обитания большинства видов в эти сезоны, практически полностью перекрываются, и плотность разброса этих точек визуальнo не меняется (рис. 3А, цв. вклейка). Точки, обозначающие летние диапазоны глубин обитания большинства видов, смещаются вдоль оси абсцисс к ее началу по сравнению с точками зимнего и весеннего распределения, в то время как относительно оси ординат никакого их перемещения практически не заметно. Наиболее плотно эти точки концентрируются вдоль оси ординат в области, близкой к началу оси абсцисс. Происходит, таким образом, горизонтальное смещение точек. Похожее распределение характерно и для точек, обозначающих осеннее распределение видов, однако в этом случае уже наблюдается обратное горизонтальное смещение.

В отношении камбал южного региона — вод южных Курил, юго-восточной части Охотского

моря и Японского моря — отмечается иная картина. Довольно хорошо заметно горизонтальное смещение точек, обозначающих весеннее распределение видов, по сравнению с зимним (рис. 3Б, цв. вклейка). Точки, характеризующие летнее и осеннее распределение камбал по глубинам, концентрируются в начале обеих координат. В данном случае в целом наблюдается хорошо выраженное диагональное смещение точек. Особенно хорошо выражено аналогичное различие в динамике сезонного распределения северной и южной фауны камбал при сравнении крайних областей их общего ареала: Берингова и Японского морей (рис. 3В, Г, цв. вклейка).

Интерпретировать полученную картину можно следующим образом. Как известно из многочисленных вышеприведенных источников, практически у всех видов камбал северной части Тихого океана наблюдаются хорошо выраженные миграции от мест зимовки в сторону мелководья весной, распределение их в относительно мелководных районах летом и начало миграции в более глубокие воды для зимовки осенью. Однако, как свидетельствуют данные, приведенные на рис. 3, у большинства камбал, обитающих в перечисленных выше северных районах дальневосточных морей, весенняя миграция в сторону мелководья начинается сравнительно поздно. Связано это с более поздним наступлением весны на севере. Весеннее батиметрическое распределение представителей северной фауны очень сходно с зимним. Летом у многих камбал северных районов происходит значительное смещение верхней границы глубин обитания в сторону мелководья при относительно постоянном расположении нижней границы. Главным образом это относится к батимальным, глубоководным видам. Следовательно, батиметрический диапазон обитания северной фауны камбал летом значительно расширяется. Следует иметь в виду, что в составе этой фауны доля относительно глубоководных и эврибатных видов выше, чем на юге.

В комплексе южных камбал, многие из которых относятся к прибрежным и сублиторальным стенобатным видам, весенняя миграция начинается раньше. Весной происходит расширение батиметрического диапазона обитания рыб за счет смещения его верхней границы в сторону мелководья, поэтому весеннее распределение южных камбал похоже на летнее распределение северных. Однако летом в сторону меньших глубин смещается и нижняя граница глубин их обитания и предпочитаемый этими рыбами диапазон распределения вновь становится более узким.

Таким образом, для северной и южной фаунистических группировок камбал дальневосточных морей свойственна хорошо выраженная специфичность сезонной динамики распределения составляющих их видов. Разумеется, выявленная закономерность является наиболее типичной для фаунистических комплексов в целом, и в каждом случае могут быть исключения из общей тенденции.

Анализ, подобный изложенному выше, выполнен и в отношении распределения камбал в зависимости от температуры воды в местах обитания. Распределение видов в границах температурного диапазона в разные сезоны показано в виде соответствующих точек в системе координат, где по оси абсцисс отложена нижняя температурная граница обычной встречаемости вида, а по оси ординат — верхняя (рис. 4, цв. вклейка).

Рассуждая таким же образом, как и при рассмотрении батиметрического распределения рыб, можно сделать заключение, что в Беринговом и Охотском морях, а также в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курил от зимы к лету расширяется температурный диапазон встречаемости видов за счет повышения верхней температурной границы в местах их обитания. Вследствие прогревания воды камбалы осваивают новые районы с более высокими термическими условиями, не покидая, однако, совсем места с низкой и даже отрицательной температурой воды. На рисунке 4А, Б, В (цв. вклейка) это отражается вертикальным смещением вдоль оси ординат точек, обозначающих летнее распределение, по отношению к точкам, характеризующим зимнее термическое условия обитания видов. На рис. 4А (цв. вклейка) обозначается также и осеннее снижение верхней температурной границы распределения камбал. В Японском море, хотя и в меньшей степени, чем в отношении глубинного распределения, заметно изменение как верхней, так и нижней термической границы местообитаний видов весной и летом, что выражается диагональным смещением соответствующих точек (рис. 4Г, цв. вклейка).

Таким образом, принципиальные особенности батиметрического распределения и сезонных миграций камбал в северном и южном регионах сохраняются и по отношению к термическим условиям. На севере камбалы расширяют температурный диапазон своего обитания, осваивая более тепловодные участки, но и не уходя полностью из холодных вод, а большая часть южных представителей камбалообразных старается избегать вод с отрицательной температурой воды в теплое время года.

На основании анализа динамики плотности популяций в связи с глубиной и температурным диапазоном обитания можно выполнить достаточно тщательный и глубокий анализ распределения камбал в зависимости от двух исследуемых условий среды.

На первом этапе такого анализа рассмотрели изменение средней глубины обитания одних и тех же видов в зависимости от района (рис. 5, цв. вклейка). Достаточно хорошо прослеживается тенденция уменьшения средней глубины обитания по мере продвижения с севера на юг у батимальных камбал, к которым относятся палтусы. Зимой наиболее глубоководные районы занимают палтусы Берингова моря. Эти же виды из тихоокеанских вод Камчатки и северных Курил держатся на меньших глубинах и на еще меньших глубинах встречаются палтусы Охотского моря (рис. 5А, цв. вклейка). Весной эта тенденция несколько нарушается. Как и в зимний период, предпочтение наиболее глубоководных местообитаний характерно для берингоморских палтусов, затем для белокорого (*Hippoglossus stenolepis*) и черного (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) палтусов восточной Камчатки и северных Курил, а также стрелозубых палтусов рода *Atheresthes* Охотского моря. Однако в водах южных Курил белокорый и черный палтусы предпочитают более значительные глубины, чем в Охотском море, у восточной Камчатки и северных Курильских островов (рис. 5Б, цв. вклейка). Возможно, это связано с какими-либо особенностями весенней миграции этих рыб. П.А. Моисеев (1953) относит к причинам предпочтения некоторыми камбалами более значительных глубин у южных Курил, по сравнению с северными районами, высокую степень прогревания верхних слоев воды в южнокурильском районе, что является неблагоприятным фактором для бореальных видов.

Летом у палтусов, а также у элиторального *G. stelleri* сохраняется закономерность, выражающаяся в уменьшении средней глубины обитания в южных районах по сравнению с более северными (рис. 5В, цв. вклейка). Осенью эта же закономерность в общем виде характерна для палтусов и для батимальной камбалы *C. asperrium*, хотя у белокорого и черного палтусов глубина основных концентраций у восточной Камчатки и северных Курил несколько выше, чем в Беринговом море (рис. 5Г, цв. вклейка).

У других исследованных видов, камбал, к которым относится большинство элиторальных и субэлиторальных видов достаточно выраженной

тенденции изменения средней глубины обитания в зависимости от географического положения не наблюдается (рис. 5, цв. вклейка). В некоторой степени исключением является лишь четырехбугорчатая камбала (*Pleuronectes quadrituberculatus*). Летом средняя глубина её обитания в Беринговом море равна 94,5 м, у восточной Камчатки и северных Курил — 75,5 м, в Охотском море — 50,3 м, в Японском море — 61,9 м.

Таким образом, предпочтение более глубоководных местообитаний в северной части ареала по сравнению с южной свойственно не только фауне камбал в целом, но и некоторым общим для этих районов видам, главным образом — глубоководным.

Следующий этап сравнительного анализа батиметрического распределения камбал включает в себя выявление групп, состоящих из сходных по исследуемой характеристике видов и возможную классификацию типов распределения этих рыб. Очевидно, что разные виды могут различаться между собой широтой батиметрического и термического диапазона встречаемости, вертикальной локализацией местообитаний, а также распределением плотности популяций в границах факторов среды обитания. Для решения поставленной задачи использован кластерный анализ, позволивший дифференцировать виды камбал по двум параметрам: 1 — вертикальная локализация диапазонов встречаемости и их широта применительно к батиметрическому распределению; локализация на температурной шкале и широте температурного диапазона встречаемости применительно к термическому распределению; 2 — изменение относительной плотности популяции внутри этих диапазонов.

В качестве индексов сходства распределения видов по глубине и температуре воды использован показатель, рассчитанный как

$$S = \sum P_{min} \times f;$$

где  $S$  — индекс сходства,  $P_{min}$  — минимальная относительная плотность популяции (%) в идентичных классовых интервалах фактора среды у двух сравниваемых видов;  $f$  — доля диапазона перекрывания глубин или температур воды (доля ед.) в общем для обоих сравниваемых видов диапазоне среды обитания.

Таким образом, рассчитанный индекс учитывает как относительное положение и широту диапазонов встречаемости у исследуемых видов, так и относительную плотность их популяций в области совместного обитания.

К сожалению, мы не располагаем соответствующими данными по всем видам камбал, обитающим в тех или иных районах исследований. В разные сезоны и в разных морях необходимая информация неравноценна по объему, поэтому приводится описание распределения только тех видов, данные по которым были достаточно репрезентативны.

Выполненные расчеты позволили установить, что зимой в Беринговом море обособлены две группы камбал, объединяющие сходные по батиметрическому распределению виды (рис. 6А). К одной из этих групп относятся все четыре вида палтусов: *H. stenolepis*, *R. h. matsurae*, *Atheresthes evermanni* и *Atheresthes stomias*. Другую группу составляют камбалы, зимующие на меньших глубинах: *L. aspera*, *H. elassodon*, *P. quadrituberculatus* и *Lepidopsetta polyxystra*.

Весной палтусы также составляют компактную группу по батиметрическому распределению, а у четырехбугорчатой камбалы оно значительно отличается (рис. 6Б).

Наличие более значительного объема информации по летнему распределению камбал в Беринговом море позволяет сравнить батиметрическое распределение достаточно большого количества видов.

Весь исследованный их комплекс дифференцируется на две крупные группы, которые подразделяются, в свою очередь, на более мелкие (рис. 6В). Одну из этих групп образуют батимальные виды: палтусы, глубоководная камбала и элиторальный длинноперый малорот. Два последних вида значительно отличаются по глубинному распределению как от видов своей группы, так и друг от друга. В другую крупную ветвь входят элиторальные камбалы *H. elassodon* и *Hippoglossoides robustus*, образующие обособленную подгруппу внутри группы; *L. polyxystra* и *P. quadrituberculatus*, составляющие такую же внутреннюю подгруппу, а также *L. aspera* и сублиторальный вид *L. proboscidea*. Два последних вида обитают на самых малых глубинах по сравнению с другими камбалами, поэтому сильно отличаются от других по распределению.

Принцип разделения берингоморских камбал по батиметрическому распределению на две основные группы сохраняется и осенью (рис. 6Г). Наиболее высокие концентрации в близких диапазонах глубин, с одной стороны, образуют палтусы, а с другой — камбалы (*H. elassodon*, *L. polyxystra* и *P. quadrituberculatus*).

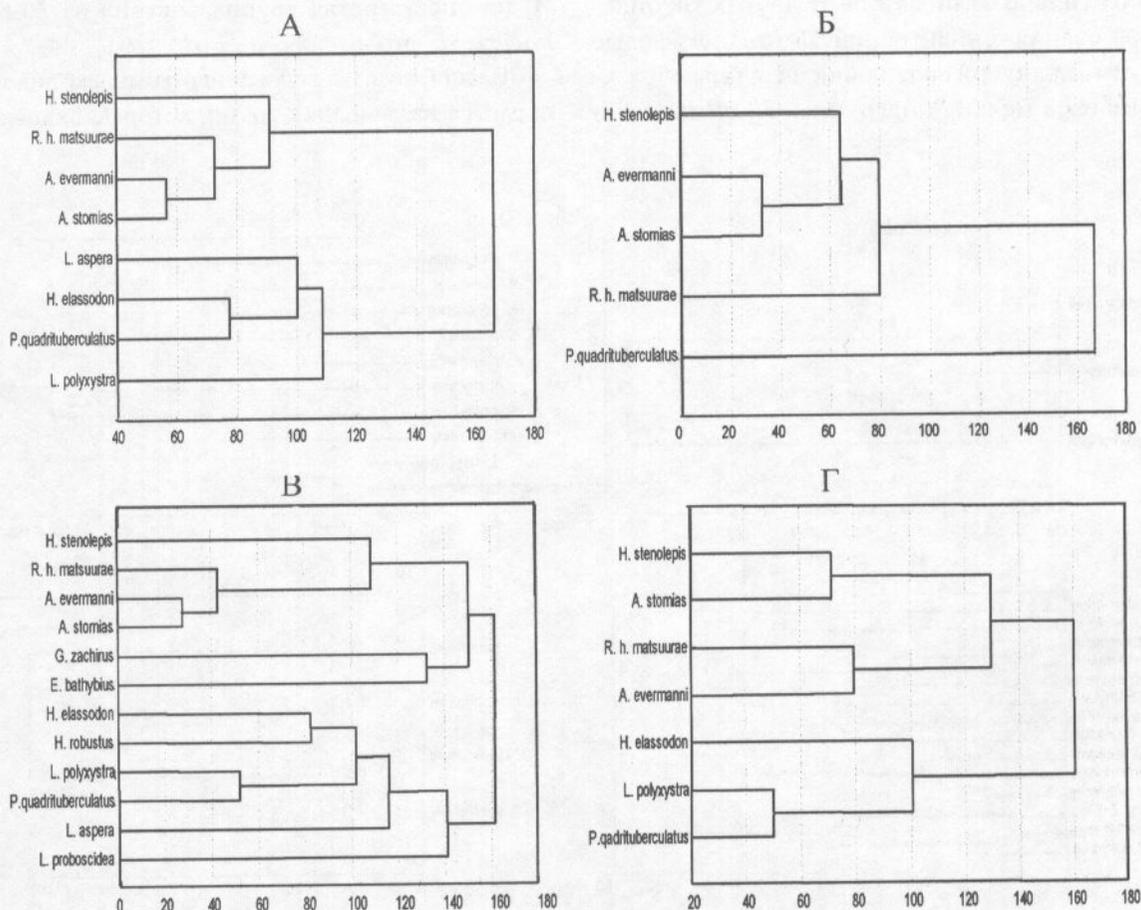


Рис. 6. Дендрограммы сходства распределения камбал по глубинам в Беринговом море: А — зима, Б — весна, В — лето, Г — осень

В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов камбалы также образуют две главные группы по сходству батиметрического распределения: глубоководных видов и видов, обитающих в теплое время года преимущественно на шельфе. Среди палтусов наиболее близки по диапазону глубин обитания черный и азиатский стрелозубый. Во все времена года они образуют или входят в отдельную ветвь в группу глубоководных видов (рис. 7). Зимой, летом и осенью довольно близка к этим видам по батиметрическому распределению бородавчатая камбала (рис. 7А, 7В, 7Г), также относящаяся к батимальным видам. В группе глубоководных камбал наиболее специфическим, отличным от других распределением в этом районе, обладают белокорый, американский стрелозубый палтусы и глубоководная камбала (рис. 7Б, 7В, 7Г). Весной, во время миграции, по всей видимости, происходит существенное перекрытие диапазонов глубин встречаемости глубоководных и элиторальных камбал (*H. elassodon* и *L. polyxystra*). Наиболее близким к ним по распределению оказывается белокорый палтус (рис. 7Б). Сахалинская (*Limanda sakhalinensis*), желтоперая (*L. aspera*) и четырехбугорчатая (*P. quadrituberculatus*) камбалы сильно отличаются от других глубинами образования концентраций. Летом шельфовые виды камбал внутри своей общей группы образуют три более мелкие подгруппы. *H. elassodon* и

*G. stelleri* — самые глубоководные в данной группе виды демонстрируют и наиболее отличающееся от других видов распределение. Диапазоны глубин обитания и распределение плотности популяций у *L. sakhalinensis*, *L. polyxystra* и *P. quadrituberculatus* довольно близки. В третьей подгруппе наиболее сходно распределение у двух сублиторальных видов — *L. proboscidea* и *P. stellatus*, а у элиторальной *L. aspera* оно несколько отличается (рис. 7В).

В Охотском море в зимний и весенний сезоны дифференциация камбал по особенностям их батиметрического распределения носит более сложный характер по сравнению ранее указанными районами. Зимой в этом водоеме из числа исследованных видов формируются три группы камбал. Одна из них образована палтусами, причем в данном районе более близкое сходство распределения наблюдается у *H. stenolepis* и *A. evermanni*. Диапазон глубин обитания и распределение плотности популяции *R. h. matsuurae* довольно хорошо отличается от аналогичных показателей этих двух видов, а также других камбал (рис. 8А). Другой комплекс видов с более или менее похожим распределением по глубинам образуют *H. elassodon*, *P. quadrituberculatus*, *P. stellatus* и *L. polyxystra*. И, наконец, третья группа состоит из *L. sakhalinensis*, *L. proboscidea* и *L. aspera*.

Весной весь исследованный комплекс видов распадается на 5 мелких групп, которые включают в

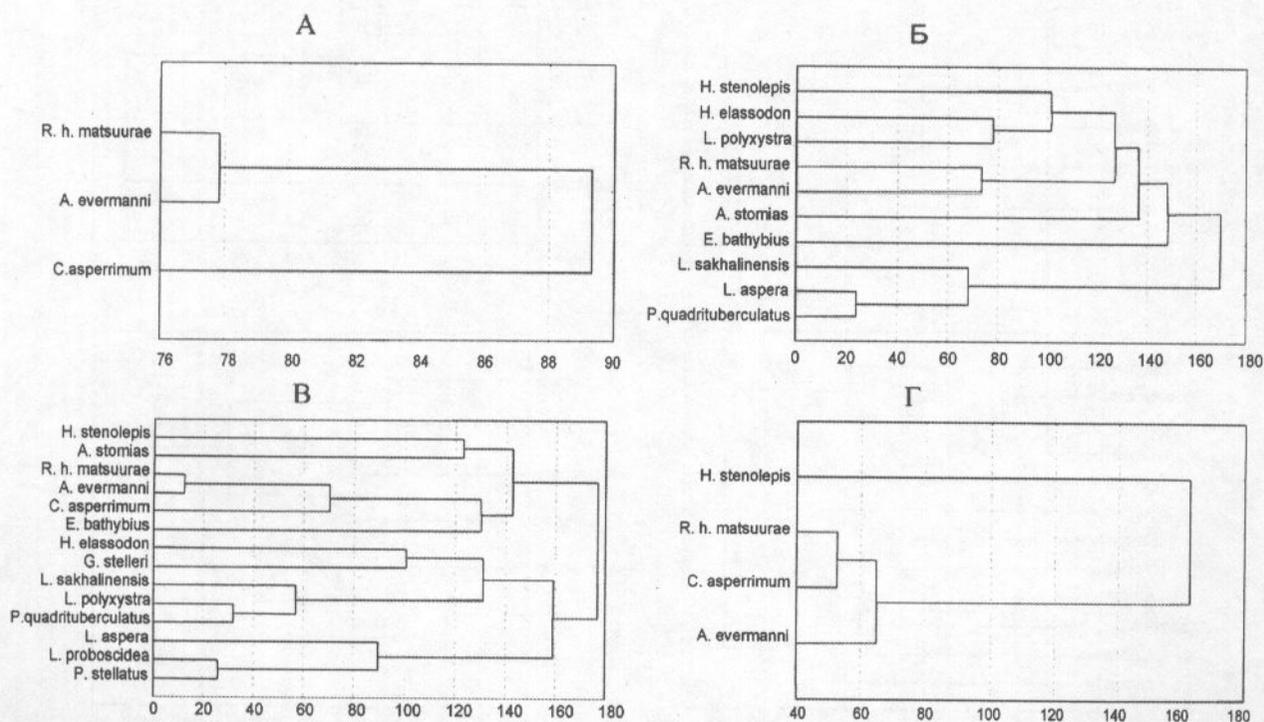


Рис. 7. Дендрограммы сходства распределения камбал по глубинам в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курил: А — зима, Б — весна, В — лето, Г — осень

себя: 1 — *H. stenolepis* и *H. elassodon*, 2 — *R. h. matsuurae* и *P. quadrituberculatus*, 3 — *L. polyxystra* и *P. stellatus*, 4 — *A. evermanni*, *C. asperrimum* и *A. stomias*, 5 — *L. sakhalinensis*, *L. proboscidea* и *L. aspera* (рис. 8Б). Как можно заметить, в данном районе, так же как и в предшествующем, во время весенней миграции имеет место определенное перекрывание диапазонов обитания у более и менее глубоководных видов (в 1-й, 2-й, 3-й и 5-й группах).

Летом в Охотском море у камбал происходит довольно четкое разделение местообитаний по глубинам. Хорошо подразделяются три крупные группы камбал: 1 — глубоководные палтусы (за исключением американского стрелозубого) и камбалы *G. stelleri*; 2 — элиторальные, предпочитающие сравнительно большие глубины *H. elassodon*, *L. sakhalinensis*, *L. polyxystra* и примкнувшей к ним *A. stomias* и 3 — более мелководные элиторальные *L. aspera* и *P. quadrituberculatus*, а также сублиторальные *L. proboscidea* и *P. stellatus*. Последние две пары видов образуют свои подгруппы внутри группы (рис. 8В).

Осенью с началом миграции на большие глубины происходит более дробная дифференциация видов по батиметрическому распределению, образование многих мелких батиметрических групп

и смешивание глубоководных и мелководных видов, как, например, *H. stenolepis*, *P. stellatus* и *Cleistenes herzensteini*; *L. aspera* и *G. stelleri* (рис. 8Г).

Материал для кластерного анализа по камбалам южных Курильских островов в достаточной степени представлен только для осеннего периода. Комплекс исследованных в этом районе видов разделяется на две сильно различающиеся по распределению группы, в одну из которых входят сублиторальные японская *Pseudopleuronectes yokohamae*, двухцветная *Kareius bicoloratus* и вераспер Мозера *Verasper moseri*, а другая распадается на ряд мелких кластеров, образованных одиннадцатью видами (рис. 9). Они образуют группы камбал, близких по батиметрическому распределению в осенний период. Одну из этих групп образуют батимальные и элиторальные *H. stenolepis*, *A. evermanni*, *A. nadeshnyi* и *G. stelleri*, другую — менее глубоководные *C. herzensteini*, *Lepidopsetta mochigarei* и глубоководная бородавчатая камбала *C. asperrimum*, в третьей группе показывают очень близкое между собой распределение мелководная *L. aspera* и относительно глубоководный дальневосточный малорот *M. achne*, а четвертую группу составляют сублиторальные длиннорылая *Limanda punctatissima* и желтополосая *Pseudopleuronectes herzensteini*.

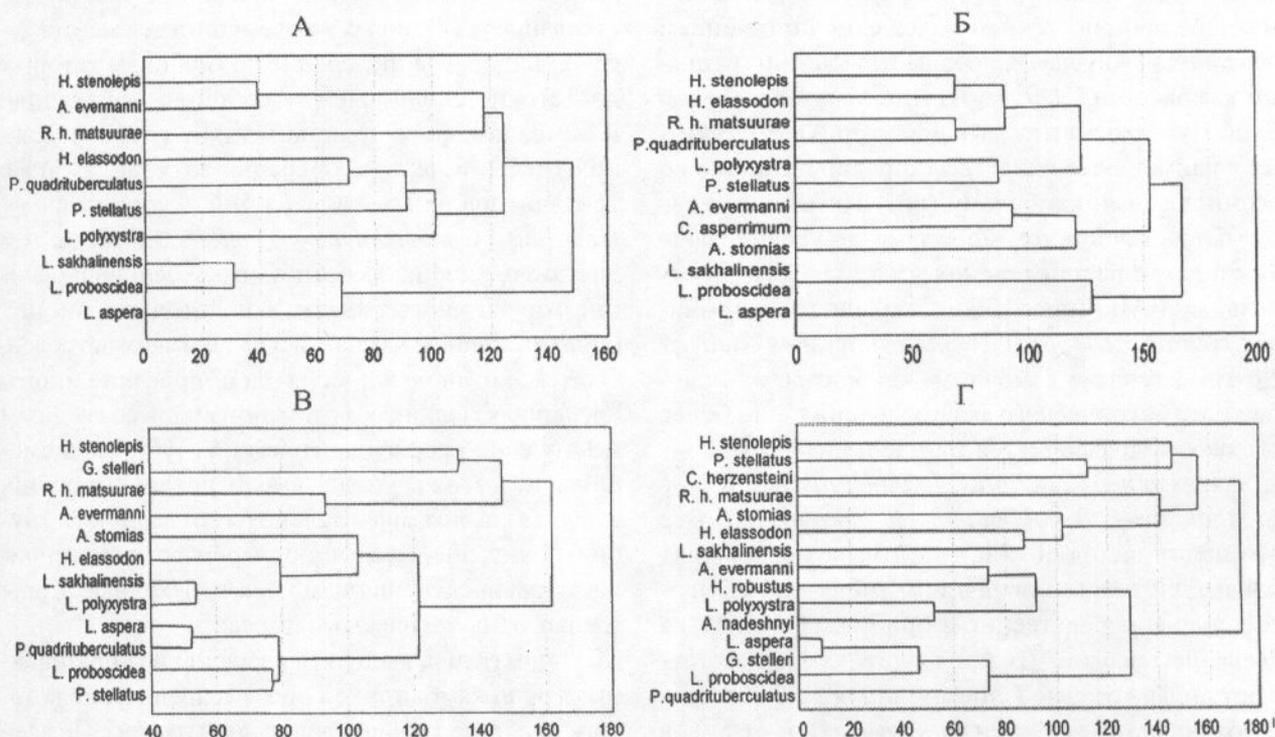


Рис. 8. Дендрограммы сходства распределения камбал по глубинам в Охотском море. А — зима, Б — весна, В — лето, Г — осень

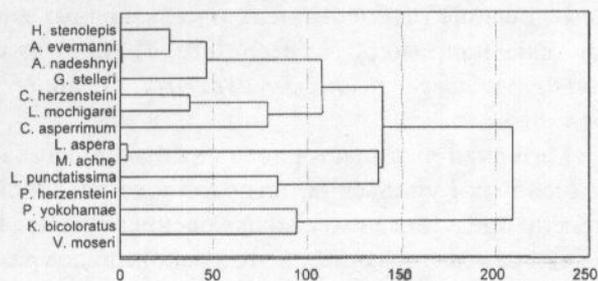


Рис. 9. Дендрограмма сходства распределения камбал по глубинам в водах южных Курильских островов осенью

Таким образом, так же как и в Охотском море, у южнокурильских камбал осенью наблюдается характерное образование большого числа батиметрических групп, которые нередко объединяют достаточно далекие по предпочитаемым в иное время глубинам обитания виды.

В Японском море зимой выделяются две батиметрические группы исследованных видов: 1 — элиторальные *H. dubius*, *G. stelleri* и *A. nadeshnyi*; 2 — сублиторальные *L. punctatissima* и *P. yokohamae* (рис. 10А).

В период весенней миграции изученные япономорские камбалы подразделяются по батиметрическому распределению на три группы: 1 — *Hippoglossoides dubius*, *A. nadeshnyi* и *G. stelleri* наиболее глубоководные в рассматриваемом комплексе; 2 — мелководные *L. punctatissima*, *P. yokohamae* и *P. herzensteini*; 3 — виды, обычно занимающие промежуточное положение по глубинам обитания между двумя предшествующими группами камбал — *C. herzensteini*, *L. aspera* и *P. stellatus*. Нужно отметить, что последний вид показывает наименьшее сходство по распределению со всеми другими камбалами (рис. 10Б).

Летом в Японском море заметно увеличивается сходство распределения у камбал внутри отдельных групп (рис. 10В). Сохраняется устойчивая группа: *H. dubius*, *A. nadeshnyi* и *G. stelleri*. Другой комплекс камбал, между которыми подобие батиметрического распределения еще более высоко, подразделяется на две подгруппы: 1 — *C. herzensteini*, *P. stellatus*, *L. punctatissima* и 2 — *L. mochigarei*, *P. yokohamae*, *P. herzensteini*. Все эти шесть видов обитают летом на мелководье, однако плотность популяций камбал второй подгруппы непосредственно в прибрежье несколько выше, чем первой. Третью группу камбал составляют виды, которые в достаточно большой степени отличаются как друг от друга, так и от видов других групп по распределению. Можно отметить, что практически вся популяция *Pleuronectes*

*pinnifasciatus* (полосатой камбалы) в летнее время сосредоточена на глубинах от 0 до 50 м; а — *L. aspera* в этом диапазоне составляет около 60% рыб. В Японском море плотность популяции *P. quadrituberculatus* на горизонтах 0–50 м и 50–100 м составляет в среднем — 24 и 76% соответственно.

Группа видов со сходным батиметрическим распределением, включающая в себя *H. dubius*, *G. stelleri* и *A. nadeshnyi*, сохраняется в Японском море и осенью (рис. 10Г). Вместе с тем в это время года в структуре батиметрического распределения других камбал происходят определенные изменения. Наблюдается различие между двумя близкими по распределению подгруппами камбал. В одну подгруппу по этому признаку объединяются *C. herzensteini*, *L. aspera*, *L. mochigarei* и *P. quadrituberculatus*, а в другую — *P. yokohamae*, *P. herzensteini*, *P. pinnifasciatus* и *P. stellatus*. В целом осенняя батиметрическая структура камбал в Японском море напоминает весеннюю. Кроме того, осенью отдельную ветвь составляют *L. punctatissima* и *V. moseri*, резко отличающиеся по распределению от других камбал. Основные концентрации этих камбал достаточно долгое время продолжают находиться в прибрежье на глубинах менее 50 м.

Таким образом, характеризуя структуру батиметрического распределения камбал в целом по дальневосточным морям, можно отметить существование устойчивых во времени ее элементов — групп видов, распределение по глубинам которых достаточно сходно между собой во все сезоны. К камбалам, формирующим такие группы, можно отнести в первую очередь палтусов, а также три элиторальных вида из Японского моря — *H. dubius*, *A. nadeshnyi* и *G. stelleri*. Вместе с тем достаточно хорошо заметно, что весенние и осенние миграции вызывают в некоторых районах (воды восточной Камчатки и Курильских островов, Охотское и Японское моря) формирование многочисленных мелких объединений видов со сходным между собой распределением по глубинам и смешивание в этих группах камбал, предпочитающих в другие сезоны значительно различающиеся глубины обитания. Все это подчеркивает неустойчивость распределения камбал в переходные этапы годового биологического цикла.

Мы попытались выделить в каждой из образованных групп камбал такой вид, распределение которого наиболее типично для данной группы. По всей видимости, к нему может быть отнесен вид, обладающий наиболее высоким средним индексом

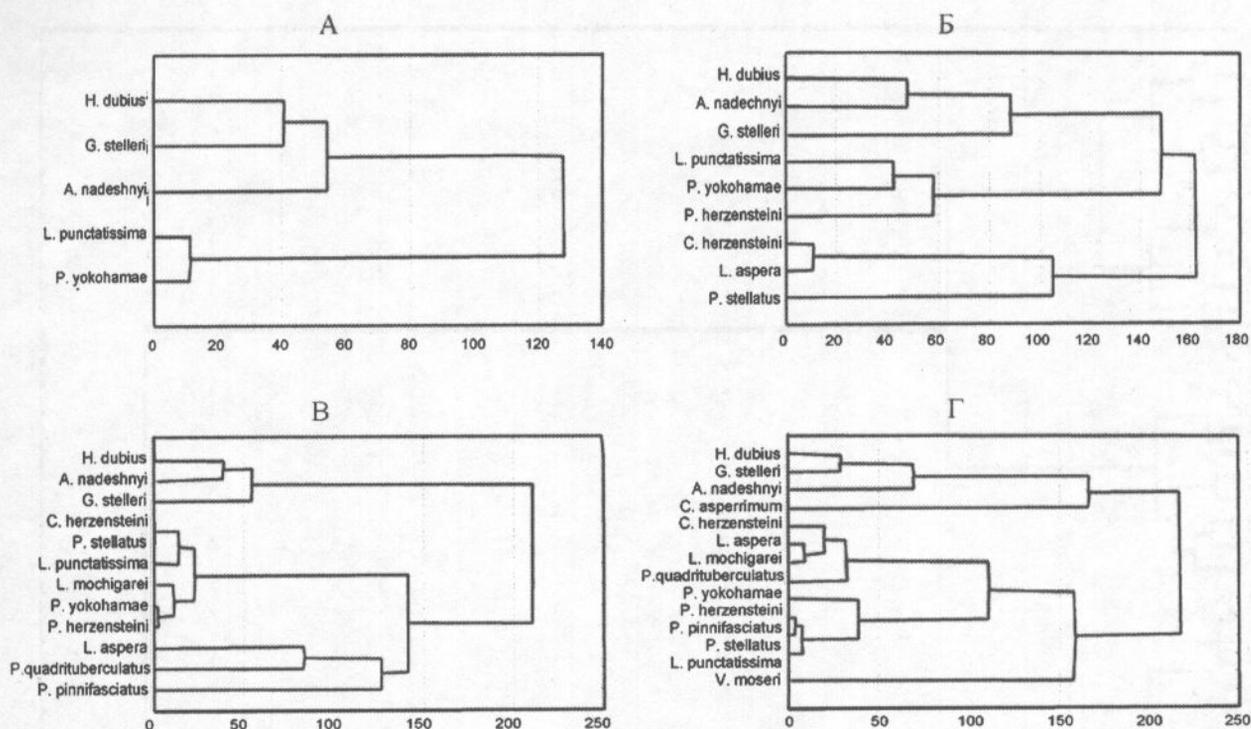


Рис. 10. Дендрограммы сходства распределения камбал по глубинам в Японском море: А — зима, Б — весна, В — лето, Г — осень.

сходства батиметрического распределения с остальными членами группы. Произведенные расчеты показали, что к камбалам, демонстрирующим таким образом наиболее типичное для своих групп распределение, могут быть отнесены следующие.

**В Беринговом море:** в зимний период — *A. evermanni* (1) и *H. elassodon* (2), весной — *A. stomias* (3) и *P. quadrituberculatus* (4), летом — *A. evermanni* (5), *L. polyxystra* (6) и *E. bathybiys* (7), осенью — *H. stenolepis* (8) и *L. polyxystra* (9).

**В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курил:** зимой — *R. h. matsuurae* (10), весной — *A. evermanni* (11), *H. elassodon* (12) и *L. aspera* (13), летом — *H. stenolepis* (14), *R. h. matsuurae* (15), *L. proboscidea* (16) и *P. quadrituberculatus* (17), осенью — *H. stenolepis* (18) и *R. h. matsuurae* (19).

**В районе южных Курил:** осенью — *A. evermanni* (20), *C. herzensteini* (21), *L. punctatissima* (22), и *V. moseri* (23).

**В Охотском море:** зимой — *H. stenolepis* (24), *L. proboscidea* (25) и *P. quadrituberculatus* (26), весной — *R. h. matsuurae* (27), *A. evermanni* (28), *L. proboscidea* (29) и *P. stellatus* (30), летом — *H. stenolepis* (31), *A. evermanni* (32), *L. polyxystra* (33) и *P. quadrituberculatus* (34), осенью — сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis* (35), *L. aspera* (36), *L. polyxystra* (37) и *P. stellatus* (38).

**В Японском море:** зимой — *H. dubius* (39) и *L. punctatissima* (40), весной — *H. dubius* (41),

*C. herzensteini* (42) и *L. punctatissima* (43), летом — *H. dubius* (44), *C. herzensteini* (45) и *L. aspera* (46), осенью — *H. dubius* (47), *L. aspera* (48), *L. punctatissima* (49) и *P. herzensteini* (50). В скобках представлены номера соответствующих видов для удобства построения следующей дендрограммы.

Применение кластерного анализа для изучения сравнительного батиметрического распределения вышеперечисленных видов, представляющих специфичные по этому признаку группы камбал, позволяет, по нашему мнению, выявить наиболее часто встречающиеся на акватории дальневосточных морей России типы распределения этих рыб. Для оценки сходства распределения в данном случае использовался индекс, рассчитанный как

$$I = [\sum \sqrt{(P_i \times P_j)}] \times f,$$

где *I* — индекс сходства распределения; *P<sub>i</sub>*, *P<sub>j</sub>* — значения относительной плотности популяций (%) в идентичных классовых интервалах распределения сравниваемых видов, *f* — доля диапазона перекрытия глубин (доля ед.) в общем для обоих сравниваемых видов диапазоне.

Дендрограмма сходства батиметрического распределения видов, наиболее типично характеризующих различные группы камбал, близких по этому признаку, изображена на рисунке 11. На ней

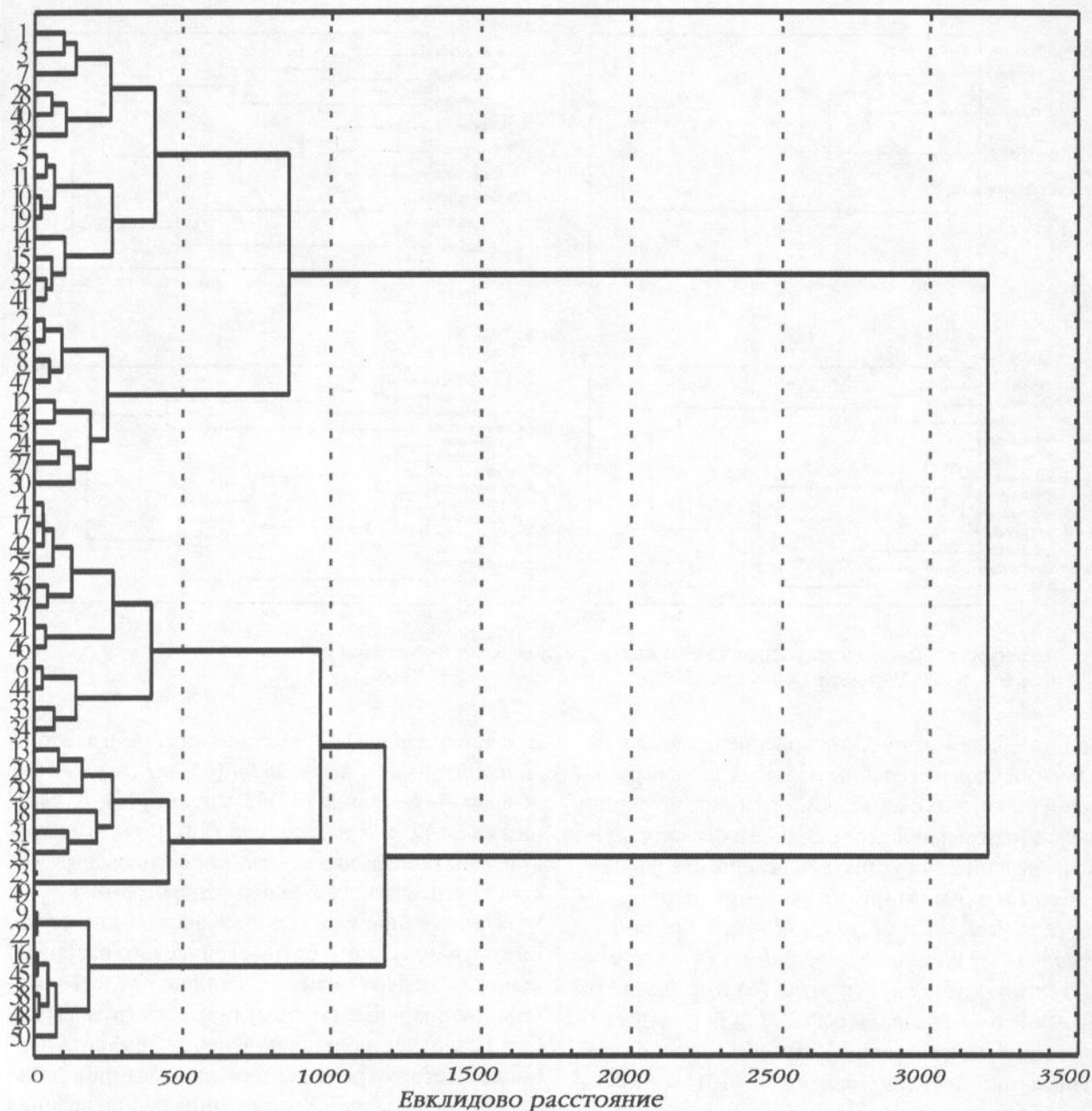


Рис. 11. Дендрограмма сходства видов с наиболее типичным батиметрическим распределением в пределах дальневосточных морей (номера видов приведены в тексте)

хорошо дифференцируются два крупных кластера, образованные, соответственно, двумя и тремя более мелкими. Последние кластеры включают в себя как минимум по два кластера более низкого порядка. Рассмотрение дальнейшего деления анализируемой иерархической структуры считаем нецелесообразным. Цифры, обозначающие виды на дендрограмме, соответствуют ранее приведенным в тексте.

На основании полученного результата предлагаем следующую модель типизации батиметрического распределения камбал в дальневосточных морях.

Существует два крупных класса батиметрического распределения камбал. К одному из них относится распределение, охватывающее обширный, а к другому — узкий батиметрические диапазоны. Внутри этих классов наиболее часто встречаются пять типов распределения рыб, каждый из которых включает в себя два подтипа (рис. 12–16).

Первый тип распределения характеризуется очень широким диапазоном глубин встречаемости вида — от менее 50 м до более чем 800–900 м. Относительные концентрации рыб невысоки и не превышают обычно 30% плотности популяций в от-

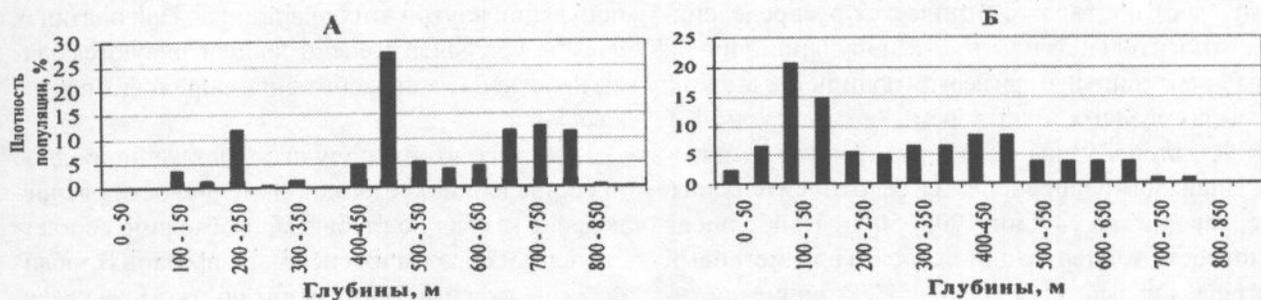


Рис. 12. Первый тип батиметрического распределения камбал: А — подтип 1-а, *A. evermanni*, Берингово море, зима; Б — подтип 1-б, *R. h. matsurae*, тихоокеанские воды Камчатки и северных Курил, лето

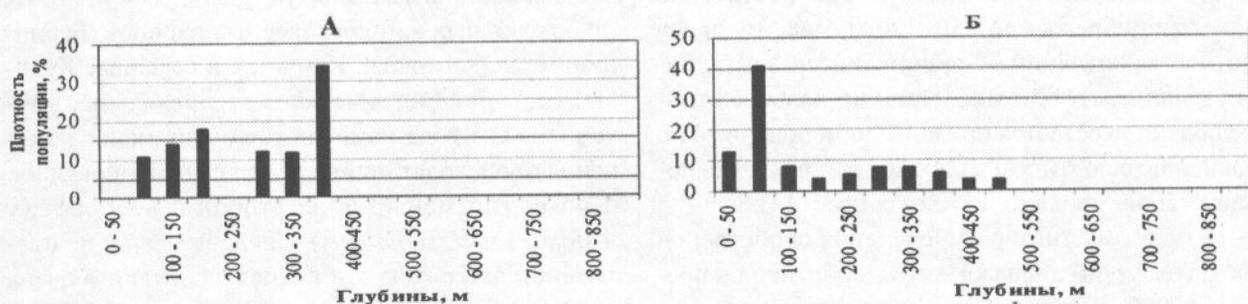


Рис. 13. Второй тип батиметрического распределения: А — подтип 2-а, *H. elassodon*, тихоокеанские воды Камчатки и северных Курил, весна; Б — *H. dubius*, Японское море, осень

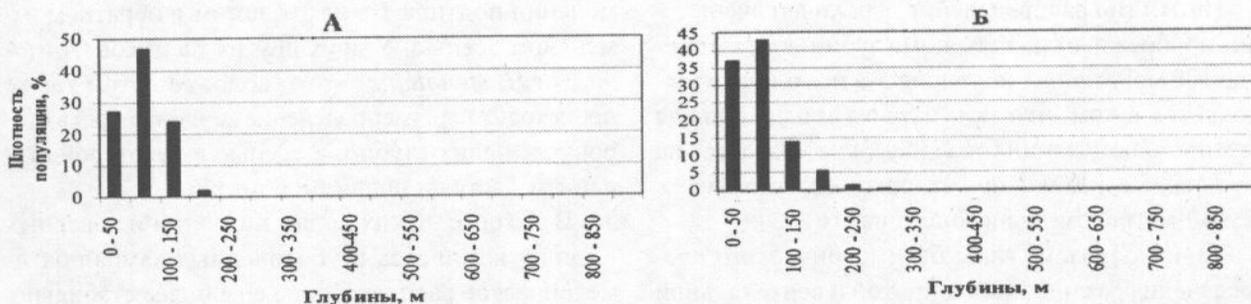


Рис. 14. Третий тип батиметрического распределения: А — подтип 3-а, *P. quadrituberculatus*, тихоокеанские воды Камчатки и северных Курил, лето; Б — подтип 3-б, *L. polyustra*, Охотское море, лето

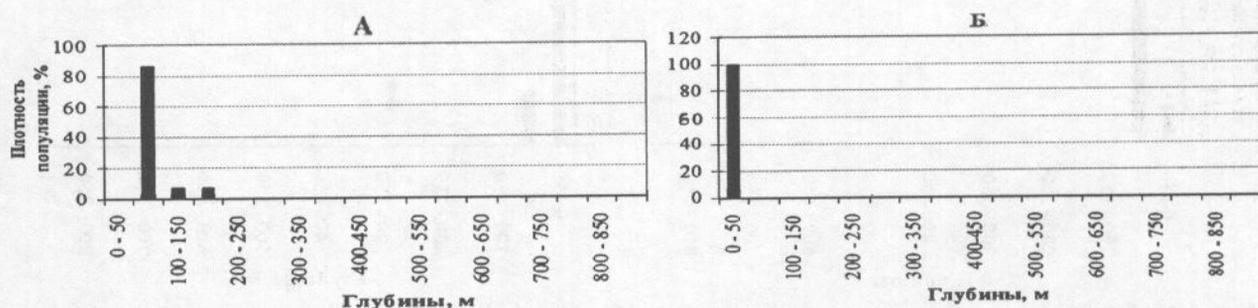


Рис. 15. Четвертый тип батиметрического распределения: А — подтип 4-а, *L. aspera*, тихоокеанские воды Камчатки и северных Курил, весна; Б — подтип 4-б, *L. punctatissima*, Японское море, осень

дельных 50-метровых классовых интервалах. Подтип 1-а от подтипа 1б отличается распределением относительной плотности популяции внутри диапазона обитания: при первом подтипе она выше на больших глубинах, а при втором — на малых (рис. 12).

Для второго типа характерен средний по широте диапазон распределения от относительного мелководья до глубин 400–550 м. Наибольшая плотность концентраций особей на 50-метровый интервал повышается до 35–45%. Отличие подтипа 2-а от подтипа 2б заключается в таком же, как и у первого типа, перераспределении плотности популяции (рис. 13).

При третьем типе распределения батиметрический диапазон встречаемости вида достаточно узок: от побережья до 250–300 м, максимальная плотность популяции на единицу интервала глубины увеличивается до 50%. Принципиальное отличие подтипов остается прежним: при подтипе б по сравнению с подтипом а плотность популяции повышается на меньших глубинах (рис. 14).

Четвертому типу распределения свойственен еще более узкий диапазон глубин обитания в пределах 0–200 м. Плотность популяции на горизонте 50–100 м возрастает до 80–90% при распределении подтипа 4-а, а при распределении подтипа 4-б все рыбы сосредоточены в прибрежье до глубины 50 м (рис. 15).

Пятый тип распределения ограничен очень узким прибрежным диапазоном глубин обитания от 0 до 100 м. Различие подтипов 5-а и 5-б также заключается в том, что при первом максимальная плотность популяции (около 80%) наблюдается на глубинах 50–100 м, а при втором — в самом верхнем 50-метровом диапазоне (рис. 16).

Таким образом, типы батиметрического распределения различаются шириной и вертикальной локализацией диапазонов глубин встречаемости

видов, а подтипы — распределением плотности популяций внутри этих диапазонов. При подтипах а рыбы в большей степени концентрируются ближе к нижней границе обитания, а при подтипах б — к верхней.

Для того чтобы получить достаточно полное представление о сезонной изменчивости распределения камбал по глубинам, необходимо соответствующим образом их систематизировать. В таблице 2 (цв. вклейка) обозначены подтипы распределения видов, для которых имеется информация по плотности популяций, в дальневосточных морях в разное время года.

Даже при беглом рассмотрении полученных данных хорошо заметно, что у палтусов и других глубоководных камбал северных районов (Берингово море, восточная Камчатка и северные Курилы) типы батиметрического распределения в течение всего года изменяются очень мало. Изменения происходят лишь на уровне подтипов, либо первый тип меняется на второй и наоборот (у *A. stomias* и *H. stenolepis*). Следовательно, на протяжении всего года эти камбалы обитают в очень широком батиметрическом диапазоне, а их сезонные миграции отражаются в основном на перераспределении плотности популяций относительно глубины. У берингоморских *R. h. matsuurae* и *A. evermanni* сезонные миграции выражены в изменении подтипа 1-а на 1-б летом и обратном изменении осенью. У двух других палтусов (*A. stomias* и *H. stenolepis*) этого водоема летом также происходит перераспределение концентраций в сторону меньших глубин, а осенью в некоторой степени сужается и диапазон обитания.

В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курил у комплекса глубоководных камбал батиметрическое распределение еще более стабильно. Сезонные миграции почти не выражены, практи-

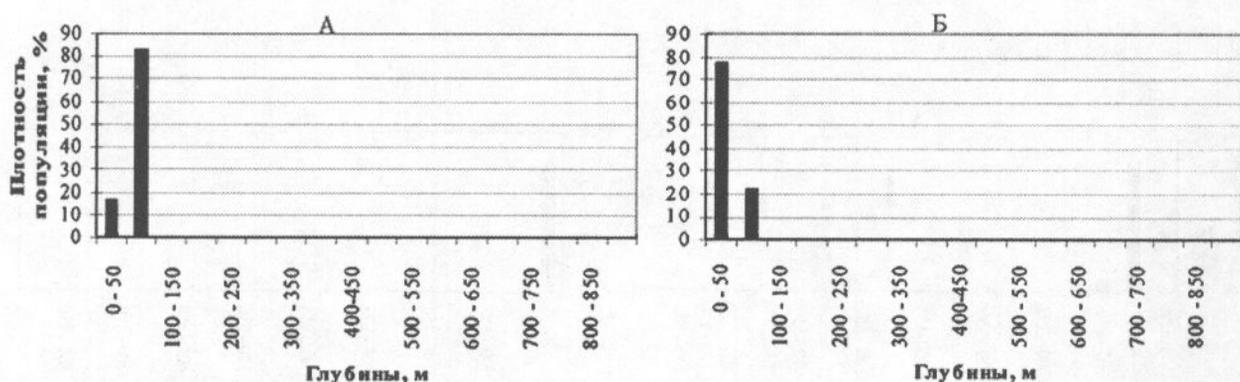


Рис. 16. Пятый тип батиметрического распределения. А — *L. polyxistra*, Берингово море, осень; Б — *C. herzensteini*, Японское море, лето

чески в течение всего года диапазон их встречаемости очень широк с некоторым увеличением плотности популяций в его верхней части (подтип 1-б). У относительно более мелководных среди других палтусов *A. stomias* и *H. stenolepis* нагульная миграция выражается летом в небольшом расширении диапазона встречаемости в глубину, что в определенной степени противоречит установившимся взглядам на миграции камбал. Возможно, это связано с недостаточностью информации по данному району.

В Охотском море сезонное перемещение глубоководных камбал в сторону мелководья выражено более четко. В особой степени это касается редко встречающегося здесь *A. stomias* и предпочитающего в теплое время года малые глубины *H. stenolepis*. У обоих видов наблюдается не только перераспределение плотности популяций, но и значительное уменьшение диапазона встречаемости. Летом и осенью эти рыбы сосредоточены в основном в мелководных районах в узких батиметрических горизонтах (типы распределения 4 и 5). Следует отметить, что описание распределения камбал в Охотском море касается и южной части данного водоема. У охотоморского *G. stelleri* осенняя миграция выражается в расширении батиметрического диапазона обитания в глубину.

Основные представители относительно глубоководных камбал в Японском море — *G. stelleri*, *H. dubius* и *A. nadeshnyi* демонстрируют наиболее хорошо выраженные сезонные миграции в сторону мелководья весной и летом и обратно — осенью. Зимой эти виды обитают в очень широком батиметрическом диапазоне, образуя более плотные концентрации рыб в его нижней части (подтип распределения 1-а), весной максимальная плотность их популяций перераспределяется в сторону верхней границы встречаемости (подтип 1-б), летом они сосредотачиваются в относительно узком диапазоне глубин до 250 м, концентрируясь главным образом в интервале от побережья до 100 м (подтип 3-б), а осенью начинают смещаться на более значительные глубины, в то время как их основные скопления некоторое время остаются в прежних районах (подтип 2-б).

Рассмотрим динамику батиметрического распределения группы относительно мелководных камбал, встречающихся в теплое время года почти исключительно в пределах шельфа.

В зимний период в Беринговом море такие виды, как *L. polyxystra*, *P. quadrituberculatus*, *H. ellassodon* и *L. aspera* занимают достаточно широкий диапазон глубин от менее 50 м до более

400 м, концентрируясь преимущественно в его верхней части (подтип распределения 2-б). Весной *P. quadrituberculatus* уходит из глубоководных районов, и основные ее скопления начинают отмечаться в горизонте 50–100 м, а нижняя граница ее обитания не превышает 200 м (подтип распределения 3-а). Летом плотность популяций указанных видов, а также у *L. proboscidea* и *H. robustus* наиболее высока в интервале глубин 0–100 м, а нижняя граница обитания не глубже 200–250 м (подтип распределения 3-б). Осенью три из перечисленных видов — *L. polyxystra*, *P. quadrituberculatus* и *H. ellassodon* практически полностью сосредотачиваются на мелководье до 100 м с наибольшими концентрациями в интервале 50–100 м (подтип 5-а).

Характеристику динамики распределения восточно-камчатских и северо-курильских камбал можно дать лишь для весенне-летнего периода в связи с отсутствием достаточно репрезентативных данных по другим сезонам. Весенне-летние миграции *L. polyxystra* и *H. ellassodon* выражаются в уменьшении глубины нижней границы встречаемости и соответствующем перераспределении основных концентраций в сторону мелководья в интервал от менее 50 до 100 м (подтип распределения 2-а меняется на 3-а). Основные изменения батиметрического распределения *L. aspera*, *P. quadrituberculatus* и *L. sakhalinensis* заключаются в миграции рыб в самые мелководные участки: от побережья до 50 м, вследствие чего у первого вида в этом диапазоне плотность концентраций рыб становится наиболее высокой, и глубже 100 м желтоперая камбала перестает встречаться (подтип 4-а меняется на 5-б), а два последних вида начинают встречаться на мелководье менее 50 м в довольно массовом количестве (подтип 4-а меняется на 3-а).

В Охотском море сезонные батиметрические миграции наиболее отчетливо выражены у *P. stelleratus*, которая, придерживаясь довольно широкого диапазона больших глубин зимой, практически полностью концентрируется летом в самых мелководных районах (второй тип распределения меняется на пятый). Почти так же сильно изменяется сезонное распределение у *L. aspera*, *L. sakhalinensis* и *L. proboscidea*. Весной резко возрастает плотность популяций этих видов на глубинах 50–100 м (подтип 3-а меняется на 4-а), а летом происходит массовое проникновение рыб на самые малые глубины, причем у последнего вида здесь концентрируется подавляющая часть популяции (подтип 5-б). Осенью распределение *L. aspera* до определенного периода остается пре-

жним, а у других двух видов наблюдается отход из самых мелководных участков (подтипы распределения меняются на 4-а и 3-б).

В Японском море наиболее резко выраженные сезонные изменения среди шельфовых камбал наблюдаются у *L. punctatissima*, *P. yokohamae* и *P. herzensteini*. Обитая в широких батиметрических диапазонах зимой, в весеннее время они покидают большие глубины, а летом и осенью концентрируются в самом прибрежье. Таким образом, типы их батиметрического распределения изменяются от первого до пятого. У других шельфовых видов камбал Японского моря изменения распределения от весны к лету выражены в меньшей степени (табл. 2, цв. вклейка). Следует отметить, что осенью все эти виды остаются в наиболее мелководных прибрежных районах долгое время.

Анализ сезонных изменений плотности популяций камбал в дальневосточных морях подтвердил вывод о специфических различиях батиметрического распределения северного и южного комплексов камбал. Основным таким различием является гораздо меньшая изменчивость диапазонов глубин обитания и распределения плотности концентраций внутри них у северных глубоководных камбал по сравнению с южными.

Рассчитанные значения внутригрупповых и межгрупповых индексов сходства распределения видов по глубинам позволяют проанализировать степень агрегированности фауны камбал в разных районах и в разное время. В качестве основной предпосылки можно выдвинуть гипотезу, согласно которой межвидовое сходство батиметрического распределения возрастает прямо пропорционально числу видов в исследуемом районе и обратно пропорционально площади их совместно обитания.

Северный регион дальневосточных морей, куда мы относим Берингово море, тихоокеанскую сторону Камчатки и северных Курил, а также Охотское море, за исключением самой южной его части, относительно небогат видами камбал, где их насчитывается 27. В южном регионе, включающем в себя Японское море, южные Курилы и южную часть Охотского моря, обитает 64 их вида, что более чем в два раза выше. Вместе с тем шельф и верхний отдел материкового склона Берингова и Охотского морей хорошо развиты, а аналогичные площади у восточной Камчатки, Курильских островов и в Японском море намного меньше. Условно говоря, на один вид камбал в Беринговом и Охотском морях приходится гораздо более обширная

площадь, чем у южных Курил и в Японском море. Восточная Камчатка и северные Курилы занимают промежуточное положение в этой градации — относительно небольшое число видов камбал, но и малая площадь, пригодная для их обитания.

В рамках принятой гипотезы рассмотрим пространственно-временную изменчивость индексов сходства батиметрического распределения камбал в разных районах (рис. 17, цв. вклейка).

Анализируя полученный результат, можно сделать следующие заключения.

1. В Японском море и водах южных Курильских островов близкие биотопические виды камбал плотнее связаны между собой в батиметрическом отношении, чем в северных районах. Более высокие внутригрупповые индексы (рис. 17А) свидетельствуют о том, что многие виды распределяются в одних и тех же диапазонах глубин и плотность их популяций по отношению к глубине изменяется идентичным друг другу образом. В Беринговом и Охотском морях, а также у берегов восточной Камчатки и северных Курил экологически близкие камбалы дифференцированы по глубинам в большей степени, их внутригрупповые индексы гораздо ниже. Такое же заключение применимо не только к видам внутри отдельных групп, но и к взаимоотношениям между группами различных по распределению камбал. Межгрупповые индексы, так же как и внутригрупповые, у камбал из южных районов выше, чем из северных (рис. 17Б).

2. На рис. 17 хорошо заметно снижение в большинстве районов внутригрупповых и межгрупповых индексов сходства распределения весной, повышение их летом и последующее снижение осенью. Исключением из этого правила является практическое отсутствие изменений величин внутригрупповых индексов у берингоморских и охотоморских камбал, а также дальнейшее повышение этого показателя у камбал Японского моря осенью. Следовательно, сезонные изменения сходства распределения видов внутри своих батиметрических групп в Беринговом и Охотском морях выражены намного меньше, чем в районах с узким шельфом. Объяснить это можно ограниченностью кормовых площадей в нагульный период у камбал в последних районах, что вызывает значительное уплотнение местообитаний разных видов. В Беринговом и Охотском морях большие площади шельфа и материкового склона позволяют распределяться видам более свободно. В периоды стабильного распределения — зимой и летом камбалы концентрируются в местах с наиболее благоприятными для них условиями



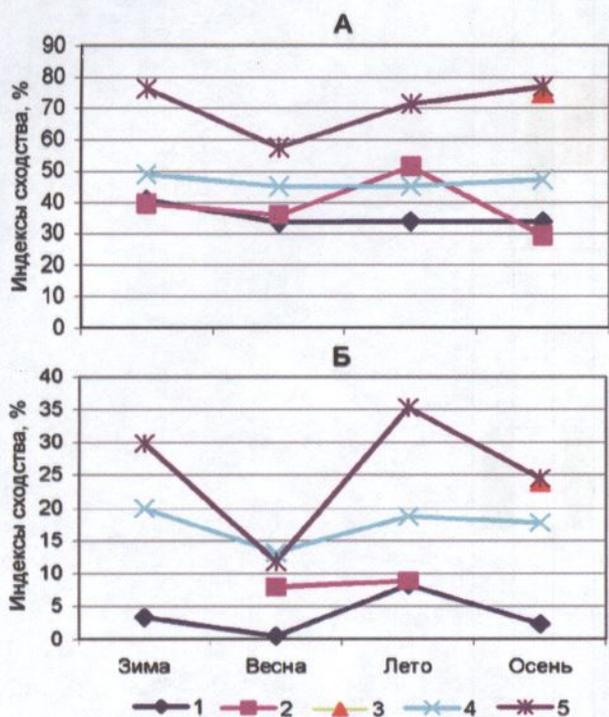


Рис. 17. Изменение индексов внутригруппового (А) и межгруппового (Б) сходства батиметрического распределения камбал: 1 — Берингово море, 2 — тихоокеанские воды Камчатки и северных Курил, 3 — южные Курилы, 4 — Охотское море, 5 — Японское море

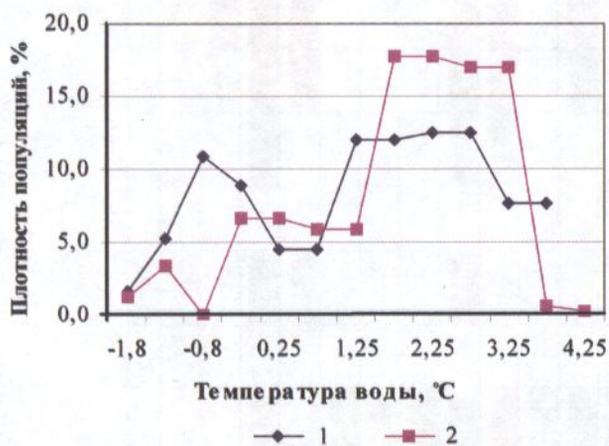


Рис. 19. Распределение *H. robustus* (1) и *L. polyxstra* (2) в зависимости от температуры воды в Беринговом море летом



Рис. 21. Распределение *A. evermanni* (1), *H. elassodon* (2), *L. aspera* (3) и *P. quadrituberculatus* (4) в зависимости от температуры воды у тихоокеанского побережья Камчатки и северных Курильских островов

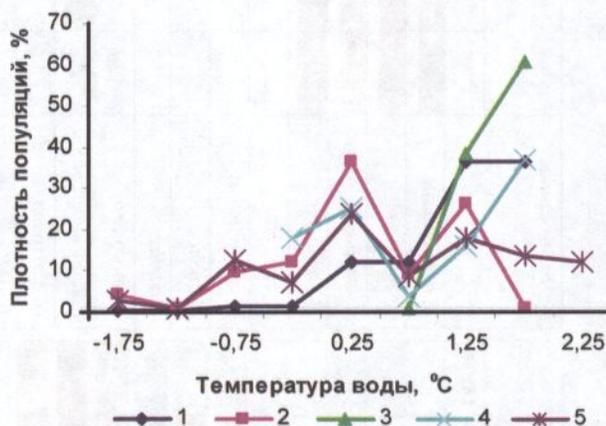


Рис. 23. Распределение *R. h. matsuurae* (1), *L. sakhalinensis* (2), *L. polyxstra* (3), *P. stellatus* (4) и *P. quadrituberculatus* (5) в зависимости от температуры воды в Охотском море зимой

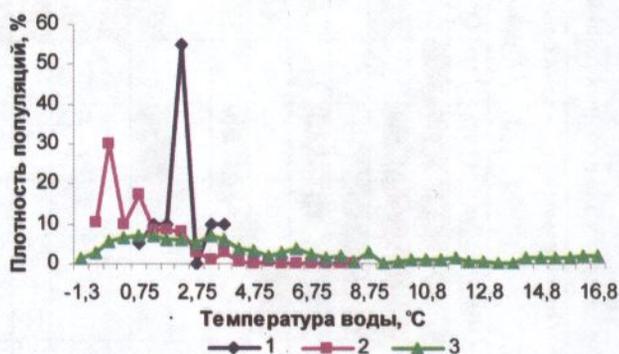


Рис. 25. Распределение *A. stomias* (1), *H. elassodon* (2) и *P. quadrituberculatus* (3) в зависимости от температуры воды в Охотском море летом

среды, в связи с чем сходство в их распределении высоко. Во время миграций разные виды камбал в разное время покидают места их нахождения, перемещаясь в сторону мелководья либо на большие глубины. Таким образом, ареалы разных экологических комплексов камбал дифференцируются в большей степени, что вызывает и уменьшение близости распределения. В Японском море, как уже было отмечено, многие шельфовые камбалы остаются нагуливаться на мелководье достаточно долгое время осенью. Вероятно, к этому времени происходит уменьшение их кормовой базы за счет летнего выедания. Как следствие, может происходить прогрессирующее уменьшение площадей с приемлемыми кормовыми условиями, что и вызывает повышение плотности видов на единицу площади, а также близость их батиметрического распределения.

3. Более резкие сезонные изменения межгрупповых индексов сходства (рис. 17Б) по сравнению с внутривидовыми (рис. 17А) свидетельствуют о групповых батиметрических миграциях, когда нагул или на зимовку экологически близкие виды камбал перемещаются совместно, а движение видов, принадлежащих к разным таким комплексам, несмотря на ранее указанное смешивание, в целом происходит более независимо друг от друга. Особенности изменения межгрупповых индексов во времени и образование в период миграций в некоторых районах большего количества мелких батиметрических групп говорят также о том, что наиболее высокая степень агрегированности фауны камбал по отношению к глубинам обитания имеет место весной и осенью, а наиболее низкая — летом и зимой.

Таким образом, полученные в результате анализа данные подтверждают правильность ранее выдвинутой предпосылки.

Информационная обеспеченность по распределению камбал по температурам воды в местах обитания намного ниже, чем в отношении батиметрического распределения. В наличии имеется достаточно репрезентативный материал для сравнения плотности популяций некоторых видов при разной температуре воды в западной части Берингова моря — летом, у восточной Камчатки и с тихоокеанской стороны северных Курил — летом, а также в Охотском море — в зимний и летний периоды. Поэтому такой подробный анализ, как для глубинного распределения, выполнить не представляется возможным.

Сравнительное исследование показало, что летом в западной части Берингова моря наиболее близкое сходство изменения плотности популяций

в зависимости от температуры воды среди исследованных видов обнаруживают *H. robustus* и *P. quadrituberculatus*. Больше всего от других отличается термическое распределение *L. polyxystra* (рис. 18). Так, у северной палтусовидной камбалы наблюдается двухвершинный характер распределения, причем один из пиков плотности приходится на отрицательные температуры, а двухлинейная камбала предпочитает положительный температурный диапазон от 1,5 до 3,5°C (рис. 19, цв. вклейка).

У камбал тихоокеанских вод Камчатки и северных Курил можно выделить в летнее время пары видов, предпочитающих близкие температурные условия: *H. stenolepis* и *L. aspera*, *L. polyxystra* и *P. quadrituberculatus*, а также группу из трех камбал, сходных между собой по термическому распределению, но резко отличающихся по этой характеристике от других видов: *H. elasodon*, *L. sakhalinensis* и *C. asperrimum*. Кроме того, каждый из следующих видов — *A. evermanni*, *L. proboscidea* и *R. h. matsurae* обладает своим специфическим температурным распределением, отличаясь от всех остальных камбал (рис. 20). Представитель первой пары — *L. aspera* встречается в очень широком термическом диапазоне от 0 до 11°C, причем в водах с самой высокой температурой плотность ее скоплений наиболее высока (рис. 21, цв. вклейка). Некоторое повышение относительного числа рыб данного вида наблюдается

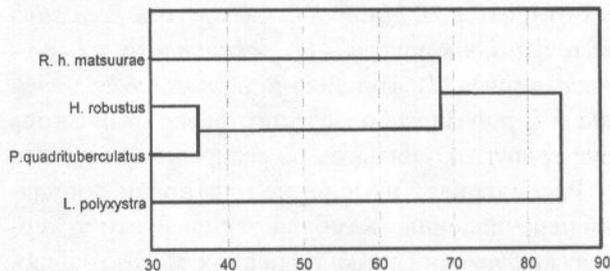


Рис. 18. Дендрограмма сходства термического распределения некоторых камбал в Беринговом море летом

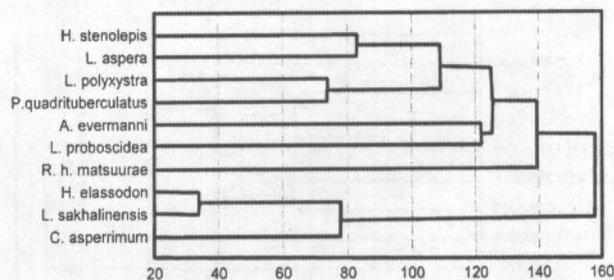


Рис. 20. Дендрограмма сходства термического распределения некоторых камбал в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов летом

и в интервале довольно низких температур — от 1,5 до 4°C. Представляющая другую пару видов четырехбугорчатая камбала, обладая таким же широким термическим диапазоном распределения, наоборот, предпочитает более холодную его часть. Как и у желтоперой камбалы, плотность ее популяции снижается почти до нуля при температурах от 4,5 до 6°C, снова возрастая затем при повышении температуры. По всей видимости, разные возрастные группы этих камбал, а также, вероятно, половозрелые и неполовозрелые особи предпочитают различные термические условия обитания. Резко выделяющаяся группа из трех камбал объединяет в себе наиболее холодноводные виды. Представитель этой группы *H. elassodon* концентрируется при самой низкой, близкой к нулю температуре, резко снижая плотность популяции в более теплых водах. И, наконец, азиатский стрелозубый палтус предпочитает температурный диапазон 3,5–6°C — тот, в котором плотность популяций других исследованных камбал наиболее низка. Таким образом, весь исследованный комплекс восточно-камчатских и северо-курильских камбал дифференцированно осваивает обширный термический диапазон, образуя, однако, отдельные группы, занимающие участки с различающимися термическими условиями.

Зимой в Охотском море среди исследованных видов наблюдается образование двух групп, образованных камбалами со сравнительно сходным термическим распределением, к одной из которых относятся *H. elassodon*, *L. aspera* и *P. quadrituberculatus*, а к другой — *L. sakhalinensis* и *L. proboscidea* (рис. 22). Три вида *R. h. matsuurae*, *P. stellatus* и *L. polyxystra* более существенно отличаются друг от друга и остальных по распределению.

Рассматривая изменение плотности популяций перечисленных камбал в зависимости от термических условий в зимний период, можно наблюдать общую тенденцию предпочтения камбалами положительной температуры. Относительное число рыб в таких водах возрастает (рис. 23, цв.

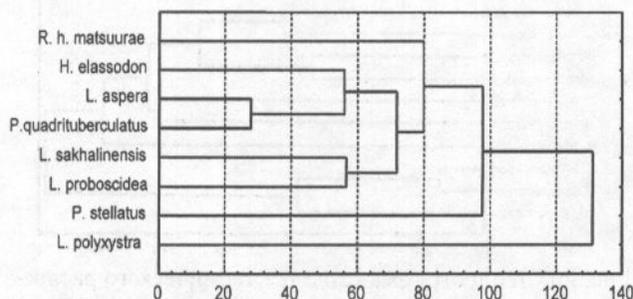


Рис. 22. Дендрограмма сходства термического распределения некоторых камбал в Охотском море зимой

вклейка). Наиболее тепловодной является *L. polyxystra*, концентрации которой резко увеличиваются при изменении температуры среды обитания от 0,5 до 2°C. Относительно постоянное увеличение плотности популяции при повышении температуры характерно также и для черного палтуса, хотя диапазон встречаемости этого вида значительно шире, чем у двуххвостой камбалы. Присутствие этого палтуса заметно и при отрицательной температуре воды. Термическое распределение трех других видов: представителей двух обозначенных выше групп — *L. sakhalinensis* и *P. quadrituberculatus*, а также внегрупповой *P. stellatus* имеет двухвершинный характер, один из пиков которого приходится на 0–0,5°C. У наиболее холодноводного вида — *L. sakhalinensis* плотность популяции в этом интервале наиболее высока, а у *P. quadrituberculatus* изменение этого показателя является более сглаженным (рис. 23, цв. вклейка). Второй термический интервал, в котором наблюдаются высокие концентрации рыб у сахалинской и четырехбугорчатой камбал, приходится на 1,0–1,5°C, а у звездчатой — на 1,5–2,0°C. Наличие двух температурных зон с повышенными концентрациями особей трех последних видов, по всей видимости, вызван различной возрастной структурой встречающихся в них рыб. Для молодежи многих камбал характерна более высокая адаптация к низким температурам по сравнению с взрослыми рыбами.

Летом в Охотском море среди исследованных видов наблюдается хорошо выраженная обособленность двух различных по температурному распределению камбал, одна из которых включает в себя виды, обитающие на достаточно хорошо прогреваемых мелководьях: *L. aspera*, *P. quadrituberculatus*, *L. polyxystra*, *L. proboscidea* и *P. stellatus*, а другая — более глубоководные виды: *R. h. matsuurae*, *H. elassodon* и относительно холодноводную *L. sakhalinensis*. Распределение довольно редко встречающегося в Охотском море *A. stomias* носит резко отличающийся от других камбал характер (рис. 24).

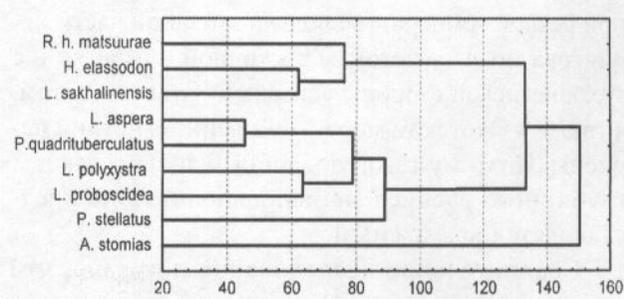


Рис. 24. Дендрограмма сходства термического распределения некоторых камбал в Охотском море летом

На рисунке 25 (цв. вклейка) показано распределение видов, представляющих указанные группы, и американского стрелозубого палтуса. Группа глубоководных и холодноводных камбал предпочитает воды с низкими температурами: от  $-1,0$  до  $+2,0^{\circ}\text{C}$ , а мелководные виды широко распространены практически по всему диапазону имеющих место температур воды на шельфе: от  $-1,5$  до  $17^{\circ}\text{C}$ . Последняя группа камбал отдает предпочтение, однако, участкам с температурой воды от  $0,5$  до  $5,0^{\circ}\text{C}$ . Для *A. stomias* характерна хорошо выраженная stenотермность. Более половины встречающихся в Охотском море особей этого вида сосредоточено в узком температурном интервале:  $+2,0...+2,5^{\circ}\text{C}$ . Таким образом, принцип дифференцированного освоения всего термического диапазона вод на шельфе и верхних отделах материкового склона распространяется и на камбал Охотского моря.

Завершая рассмотрение распределения камбал морей Дальнего Востока России, попытаемся в тех случаях, когда это обеспечено соответствующей информацией, выявить их отдельные экологические комплексы, образованные обитающими совместно в близких по изучаемым батиметрическим и термическим условиям среды видами.

Летом в Беринговом море среди четырех видов камбал, по которым имеются необходимые репрезентативные данные, наибольшее сходство в предпочтении глубин и температурных условий обнаруживают двухлинейная и четырехбугорчатая камбала, совместно встречающиеся на относительно прогревом мелководье. В меньшей степени связаны с ними северная палтусовидная камбала и черный палтус, распространенные в достаточно глубоководных районах (рис. 26).

В это же время года в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курил образуются две крупные экологические группировки камбал. К одной из них относятся мигрировавшие в весенне-летний период в теплые прибрежные воды *H. stenolepis*,

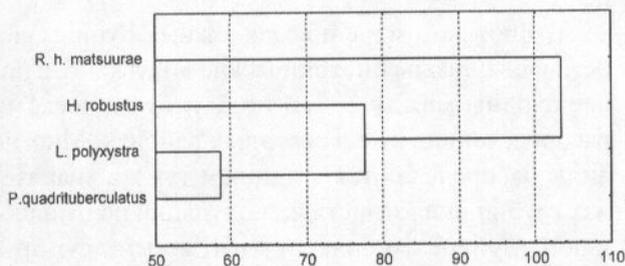


Рис. 26. Дендрограмма сходства распределения камбал Берингова моря в зависимости от глубины и температуры воды летом

*L. aspera*, *L. polyxystra*, *P. quadrituberculatus* и *L. proboscidea*. Другой комплекс состоит из двух более мелких групп, в одну из которых входят глубоководные *R. h. matsuurae*, *A. evermanni* и *C. asperriumum*, а в другую — холодноводные *H. elassodon* и *L. sakhalinensis* (рис. 27).

В Охотском море зимой основным фактором, влияющим на образование экологических группировок камбал, является температура. Об этом говорит большое сходство дендрограммы, характеризующей экологическую близость камбал по двум исследуемым условиям среды (рис. 28), с дендрограммой подобия их температурного распределения (рис. 22). Лишь один из видов — *L. aspera*, примыкает в этих случаях к разным группам видов, что вызвано очень большой батиметрической обособленностью компактной группы охотоморских рыб *L. sakhalinensis*, *L. proboscidea* и *L. aspera* в зимнее время (рис. 8А).

Летом в этом же водоеме, как и в тихоокеанских камчатско-северокурильских водах, формируется два крупных экологических комплекса камбал: 1 — глубоководно-холодноводный, включающий в себя *R. h. matsuurae*, *A. stomias*, *H. elassodon* и *L. sakhalinensis*; 2 — мелководно-тепловодный, состоящий из *L. aspera*, *P. quadrituberculatus*, *L. proboscidea*, *P. stellatus* и *L. polyxystra* (рис. 29). Заметно, что в первом комплек-

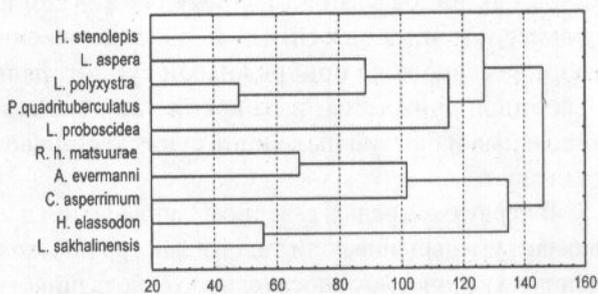


Рис. 27. Дендрограмма сходства распределения камбал тихоокеанских вод Камчатки и северных Курил в зависимости от глубины и температуры воды летом

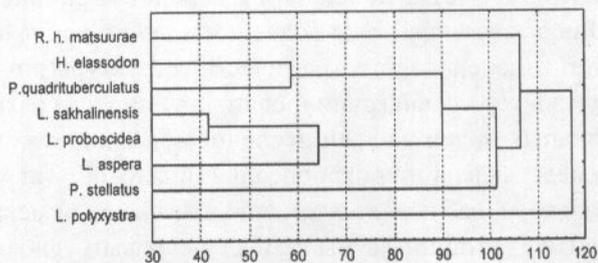


Рис. 28. Дендрограмма сходства распределения камбал Охотского моря в зависимости от глубины и температуры воды зимой

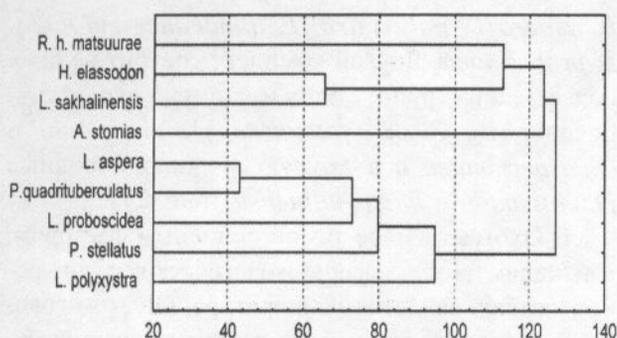


Рис. 29. Дендрограмма сходства распределения камбал Охотского моря в зависимости от глубины и температуры воды летом

се экологическая близость образующих его видов меньше, чем во втором.

Таким образом, на основании полученных результатов анализа батитермического распределения камбал дальневосточных морей можно заключить, что у этой группы рыб в летнее время формируются хорошо выраженные экологические комплексы, занимающие определенные надвидовые экологические ниши по двум параметрам окружающей среды — глубине и температуре местообитаний.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Существует хорошо выраженная закономерность в изменении соотношения мелководных и глубоководных видов камбал в пределах акватории дальневосточных морей. По мере продвижения с юга на север доля прибрежных и сублиторальных видов снижается, в то время как доля элиторальных и батидальных видов существенно возрастает.

В первую очередь в северном направлении происходит уменьшение доли видов южного происхождения и увеличение относительного числа широкобореальных, высоко- и арктически-бореальных среди прибрежных камбал. В фауне сублиторальных видов появляются промежуточные субтропическо-бореальные и низкобореальные виды, доля которых растет от южных к северным районам Японского моря. Еще более постепенно происходит изменение зоогеографической структуры внутри элиторальной группировки. Группировка батидальных видов на всей исследованной акватории представлена широкобореальной фауной. Таким образом, наблюдается хорошо выраженный механизм адаптации фауны камбал к суровым условиям верхних горизонтов моря в северных частях акватории. По мере продвижения с юга на север камбалы осваивают более глубоководные место-

обитания с относительно стабильными условиями среды.

Предпочтение более глубоководных местообитаний в северной части ареала по сравнению с южной свойственно не только фауне камбал в целом, но и некоторым составляющим ее видам, главным образом — глубоководным.

Для северной и южной фаунистических группировок камбал дальневосточных морей свойственна определенная специфичность сезонной динамики распределения составляющих их видов. Летом у глубоководных камбал северных районов происходит значительное смещение верхней границы глубин обитания в сторону мелководья при относительно постоянном расположении нижней границы. Батиметрический диапазон обитания северной фауны камбал летом значительно расширяется. В комплексе южных камбал летом в сторону меньших глубин смещается и нижняя граница глубин их обитания, и широта предпочитаемого этими рыбами диапазона распределения изменяется в гораздо меньшей степени.

На севере камбалы расширяют и температурный диапазон своего обитания, осваивая более тепловодные участки, но и не уходя полностью из холодных вод, а большая часть южных представителей камбалообразных старается избегать вод с отрицательной температурой воды в теплое время года.

Батиметрическое распределение камбал можно систематизировать, выделив различные его типы и подтипы. В соответствии с проведенной классификацией различные виды распределения этих рыб по глубинам образуют пять различных типов, каждый из которых включает в себя два подтипа. Типы батиметрического распределения различаются широтой и вертикальной локализацией диапазонов глубин встречаемости видов, а подтипы — распределением плотности популяций внутри этих диапазонов. При подтипах *a* рыбы в большей степени концентрируются ближе к нижней границе обитания, а при подтипах *b* — к верхней.

В Японском море и водах южных Курильских островов близкие биотопические виды камбал более сходны между собой по батиметрическому распределению, чем в северных районах. Многие виды распределяются в одних и тех же диапазонах глубин, и плотность их популяций по отношению к глубине изменяется идентичным друг другу образом. В Беринговом и Охотском морях экологически близкие камбалы дифференцированы по глубинам в большей степени. Степень агрегирован-

ности фауны камбал по отношению к глубинам обитания возрастает в период весенних и летних миграций.

Исследованный комплекс восточно-камчатских и северо-курильских камбал дифференцированно осваивает обширный термический диапазон, образуя отдельные группы, занимающие участки с различающимися термическими условиями.

У камбал дальневосточных морей в летнее время формируются достаточно хорошо выраженные экологические комплексы. Местообитания составляющих их видов характеризуются близкими температурными и глубинными диапазонами, а также сходной изменчивостью плотности популяций этих рыб в зависимости от указанных условий среды.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В. 1995. Распределение звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в заливе Петра Великого // Тез. докл. конф. молодых ученых. «Биоресурсы морских и пресноводных экосистем». Владивосток: ТИНРО-центр. С. 5–6.
- Бирюков И.А. 1995. Сезонное распределение двухлинейной камбалы тихоокеанского побережья северных Курильских островов // Тез. докл. конф. молодых ученых. «Биоресурсы морских и пресноводных экосистем». Владивосток: ТИНРО-центр. С. 12–13.
- Борец Л.А. 1989. Закономерности вертикального распределения донных рыб в летний период на западно-камчатском шельфе // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 370–376.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО-центр, 217 с.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. 2000. Распределение камбал (*Pleuronectidae*) в заливе Петра Великого в период гидрологического лета (июль–сентябрь) // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 127. Ч. 1. С. 122–136.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Калчугин П.В. 2001. Сезонное распределение колючей камбалы *Acanthopsetta nadeshnyi* в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 1. С. 36–41.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Калчугин П.В. 2004. Сезонное распределение япономорской палтусо-видной камбалы *Hippoglossoides dubius* (*Pleuronectidae*) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 3. С. 370–374.
- Голиков А.Н. 1982. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. АН СССР, Дальневосточный научный центр. М.: Наука. С. 94–99.
- Давыдов И.В. 1975. Режим вод западно-камчатского шельфа и некоторые особенности поведения и воспроизводства промысловых рыб // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 97. С. 63–81.
- Давыдов И.И., Куприянов С.В. 1998. Особенности пространственно-батиметрического распределения и размерно-половой структуры черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder (*Pleuronectidae*) у западного побережья Камчатки. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 4. С. 46–51.
- Датский А.В., Пальм С.А., Исупов В.В. 1999. О рыбных ресурсах прибрежной зоны Анадырско-Наваринского района // Тез. докл. конф. молодых ученых по биомониторингу и рациональному использованию морских и пресноводных гидробионтов. Владивосток: ТИНРО-центр. С. 131–133.
- Дударев В.А., Зуенко Е.И. 2000. Пространственная структура донных ихтиоценов вод Приморья в зимний период // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 127. Ч. 1. С. 100–108.
- Дудник Ю.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 4. С. 83–98.
- Дудник Ю.И., Дьяков Ю.П., Тарасюк С.Н. 1997. К оценке запасов промысловых рыб на материковом склоне северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Тез. докл. I-го Конгресса ихтиологов России (Астрахань, сентябрь 1997 г.) М.: Изд-во ВНИРО. С. 67.
- Дьяков Ю.П. 1999. Некоторые аспекты пространственной динамики популяций промысловых видов западно-камчатских камбал. Биология промысловых животных дальневосточных морей и условия их обитания. Под ред. В.П. Шунтова // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 126. Ч. 1. С. 3–23.
- Дьяков Ю.П., Полутов В.И., Куприянов С.В. 1995. Особенности распределения массовых видов камбал

- (Pleuronectidae) камчатского шельфа. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 3. С. 134–138.
- Иванкова З.Г. 2000. Биология и состояние запасов камбал залива Петра Великого. 1. Желтоперая и малоротая камбалы // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 127. С. 188–202.
- Измятинский Д.В., Свиридов В.В. 2000. Некоторые аспекты изменчивости ихтиофауны бухты Киевка (Японское море) в осенний период // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 127. С. 161–165.
- Ильинский Е.Н., Четвергов А.В. 2002. Современное состояние запасов и размещение камбал в Охотском море // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 130. С. 1104–1121.
- Ким Л.Н. 2002. Некоторые данные по биологии японской камбалы Уссурийского залива // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 130. С. 1038–1054.
- Ким Л.Н. 2003. Некоторые данные по динамике распределения промысловых видов камбал Уссурийского залива // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 132. С. 249–263.
- Ким Сен Ток. 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593–604.
- Ким Сен Ток., Бирюков И.А. 1998. Распределение и некоторые стороны биологии черного палтуса *Reinhardrius hippoglossoides matsuurae* (Pleuronectidae) и длинноперого шипощека *Sebastes macrochir* (Scorpaenidae) у восточного побережья Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 38. Вып. 1. С. 151–154.
- Ким Сен Ток, Бирюков И.А., Пометеев Е.В. 1999. Видовой состав, распределение и структурные изменения в сообществе камбал Татарского пролива в период промысла 1994–1997 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 469–477.
- Коростелев С.Г. 2000. Состав и современное состояние рыбных ресурсов Авачинского, Кроноцкого и Камчатского заливов // Докл. Второй камчат. обл. науч.-практ. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г.). С. 81–91.
- Куликова Э.В. 1997. Сезонное батиметрическое распределение трех видов камбал в заливе Петра Великого // Тез. докл. конф. молодых ученых «Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов» (Владивосток, 24–26 мая 1999 г.). С. 44–46.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. Teleostomi. 31. Pleuronectiformes. Спб.: Наука, 272 с.
- Мантейфель Б.П. 1959. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов // Вопр. ихтиологии. Вып. 13. С. 3–15.
- Минева Т.А. 1972. О биологических основах рационального использования запасов камбал в заливе Петра Великого // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 81. С. 118–130.
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 40. 287 с.
- Моисеев П.А. 1963. Некоторые научные предпосылки для организации берингоморской научно-промысловой экспедиции. Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Тихого океана // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 48 – Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 50. С. 7–12.
- Мусяненко Л.Н. 1961. Распространение мальков камбал (семейство Pleuronectidae) в Карагинском и Камчатском заливах в августе и сентябре 1956 г. // Тр. ин-та океанологии АН СССР. Т. 43. С. 282–284.
- Мухаметов И.Н., Бирюков И.А., Тарасюк С.Н., Полтев Ю.Н. 2000. Сезонное распределение черного *Reinhardrius hippoglossoides matsuurae* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов в районе тихоокеанской стороны северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. // Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО. С. 96–104.
- Мухаметов И.Н., Полтев Ю.Н. 2003. Результаты фаунистических исследований, проведенных НИС «Дмитрий Песков» (СахНИРО) в феврале-апреле 2002 года в районе северных Курильских островов (морские рыбы). Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях // Тр. Сах. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 5. С. 25–46.

- Натаров В.В., Новиков Н.П. 1970. Океанологические условия в юго-восточной части Берингова моря и некоторые особенности распределения белокорого палтуса // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 70 — Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 72. С. 288–299.
- Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть, 308 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья // Владивосток: Дальневост. гос. техн. рыбохоз. ун-т, Ин-т биологии моря ДВО РАН, 550 с.
- Новиков Р.Н. 1997. Некоторые результаты исследований белокорого палтуса у восточного побережья Камчатки // Тез. докл. конф. молодых ученых «Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов» (Владивосток, 24–26 мая 1999 г.). С. 56–57.
- Носов Э.В. 1972. О распространении бородавчатой камбалы — *Clidoderma asperrimum* Temm. a. Shleg. — в северной части Тихого океана // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 81. С. 252–253.
- Орлов А.М. 2000. Представители орегонской фауны у азиатских берегов. Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. // Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО. С. 187–214.
- Пальм С.А., Чикилев В.Г., Датский А.В. 1999. Биология, промысел и распределение черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в анадырско-наваринском районе Берингова моря // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 126. С. 252–261.
- Петрова-Тычкова М.А. 1954. К биологии желтоперой камбалы из Олюторского залива // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 41. С. 341–343.
- Полутов И.А. 1960. Морские промысловые рыбы Камчатки. М.: ВНИРО, 33 с.
- Полутов И.А. 1967. Запасы камбаловых и донных рыб в водах Камчатки и развитие активного рыболовства // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 57. С. 98–121.
- Полутов И.А., Пашкев Е.И. 1967. Миграции камбал в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 3 (48). С. 529–539.
- Полутов И.А., Качин Д.И., Тихонов В.И. и др. 1956. Траловый промысел у юго-западных берегов Камчатки // Рыб. хоз-во. № 10. С. 13–21.
- Пометеев Е.В. 2001. Распределение и запасы звездчатой камбалы северо-восточного побережья Сахалина // Тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. «Прибрежное рыболовство — XXI век». Южно-Сахалинск: Сах. обл. кн. изд-во. С. 95–96.
- Пометеев Е.В. 2004. Распределение звездчатой камбалы (*Platichthys stellatus*) на шельфе северо-восточного побережья о. Сахалин. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях // Тр. Сах. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 6. С. 76–86.
- Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов. 1993 // Южно-Сахалинск: Дальневост. кн. изд-во, Сах. отд., 192 с.
- Сафронов С.Н., Тарасюк С.Н. 1989. Морфоэкологическая характеристика и таксономический статус сахалинской лиманды *Limanda sakhalinensis* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 4. С. 539–549.
- Скалкин В.А. 1960. Бентос залива Терпения, его значение в питании и распределении желтоперой камбалы // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 46. С. 145–187.
- Тарасюк С.Н. 1986. Особенности сезонного распределения палтусовидных камбал на шельфе южного Сахалина // Тез. докл. третьей регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока «Биол. ресурсы шельфа, их рац. использ. и охрана» (Южно-Сахалинск, 19–22 октября 1986 г.). С. 65–66.
- Токранов А.М., Полутов В.И. 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. No. 9. С. 1363–1373.
- Токранов А.М., Максименков В.В. 1994. Некоторые черты биологии полярной полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* (Pleuronectidae) эстуария реки Большая (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 34. Вып. 6. С. 774–777.
- Токранов А.М., Дьяков Ю.П., Золотов О.Г., Полутов В.И. 2000. Состав и биомасса донных рыб в верхней батии юго-восточной Камчатки в августе-октябре 1993–1994 гг. // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районов

Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 72–78.

Токранов А.М. Орлов А.М. 2002. Распределение и некоторые черты биологии бородавчатой камбалы *Clidoderma asperrimum* (Temminck et Schlegel) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 92–99.

Тупоногов В.Н. 2003. Особенности летне-осеннего распределения и состояние ресурсов палтусов в Охотском море и у Курильских островов в 2000 г. // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 133. С. 145–160.

Фадеев Н.С. 1959. Список камбал материковой отмели восточного побережья южного Сахалина и их краткая биологическая характеристика // Вопр. ихтиологии. № 13. С. 26–35.

Фадеев Н.С. 1963. Желтоперая камбала восточной части Берингова моря. Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Берингова моря. Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 48. Вып. 1. С. 28–292.

Фадеев Н.С. 1965. Сравнительный очерк биологии камбал юго-восточной части Берингова моря и состояние их запасов. Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Берингова моря // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 58 – Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 53. Вып. 4. С. 121–138.

Фадеев Н.С. 1970а. Промысел и биологическая характеристика желтоперой камбалы в восточной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 72. С. 327–390.

Фадеев Н.С. 1970-б. Промысел камбал в юго-восточной части Берингова моря в 1964–1967 гг. Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Вып. 2. Владивосток: ТИНРО. С. 3–14.

Фадеев Н.С. 1971. Некоторые данные о камбалах, обитающих в Татарском проливе у побережья Северного Приморья // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 76. С. 45–61.

Фадеев Н.С. 1984. Промысловые рыбы северной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 269 с.

Фадеев Н.С. 1986. Палтусы и камбалы // Биол. ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 341–364.

Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология. М.: Агропромиздат, 175 с.

Федоров В.В. 1967. О нахождении глубоководной камбалы *Embassichthys bathibius* (Gilbert, 1981) Pleuronectidae, Pisces в Беринговом море // Вопр. ихтиол. Т. 7. Вып. 3(44). С. 566–569.

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 прилегающих районов Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.

Харитонова Е.В. 1999. Камбалы прибрежной зоны Анадырско-Наваринского района // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. Тез. докл. конф. молодых ученых, ТИНРО-центр, Владивосток. С. 104–106.

Харитонова Е.В., Батанов Р.Л., Датский А.В. 1999а. Особенности распределения массовых видов камбал в Анадырском заливе в летний период // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 126. Ч. 1. С. 285–295.

Харитонова Е.В., Батанов Р.Л., Датский А.В. 1999б. Роль термохалинных характеристик вод Анадырского залива в формировании скоплений массовых видов камбал в летний период // XI Всес. конф. по промысловой океанологии. М.: Изд-во ВНИРО, 98 с.

Храпкова Н.В. 1961а. Скопления промысловых рыб и ихтиопланктона в Корфо-Карагинском районе // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 43. С. 285–294.

Храпкова Н.В. 1961б. Скопления промысловых рыб и ихтиопланктона в Камчатском заливе // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 43. С. 295–308.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.

Четвергов А.В. 1999. Особенности распределения желтоперой камбалы западно-камчатского шельфа в период размножения // Биомониторинг и рац. использ. морск. и пресноводн. гидробионтов: тез. докл. конф. молодых ученых (Владивосток, 24–26 мая 1999 г.). Владивосток: ТИНРО центр, С. 106–107.

- Четвергов А.В. 2001. О встречаемости американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* (Jordan and Gilbert) в восточной части Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы рег. науч. конф. 9–10 апреля, Петропавловск-Камчатский. С. 106–108.
- Четвергов А.В., Таганова Р.Я. 2000-а. Питание и особенности пищевых взаимоотношений камбал (Pleuronectidae) в Уткинском районе западно-камчатского шельфа в августе 1997 г. Исслед. биол. и динамики числ. промысл. рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 5. С. 19–26.
- Четвергов А.В., Винников А.В., Лысенко В.Н., Куцак О.С. 2000б. Особенности пространственного распределения массовых видов рыб и беспозвоночных у западного побережья Камчатки. Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки // Докл. Второй Камчат. обл. науч.-практ. конф. (Петропавловск-Камчатский 3–6 октября 2000 г.). Петропавловск-Камчатский. С. 99–107.
- Чикилев В.Г., Пальм С.А. 1999. Распределение и биологическая характеристика белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* на шельфе северо-западной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. рыбохоз. центра. Т. 126. Ч. 1. С. 262–270.
- Швецов Ф.Г. 1974. Результаты мечения двухлинейной камбалы в районе западного побережья о-ва Парамушир // Изв. ТИНРО. Т. 93. С. 117–119.
- Швецов Ф.Г. 1978. Распределение и миграции двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata* (Ayres) в районе охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 1. С. 66–73.
- Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 2001. Сезонное распределение малоротой камбалы (дальневосточной длинной) *Glyptocephalus stelleri* в северо-западной части Японского моря // Океанология. Т. 41. № 4. С. 565–569.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Рыбообразные и рыбы. Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных регионов. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шунтов В.П. 1966а. Некоторые данные по биологии черного палтуса Охотского моря // Тр. ВНИРО. Т. 60. С. 271–279.
- Шунтов В.П. 1966б. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 20 с.
- Шунтов В.П. 1971. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 75. С. 3–36.
- Alton M.S., Bakkala R.G., Walters G.E., Munro P.T. 1988. Greenland Turbot *Reinhardtius hippoglossoides* of the Eastern Bering Sea and Aleutian Islands Region // NOAA Technical Report NMFS 71. December 1988, 31 p.
- Bailey K.M., Brown E.S., Duffy-Anderson J.T. 2003. Aspects of distribution, transport and recruitment of Alaska plaice (*Pleuronectes quadrituberculatus*) in the Gulf of Alaska and eastern Bering Sea: comparison of marginal and central populations // Journal of Sea Research, vol. 50, issues 2–3. P. 87–95.
- Best E.A. 1977. Distribution and Abundance of Juvenile Halibut in the Southtastern Bering Sea // International Pacific Halibut Comission. Scientific Report No 62. Seattle, Washington, 23 p.
- Castillo G.C. 1994. Latitudinal patterns in reproductive life history traits of Northeast Pacific flatfish // Proceedings of the International Symposium on North Pacific Flatfish. Anchorage, Alaska. P. 51–72.
- Gibson R.N. 1997. Behavior and the distribution of flatfishes // Journal of Sea Research. Vol. 37 – NOS. 3–4. P. 242–256.
- Kihara K. and Shimada A.M. 1986. Fine structure of demersal fish community and marine environment in the Eastern Bering Sea // Intern. North Pacif. Fish. Commission. Bull. № 47, Vancouver, Canada P. 31–48.
- Kodolov L.S. 1994. Stock condition of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) in the Northwestern Bering Sea Proceedings of the International Symposium on North Pacific Flatfish // October 26–28, Anchorage, Alaska. P. 481–496.
- Kodolov L.S., Matveychuk S.P. 1994. Stock condition of Greenland turbot (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder) in the Northwestern Bering Sea // Proceedings of the International Symposium on North Pacific Flatfish. October 26–28, Anchorage, Alaska. P. 451–466.
- Kuznetsova E.N. and Kunin A.M. 1999. Biological characteristics of rock sole, *Lepidopsetta bilineata*, in Pacific waters off the North Kurils. // Fourth International Symposium on Flatfish Ecology. Book of Abstracts. Atlantic Beach, USA, p. 38.

- McConnaughey R.A.* 1994. Changes in geographic dispersion of Eastern Bering Sea flatfish associated with population size // Proceedings of the International Symposium on North Pacific Flatfish. Anchorage, Alaska. P. 385–406.
- Nichol D.G.* 1994. Spawning and maturation of female yellowfin sole in the Eastern Bering Sea // Proceedings of the International Symposium on North Pacific Flatfish. Anchorage, Alaska, P. 35–50.
- Nikolenko L.P.* 1994. Dynamics of abundance and biomass of Greenland turbot (*Reinhardtius hippoglossoides*) from Western Kamchatka in 1976–1993 // Proceedings of the International Symposium on North Pacific Flatfish. Anchorage, Alaska. 1994. P. 468–480.
- Pruter A.T., Alverson D.L.* 1962. Abundance, distribution, and growth of flounders in the south-eastern Chukchi Sea // J. Cons. Intern. Explor. Mer., vol. 27. No 1. P. 81–99.
- Walters G.E., Wilderbruer T.K.* 2000. Decreasing length at age in a rapidly expanding population of northern rock sole in the eastern Bering Sea and its effect on management advice // J. Sea Res. 44 – NOS, 1–2. P. 17–26.
- Tokranov A.M. and Orlov A.M.* 2002. New data on distribution and biology of roughscale sole *Clidoderma asperrimum* (Temminck et Schlegel, 1846) in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka // Fifth International Symposium on Flatfish Ecology. Book of Abstracts. Isle of Man, UK, p. 48.