

На правах рукописи

Антоненко Дмитрий Валерьевич

Пространственно - возрастная структура и некоторые черты
биологии терпугов рода *Hexagrammos* залива Петра Великого
(Японское море).

03.00.10 - ихтиология



АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Владивосток

2000

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии
Института биологии моря ДВО РАН

Научный руководитель: д.б.н. Е.И. Соболевский

Официальные опоненты:

д.б.н. В.Н. Иванков

к.б.н. В.А. Дударев

Ведущая организация: Институт океанологии им Ширшова РАН

Защита диссертации состоится «22» мая 2000 года в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 003.66.01 при Институте биологии моря ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря ДВО РАН

Автореферат разослан «20» апреля 2000 года.

Ученый секретарь диссертационного
совета, кандидат биологических наук

 Л.Л. Будникова

E 082.55(942.42), 0.
E 693.324.989

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Дальневосточные моря России располагают значительными и разнообразными ресурсами рыб и промысловых беспозвоночных (Моисеев, 1954; Фадеев, 1971; Новиков, 1974; Шунтов, 1988; Борец, 1997; Федоров, Парин, 1998; Veamish at al., 1999). В настоящее время ихтиофауна залива Петра Великого изучена сравнительно неплохо. Исследования видового состава рыб залива проводятся с 90-х годов XIX столетия (Варлаховский, 1892; Павленко, 1910; Солдагов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Шейко, 1983; и многие другие). По последним данным, ихтиофауна залива Петра Великого представлена 290 видами рыб, относящихся к 191 роду и 77 семействам (Соколовская и др., 1998). Тем не менее, целенаправленных исследований по биологии большинства видов не проводилось. Следует подчеркнуть, что ихтиологические исследования залива во многом определялись стратегией моно-видового промысла. Последнее исключает планирование комплексного использования рыбных сырьевых ресурсов. Поэтому биология многих рыб залива Петра Великого остается до настоящего времени слабоизученной, особенно это касается мелководья - района воспроизводства большинства ценных промысловых видов. В частности, постоянные обитатели побережья - раздельноперые терпуги до настоящего времени относятся к малоизученным видам рыб.

Терпуговые рыбы рода *Hexagrammos* - эндемики северной Пацифики, широко распространены в окраинных морях и прибрежных частях Тихого океана от Восточно-Китайского моря на западе и Калифорнии на востоке до Берингова пролива на севере, не выходя в воды Северного Ледовитого океана (Расс, 1962; Рутенберг, 1962; Shinohara, 1994). В большинстве своем это прибрежные виды, ведущие донный и придонный образ жизни. В заливе Петра Великого раздельноперые или бровастые терпуги, в целом, относительно немногочисленные рыбы, но на мелководье в местах воспроизводства большинства ценных промысловых видов, они играют важную роль, нередко занимая там одно из первых мест по численности и биомассе (Матюшин, 1991; Маркевич, 1994; Gomelyuk, 1999).

Цели и задачи исследования. Цель работы состояла в изучении пространственно-возрастной структуры раздельноперых терпугов в заливе Петра Великого и некоторых аспектов их биологии. В связи с этим, решались следующие задачи:

1. Исследовать особенности пространственного и сезонного распределения рыб рода *Hexagrammos* в заливе Петра Великого.
2. Изучить характер роста и возрастную структуру бурого и пятнистого терпугов обитающих в заливе Петра Великого.
3. Охарактеризовать питание бурого и пятнистого терпугов в исследуемом районе и установить их трофические взаимоотношения.
4. Рассмотреть особенности размножения и развития на ранних стадиях онтогенеза бурого и пятнистого терпугов в заливе Петра Великого.
5. Дать биологическую характеристику гибридам терпугов в заливе Петра Великого.
6. Оценить примерную численность и биомассу пятнистого и бурого терпугов в заливе Петра Великого.

Научная новизна. В результате проведенных исследований впервые были получены данные по возрасту, росту и размножению пятнистого и бурого терпугов обитающих в заливе Петра Великого. Определены особенности и характер пространственного и сезонного распределения этих видов. Применен новый подход для оценки запасов терпуговых рыб площадным методом с помощью дифференцированных коэффициентов уловистости трала. Данный метод позволяет значительно повысить точность определения численности и биомассы и может быть использован для оценки запасов большинства донных и придонных рыб. Величина запасов бурого и пятнистого терпугов, рассчитанная нами, позволяет утверждать, что промысловое значение раздельноперых терпугов в заливе Петра Великого ранее недооценивалось. Впервые систематизированы сведения о встречаемости однолинейного терпуга и его гибридов с бурым терпугом в водах залива Петра Великого.

Практическая значимость. Полученные новые данные по биологии и экологии раздельноперых терпугов могут в дальнейшем быть использованы в комплексных исследованиях прибрежных сообществ залива Петра Великого.

Наши оценки численности и биомассы пятнистого и бурого терпугов позволяют пересмотреть роль этих рыб в прибрежных ихтиоценозах, а так же их промысловое значение в заливе Петра Великого.

Апробация. Материалы диссертации докладывались на конференции «Современные проблемы систематики рыб» (Санкт-Петербург, Зоологический институт РАН, 1998 г), конференции молодых ученых «Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов» (Владивосток, ТИНРО-центр, 1999 г), на ежегодной отчетной конференции ИБМ ДВО РАН (Владивосток, 1999 г), на восьмой ежегодной международной научной конференции North Pacific Marine Science Organization (Владивосток, 1999 г).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, восьми глав, обсуждения, основных выводов и списка использованной литературы. Работа иллюстрирована 19 рисунками и включает 16 таблиц. Список литературы состоит из 143 наименований, из них 34 - иностранные. Общий объем диссертации 144 страницы.

Содержание работы

Глава 1. Материал и методика

В работе использованы материалы, полученные из контрольных уловов донного трала, закидного и малькового неводов, ставных сетей, а также водолазных погружений в заливе Петра Великого. Траления выполнялись во время научно-исследовательских экспедиций ТИНРО-центра по оценке ихтиофауны залива Петра Великого на судах рыбодобывающих организаций, ТУРНИФ и БИФ ТИНРО-центра в 1990-1996 гг. с апреля по декабрь, в диапазоне глубин 5-300 м, донными 20 и 27.1-метровыми тралами типа ДТ/ТВ, с ячеей в кутце 30 мм. В разные годы в период с июня по сентябрь было проведено 7 учетных съемок, включающих в себя практически всю акваторию залива. Автор принимал участие в 4 учетных съемках. Им обработано 1459 траловых карточек. Кроме того, проанализировано 126 уловов малькового невода в 1994-1998 гг. Лов проводился с апреля по ноябрь на глубине 0.5-1.5 м в зарослях *Zostera marina* и *Sargassum pallidum* в юго-восточной части Амурского залива, в бухте Сивучья (залив Пось-

ета) и у острова Фуругельма. В прибрежной части Амурского залива осуществлялся лов закидным неводом в июне-октябре 1997-1998 гг. Всего было сделано 47 ловов на глубинах 1.5-4 м. Выполнено 33 сетепостановки на глубине 3-4 м в октябре-декабре 1997 и марте-мае 1998 гг. Проанализировано 39 водолазных погружений по учету прибрежной ихтиофауны, проведенных в 1992-1994 гг. с июля по сентябрь на глубинах 0.5-28 м.

Тралово-водолазные работы по определению уловистости трала проводились в июле-октябре 1991-1994 гг. на полигонах расположенных в заливах Амурском, Уссурийском и Посъете

Численность рыб рассчитывалась методом зональных средних (Аксютина, 1968; Никольский, 1974) по данным траловых уловов, при этом в качестве отдельных зон приняты площади в пределах трех диапазонов глубин: 5-20, 20-50 и 50-80 м. Вместо средневзвешенного улова использовалась средневзвешенная плотность, для чего величина уловов приводилась к плотности, которая, в свою очередь, пересчитывалась, через дифференцированные коэффициенты уловистости:

$$P_i = (\sum P_j / k_j) \times 100\%, \text{ где} \quad (1)$$

P_i – численность, каждого улова, пересчитанная на плотность (k -возэк./км²), P_j – соответственно численность каждой размерной группы рыб в улове, k_j – скорректированный коэффициент уловистости, соответствующий определенным размерам рыб и градации плотности.

Таким образом, формула расчета численности для каждого диапазона глубин принимает следующий вид:

$$N = (\sum P_i / n) \times S, \text{ где} \quad (2)$$

N – численность рыб в каждом диапазоне глубин, S – площадь в пределах диапазона глубин, n – количество тралений в данном диапазоне глубин.

Общая численность получена путем суммирования численностей в пределах обследованных зон, а общая биомасса – суммированием произведений численности на средний вес 1 экз. в каждом диапазоне.

При сборе и обработке материала использованы общепринятые методики (Правдин, 1966; Плохинский, 1970). Всего было промерсно 1250 экземпляров

бурого терпуга и 3489 - пятнистого (практически весь совокупный улов). На биологический анализ взято 486 особей бурого и 332 - пятнистого терпуга.

Возраст определяли по чешуе. Чешую брали сбоку хвостового стебля, в этом месте чешуя имеет наименьшую деформацию края и резорбцию центра (Penttila, Dery, 1988). Препараты чешуи просматривали в проходящем свете под биноклем при увеличении в 56 раз. Обратное расчисление роста раздельноперых терпугов выполнено по количеству склеритов на чешуе. Всего было изучено 348 препаратов чешуи от бурого и 226 от пятнистого терпуга.

Для изучения питания терпугов использовались зафиксированные в формалине пробы желудков. Количественно-весовым методом (Методическое пособие, 1974) было обработано содержимое 158 желудков бурого и 94 - пятнистого терпугов. Пищевые объекты по возможности определяли до вида.

Материалом для исследования размножения и развития на ранних стадиях онтогенеза раздельноперых терпугов послужили сборы икры бурого и пятнистого терпугов, а так же личинки и мальки, пойманные планктонной сетью Джеди, мальковым и закидным неводами в заливе Петра Великого.

Стадии зрелости половых продуктов определяли по универсальной шкале для полициклических рыб с порционным икротетанием (Иванков, 1976; 1985).

Глава 2. Краткий физико-географический очерк залива Петра Великого

Залив Петра Великого расположен в северо-западной части Японского моря и является его самым обширным заливом. Протяженная, сильно изрезанная береговая линия, множество островов и мелководных бухт создают благоприятные условия для обитания раздельноперых терпугов.

В залив Петра Великого поступают многочисленные водотоки, которые в значительной степени влияют на гидрологический режим закрытых заливов и бухт. Для рек характерны крайняя неравномерность и неустойчивость стока внутри года, что связано с особенностями климата региона (Подорванова и др., 1989; Мануйлов, 1990).

Климатические условия в районе залива Петра Великого носят ярко выраженный муссонный характер. Для этого района характерна сезонная смена воздушных течений, возникающих под влиянием термических контрастов между океаном и континентом, а так же изменений в местоположении тихоокеанского антициклона и тропосферных фронтов (полярного и арктического).

Режим течений в заливе Петра Великого формируется под воздействием общей циркуляции вод Японского моря, характера муссонных ветров и приливно-отливных явлений (Орбов, 1987).

Наиболее изменчивый гидрологический режим характерен для прибрежных вод залива Петра Великого, распространенных до глубин 20-35 м (зона волнового воздействия). Именно эта зона является основным районом обитания раздельноперых терпугов. При этом бурый и однолинейный терпуги являются наиболее мелководными, предпочитая биотопы биоценозов абразионных и абразионно-аккумулятивных участков морского дна. Пятнистый терпуг более глубоководный и полигонный вид. Он встречается практически на всех типах участков морского дна (Рутенберг, 1962; Левин, 1986; и др.). Необходимо отметить, что раздельноперые терпуги, как и большинство обитателей мелководья, способны переносить значительные колебания температуры, а так же физико-химических свойств воды, имеющих место в прибрежье на протяжении календарного года.

Глава 3. Вертикальная и горизонтальная дифференциация раздельноперых терпугов в заливе Петра Великого

3.1. Характер распределения бурого терпуга

Бурый терпуг является одним из наиболее широко распространенных видов рода *Hexagrammos*. Встречается в Японском, Охотском и Беринговом морях, у восточного побережья Камчатки, у командорских и Алеутских островов. Вдоль американского побережья он не спускается южнее Аляскинского залива (Горбунова, 1962; Рутенберг, 1962; Левин, 1986). Залив Петра Великого является южной границей распространения вдоль азиатского побережья. Это эвритермный

вид. Бурый терпуг не ведет стайного образа жизни, а является территориальной рыбой.

В заливе Петра Великого в процессе онтогенеза довольно существенно меняется характер распределения бурого терпуга. После выхода из икры (в октябре-ноябре) личинки, а затем мальки держатся в пелагиали на некотором удалении от берега. Начиная с мая, в возрасте примерно 7-8 месяцев они подходят к берегу и переходят к донному образу жизни. В дальнейшем, до наступления зимы молодь бурого терпуга занимает узкий диапазон глубин, практически не выходя за 5 метровую изобату (рис. 1), предпочитая держаться в зарослях водной растительности. Распределение впервые созревающих особей во многом сходно с молодью.

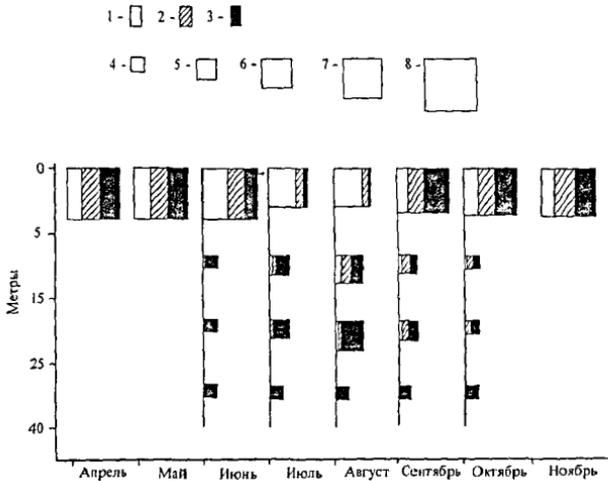


Рис. 1. Батиметрическое распределение бурого терпуга в заливе Петра Великого в период с апреля по ноябрь

1 — молодь; 2 — впервые созревающие; 3 — половозрелые особи; 4-8 — плотность концентрации рыб в тыс. экз./км²: 4 — до 1.5; 5 — 1.5-5; 6 — 5-20; 7 — 20-100; 8 — более 100

Как и молодь, эти рыбы не распространяются глубже 25 м, но при этом у них наблюдается большее тяготение к глубинам и более активные батиметрические миграции. Как показали исследования, наиболее высокая миграционная активность отмечена для половозрелых рыб. С июня по октябрь они распростране-

ны наиболее широко, максимальная глубина распространения отмечена в сентябре - 41 м. Однако, глубже 25 метровой изобаты отмечаются лишь единичные поимки бурого терпуга (рис. 1). Зимой, подавляющее большинство особей бурого терпуга отходит на малые глубины в кутовые части заливов.

В заливе Петра Великого бурый терпуг распространен практически повсеместно вдоль побережья, образуя наибольшие концентрации на каменистых грунтах с водной растительностью, илисто-песчаных и ракушечниковых грунтах с мидиевыми банками и зарослями зостеры. Основным фактором, влияющим на пространственное распределение бурого терпуга, является наличие укрытий (водная растительность, расщелины в камнях и др.).

3.2. Распределение и вертикальные миграции пятнистого терпуга

Из всех представителей рода *Hexagrammos*, пятнистый терпуг распространен наиболее широко. Встречается в довольно большом количестве вдоль азиатского и американского побережья северной части Тихого океана (Рутенберг, 1962). Пятнистый терпуг, в отличие от бурого, рыба более подвижная, политоная, ведет придонный образ жизни, вследствие чего его распределение имеет несколько иной характер.

Личинки и мальки пятнистого терпуга проводят в пелагиали практически весь первый год и переходят к придонному образу жизни в августе-сентябре. В период с августа по октябрь молодь распространена наиболее широко – до глубины 40 м, при этом предпочитая держаться на мелководье (1.5-15 м) (рис. 2). Зимуют неполовозрелые особи на глубинах не превышающих 5 м. Весной молодь остается на минимальных глубинах и лишь в июне-июле она распространяется до глубины 20 м (Антоненко, Вдовин, в печати).

В отличие от молодежи, половозрелые особи пятнистого терпуга на зиму отходят от берега на глубины более 50 м, распространяясь до края шельфа. С прогревом воды, весной половозрелые рыбы начинают активное перемещение к берегу и в июне проникают до минимальных глубин. Основные концентрации половозрелых особей в это время сосредоточены в диапазоне глубин 5-20 м. В ав

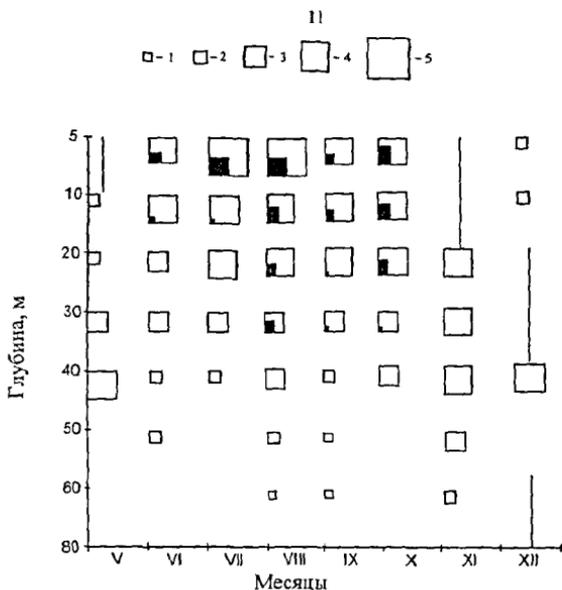


Рис. 2. Батиметрическое распределение пятнистого терпуга в заливе Петра Великого по месяцам (по данным траловых уловов). Плотность пятнистого терпуга в тыс. экз. на 1 км²: 1 - до 0.5; 2 - 0.5-1.0; 3 - 1.0-2.5; 4 - 2.5-6.0; 5 - более 6.0; закрашенный сектор квадрата - доля молоди; тонкая вертикальная линия - отсутствие данных.

густе - сентябре взрослый терпуг начинает рассредотачиваться в широком диапазоне глубин и достигает глубины 70 м, при этом в период максимального прогрева воды он уходит с малых глубин (до 5 м). В первой половине осени половозрелые рыбы подходят к берегу на нерест, а в ноябре начинается обратная миграция на зимовку (рис. 2).

В заливе Петра Великого, пятнистый терпуг встречается почти повсеместно (рис. 3). Наибольшая плотность скоплений отмечена в Амурском и Уссурийском заливах на илисто-песчаных грунтах. Заметный разрыв в распределении имеется в юго-западной части залива Петра Великого.

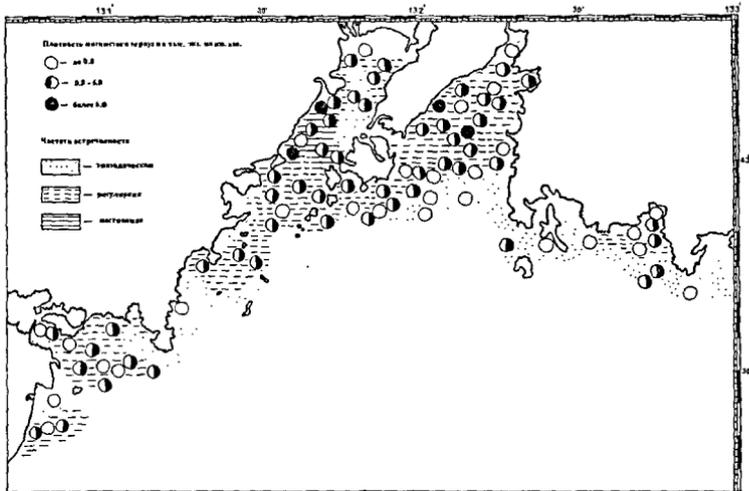


Рис. 3. Горизонтальное распределение пятнистого терпуга в заливе Петра Великого в теплый период года (июнь-сентябрь) (по данным траловых уловов).

3.3. Встречаемость однолинейного терпуга

Однолинейный терпуг – самый теплолюбивый представитель рода *Hexagrammos* у азиатского побережья. Встречается в северной части Южно-Китайского моря, в Желтом море и в южной части Японского моря. По тихоокеанскому побережью Японии этот вид распространен до южной части о. Хоккайдо (Ругенберг, 1962; Kanamoto, 1976; Amaoka, 1984; Левин, 1986; Shinohara, 1994; Amaoka et al., 1995). Отдельные находки однолинейного терпуга отмечались из зал. Анива (Линдберг, Красюкова, 1987).

Как уже указывалось, для залива Петра Великого однолинейный терпуг является редким видом (Соколовская и др., 1998). Здесь он был отмечен в бухте Находка, в бухте Троицы (залив Посыета) и у мыса островов Фальшивый. Наши исследования в 1997-99 гг. показали встречаемость этого вида в Амурском заливе (5 экз.) и у острова Фуругельма (1 экз.). По всей вероятности однолинейный терпуг встречается в незначительных количествах вдоль всего побережья залива Петра Великого.

Глава 4. Возраст и рост раздельноперых терпугов

4.1. Бурый терпуг

Самый высокий темп роста у бурого терпуга наблюдается на первом году жизни. Относительные суточные линейные приросты с сентября-октября по март-апрель (личиночный период) составляют в среднем 0.7-0.8 %. Наибольшая скорость роста в онтогенезе отмечается у мальков с марта - апреля по май (относительные суточные линейные приросты составляют в среднем 0.9-1.4 %). Темп роста сеголетков с мая по октябрь снижается в среднем до 0.4 %. Суточные линейные относительные приросты на второй год жизни бурого терпуга составляют в среднем 0.2 %, а на третий-пятый уменьшаются до 0.05-0.08, в среднем до 0.07 %. Относительные суточные весовые приросты в среднем составляют: за первый год - 1.6 %, за второй - 0.5 %, за третий-пятый - 0.3 %. Динамика массы тела в целом коррелирует с динамикой линейных размеров, но при этом имеет место и снижение веса тела в весенние месяцы, по сравнению с осенними.

Первое годовое кольцо на чешуе бурого терпуга отмечается в среднем на 9-ом склерите. В дальнейшем, годовые кольца чаще всего фиксировались на 14-м, 18-м, 21-м и 24-м склеритах.

Длительность формирования одного склерита на чешуе бурого терпуга с возрастом, несомненно, существенно увеличивается. В первой годовой зоне закладывается 8-10 склеритов, во второй - 4-5, в третьей - 3-4, а в четвертой и пятой по 3. Уменьшение числа склеритов и вариабельности их количества в годовых зонах (до нуля на последних годовых кольцах) было отмечено и у южного одноперого терпуга (Вдовин, 1987). Предполагая, что с пятого года жизни годовые приросты длины тела составляют 9-15 мм, максимальный предельный возраст бурого терпуга залива Петра Великого можно приблизительно оценить в 8-12 лет. Как показали исследования, средняя продолжительность жизни бурого терпуга в заливе Петра Великого не превышает 5-6 лет.

4.2. Пятнистый терпуг

Первый год жизни пятнистого терпуга характеризуется в основном интенсивным увеличением ростовых показателей, затем линейные приросты (в абсолютном выражении) постепенно замедляются, а прирост массы растет. Однако наиболее объективным показателем считается не абсолютный прирост, а скорость роста, которая выражается в относительных единицах (Рикер, 1983). Как показали расчеты, относительный суточный линейный прирост у пятнистого терпуга в первый год в среднем составил 0.904 %. В последующие 2, 3, 4 и 5-й годы этот показатель равен соответственно 0.107, 0.063, 0.054 и 0.036 %. Относительный суточный прирост массы тела с первого по пятый годы составил 2.9, 0.36, 0.26, 0.16, 0.14 %. Можно констатировать, что самый высокий темп роста наблюдается на первом году жизни.

Первая годовая зона у большинства особей пятнистого терпуга содержит 9 склеритов, при этом часто на 4-5 склерите отмечается мальковое кольцо. В дальнейшем (со второго по пятое), годовые кольца закладываются в основном с равным интервалом в 4 склерита. Второе годовое кольцо прослеживается большей частью на 13 склерите, третье - на 17, четвертое - на 21, а пятое - на 24-м.

По нашему мнению, предельный возраст и средняя продолжительность жизни пятнистого терпуга сопоставимы с таковыми показателями бурого терпуга и составляют соответственно 10-12 и 5-6 лет.

Как показали исследования, пятнистый терпуг имеет схожий характер роста с бурым терпугом. При этом на первом году жизни скорость роста пятнистого терпуга превышает этот показатель бурого (относительный суточный линейный прирост 0.904 и 0.78 % соответственно). Абсолютные приросты за этот период для двух видов в среднем составляют для пятнистого 115 и для бурого 98.5 мм. Начиная со второго года скорость роста пятнистого терпуга значительно снижается и относительные приросты у этого вида в среднем ниже, чем у бурого терпуга. Однако, если сравнивать приросты в абсолютном выражении, то по этому показателю пятнистый терпуг превышает бурого.

Глава 5. Питание

5.1. Питание бурого терпуга

Спектр питания бурого терпуга в заливе Петра Великого довольно широк и включает не менее 56 видов беспозвоночных и рыб (Пущина, Антоненко, 2000). Наибольшим разнообразием по числу видов (16) отличалась группа десятиногих ракообразных, она же составляла основу рациона рыб всех исследованных возрастных групп. Несмотря на высокую частоту встречаемости, амфиподы имели второстепенное значение, к этой же категории относились изоподы, полихеты, а в отдельных случаях - рыбы и икра рыб. Роль остальных животных в питании терпуга незначительна.

В пище сеголетков (0+) декаподы были представлены преимущественно молодью прибрежных крабов (*Hemigrapsus sanguineus* и *H. penicillatus*), раками-отшельниками и мелкими креветками (*Palaemon macrodactylus*, *Spirontocaris ochotensis morozani*). Значение этих ракообразных было особенно велико в летний период. Весной и осенью в желудках преобладали изоподы и, в меньшей степени, амфиподы. Из изопод в апреле-мае сеголетки предпочитали молодь *Idotea ochotensis*, а в сентябре-октябре более крупных рачков этого вида, а также *Gnoringosphaeroma ovatum*. Из амфипод во все месяцы наиболее часто встречались *Amphithoe tarasovi* и *Pontogeneia rostrata*, а из полихет - *Nereis* sp. и крышечки *Hydroides ezoensis*.

У терпугов в возрасте от 1+ до 5+ лет десятиногие раки являлись основным объектом питания во все исследованные сезоны (Пущина, Антоненко, 2000). С ростом рыб увеличивалось потребление прибрежных крабов (в среднем от 14.9 до 33 % по массе) и частота встречаемости раков-отшельников, хотя значение последних по массе существенно не менялось. В летнее время в пищевых комках двух- и трехлеток была весьма высока доля креветок *Palaemon macrodactylus* (24-53 % по массе), а осенью у рыб более старшего возраста - доля креветок семейства *Pandalidae* (около 19 %).

Спектр питания бурого терпуга с увеличением возраста расширяется. Это связано, по всей видимости, с большей миграционной активностью и более широким диапазоном распространения старших возрастных групп.

Степень накормленности терпуга была довольно высокой во все исследованные сезоны (рис. 4). Наибольшие средние индексы наполнения желудков наблюдались у сеголетков и у рыб старше трех лет. Интенсивность питания сеголетков от весны к осени постоянно возрастала, а в остальных возрастных группах снижалась, достигая минимальных значений в период нереста (вторая половина сентября - октябрь).

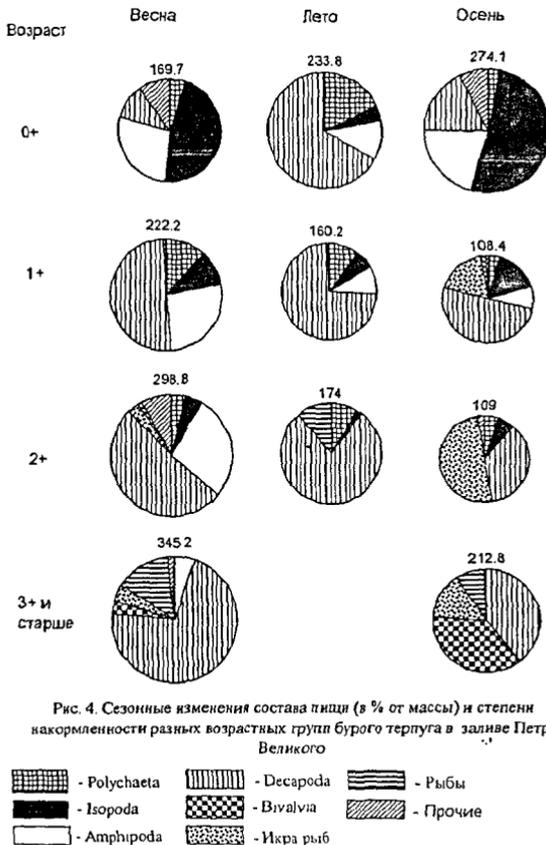


Рис. 4. Сезонные изменения состава пищи (в % от массы) и степени накормленности разных возрастных групп бурого терпуга в заливе Петра Великого

Цифры над диаграммами означают средние индексы наполнения желудков, $\%_{000}$

5.2. Характеристика питания пятнистого терпуга и его трофические взаимоотношения с бурым терпугом

В пищевом спектре пятнистого терпуга было обнаружено 27 видов беспозвоночных и рыб. Основным кормом сеголетков терпуга в заливе Петра Великого в мае-августе были массовые представители прибрежного зоопланктона – мизиды (преимущественно *Neomysis mirabilis*), второстепенным – песчаный шримс *Crangon septemspinosa*. Следует отметить, что в мае-июне шримс в желудках рыб почти не встречался, а в июле-августе доля его в пище составила уже 37 % по массе, что очевидно связано с началом перехода сеголетков к придонному образу жизни.

По мере роста пятнистого терпуга характер его питания менялся. Значение мизид в рационе половозрелого терпуга резко сократилось, а ведущее место приобрели десятиногие ракообразные и рыба. В качестве второстепенного корма терпугом использовалась икра сельди, мягкие ткани брюхоногих и двустворчатых моллюсков.

В уловах малькового и закидного неводов в прибрежье северо-восточной части Амурского залива бурый и пятнистый терпуги встречались вместе, что позволяет сравнить спектры их питания и оценить возможность пищевой конкуренции. Ведущее место в рационе бурого терпуга (более 50 % по массе), как и у пятнистого, занимают десятиногие ракообразные. Однако набор компонентов основного корма этих терпугов существенно различается. Сеголетки пятнистого терпуга в мае-августе потребляли преимущественно мизид, а бурого – изопод, амфипод и прибрежных крабов сем. *Grapsidae*, имеющих ничтожно малое значение или вовсе отсутствующих в желудках первого вида. Доля мизид и других планктеров в пище молоди бурого терпуга составляла менее 5 % по массе. Взрослые особи пятнистого терпуга питались главным образом раками-отшельниками и молодью рыб, в то время как бурого – прибрежными крабами, креветками и отчасти раками-отшельниками, значение которых по массе в среднем не превышало 8 %. Доля рыбной пищи в рационе пятнистого терпуга была на порядок выше, чем у бурого (в среднем около 23 и 5 % по массе соответственно). Расхождения наблюдались так же в потреблении общих для обоих тер-

пугов компонентов второстепенного и дополнительного корма (моллюсков, икры сельди и других).

Исследования показали, что бурый и пятнистый терпуги относятся к симпатрическим видам со сходными чертами экологии. Как известно, значительное перекрытие ниш обычно связано со слабой конкуренцией (Пианка, 1981). Во всяком случае, исходя из вышесказанного, будет правильным отметить отсутствие напряженных пищевых конкурентных отношений (очевидное даже без расчета индекса пищевого сходства) у бурого и пятнистого терпугов, обитающих в заливе Петра Великого.

Глава 6. Размножение и развитие

6.1. Бурый терпуг

Как показали исследования, значительная часть самцов бурого терпуга в заливе Петра Великого достигает половой зрелости уже на первом году жизни. К третьему году все особи становятся половозрелыми, при этом темп полового созревания у самцов выше, чем у самок. Необходимо отметить, что данное явление (созревание на первом году жизни) характерно и для очень близкого, но более теплолюбивого вида - однолинейного терпуга - *Hexagrammos agrammus* (Kurita, Okiyama, 1996).

Нерест в заливе Петра Великого начинается в последней декаде августа. На сентябрь приходится максимальные значения гонадо-соматического индекса для обоих полов, а во второй половине октября нерест, вероятно, полностью заканчивается. Нерестится бурый терпуг на глубине 0.5-6 м, большей частью на 1.5-3 м в зарослях водорослей; икра откладывается на камни в зарослях водной растительности. В одном гнезде может быть от 2 до 6 кладок икры (Горбунова, 1962; Бабанина и др., 1990). По всей видимости, кладки в гнезде откладываются разными самками. Самец охраняет гнездо с кладками икры.

При инкубации оплодотворенной икры бурого терпуга в искусственных условиях было установлено, что массовый выход личинок из икры происходит на 25-е сутки после начала дробления (середина октября). Только что выклюнувшиеся личинки имели размеры 6-7 мм и яркую желтовато-зеленую окраску.

Глава 7. Численность и биомасса раздельноперых терпугов в заливе Петра Великого

7.1. Пятнистый терпуг

Для определения запасов пятнистого терпуга (так же как и для бурого) ранее использовался стандартный коэффициент уловистости донного трала равный 50 % (Борец, 1985; Гаврилов и др., 1988; и др.). Оценки запасов пятнистого терпуга, с использованием этого коэффициента, варьировали от 1.19 до 4.99 млн. экз., т. е. различались в 4.2 раза. Колебания оценок запасов, рассчитанных по дифференцированным коэффициентам уловистости значительно меньше - максимальная оценка превышает минимальную в два раза. Подобное сравнение позволяет предположить, что вариабельность оценок запасов со стандартным коэффициентом уловистости обусловлена его слабой разрешающей способностью, поскольку при этом не учитываются изменчивость плотности скоплений и размерного состава рыб. Отсюда следует, что величина среднего улова (улова на усилие) не является пропорциональной запасу. Отметим, что и сама величина стандартного коэффициента оказалась явно завышенной. В среднем, рассчитанные нами оценки численности пятнистого терпуга оказались в 6.7 раза, а биомассы в 5.8 раза выше величин полученных с использованием стандартного коэффициента уловистости донного трала и составляют 14.52 млн. экз. и 4.19 тыс. т. соответственно.

7.2. Бурый терпуг

Вопрос о численности бурого терпуга ранее никогда не вставал. Во время учетных съемок, проанализированных в публикациях, он просто был отнесен к малочисленным видам (Гаврилов и др., 1988; Борец, 1990).

В связи с тем, что основные концентрации бурого терпуга приурочены к малым глубинам (менее 5 м), не доступным для донного трала, была предпринята попытка оценить величину запаса бурого терпуга, пользуясь данными уловов малькового невода, водолазных погружений и донного трала.

Плотность концентраций бурого терпуга выше пятиметровой изобаты в июле-сентябре составляет в среднем 112 ± 0.49 тыс. экз./км². Данная величина

составляет примерно половину (53 %) от средней плотности в апреле-июне и октябре-ноябре (211 ± 0.61 тыс. экз./км²). Примем допущение, что численность бурого терпуга на мелководье в июле-сентябре составляет половину от его общей численности. Площадь батиметрической зоны 0-5 м залива Петра Великого определена нами приблизительно в 400 км². Средняя плотность концентраций на глубинах до 5 м в июле-сентябре в пределах ошибки колеблется от 63 до 161 тыс. экз./км² в численном выражении, а в весовом - от 3.1 до 7.9 т/км². Соответствующие оценки запаса составят 25-64 млн. экз. и 1.2-3.2 тыс. т. Численность бурого терпуга на глубинах более 5 м будет характеризоваться теми же оценками, а биомасса составит 2.3-6.1 тыс. т. Общая численность и биомасса бурого терпуга в заливе Петра Великого по нашему мнению равняется 50 млн. экз. и 3.3 тыс. т. соответственно. Данные оценки следует рассматривать как экспертные.

Глава 8. Гибриды *Hexagrammos agrammus* X *H. octogrammus*

В зонах совместного обитания однолинейного и бурого терпугов ранее были обнаружены гибриды между раздельноперыми терпугами. Такие гибридные особи известны из прибрежных вод о. Хоккайдо (Yabe et al., 1991; Yabe, 1994) и из залива Петра Великого (Баланов, Антоненко, 1999). Было показано, что именно однолинейный и бурый терпуги являются родительскими видами гибридов в заливе Петра Великого.

В уловах малькового и закидного неводов в заливах Посьета и Амурском в 1997-1999 гг. было отмечено 28 экземпляров гибридных особей (*Hexagrammos agrammus* X *H. octogrammus*) длиной от 49 до 258 мм. Возраст этих рыб варьировал от 0+ до 3+ лет. Особи однолинейного терпуга в норме имеют на теле только одну боковую линию и 4 заглазничные мочки на голове. Бурый терпуг имеет 5 боковых линий и 2 заглазничные мочки. Внутривидовая изменчивость этих признаков у родительских видов, по данным Е.П. Рутенберга (1962) и G. Shinohara (1994) отсутствует. Гибридные особи имели промежуточный набор признаков.

Наиболее часто полностью отсутствовала у гибридов 4-я боковая линия (46.4 %), а частично отсутствовала 2-я (60.7 %). При этом у большинства таких

рыб было либо две пары (46.4 %) либо одна пара (39.3 %) заглазничных мочек на голове, но иногда встречались особи с тремя мочками (14.3 %).

Необходимо отметить, что гибриды никогда не ловились отдельно от бурого терпуга, встречаясь в одних и тех же местах в соотношении 1 экз. первого на 25-30 экз. второго вида, соответственно. Неудивительно, что близкие по морфологии к бурому терпугу гибриды занимают точно такую же пространственную нишу в сообществах прибрежных морских трав.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Распределение бурого и пятнистого терпугов в заливе Петра Великого в целом имеет схожий характер. Оба вида распространены вдоль всего побережья залива Петра Великого, при этом пятнистый терпуг, являясь политопным видом, распределяется более равномерно. Личинки и мальки обоих видов проходят пелагическую стадию, обитая в поверхностных слоях воды и приурочены к прибрежной поверхностной водной массе, где молодь бурого терпуга переходит к донному образу жизни раньше пятнистого.

2. Бурый терпуг является более мелководным видом и в теплый период года не опускается глубже 40 м. Пятнистый терпуг - значительно более подвижная и миграционноактивная рыба, распространяется до глубины 70 м. Наиболее существенные различия в распределении терпугов проявляются в зимний период, когда основная масса пятнистого терпуга (исключая молодь) отходит на большие глубины, достигая кромки шельфа, а бурый терпуг в своем большинстве (исключая самых крупных особей) концентрируется в кутовых частях заливов.

3. Бурый и пятнистый терпуги обладают схожим характером роста, при этом пятнистый терпуг является более быстрорастущим видом. Средняя продолжительность жизни обоих видов в заливе Петра Великого не превышает 5-6 лет. Наиболее массовые возрастные группы в уловах как бурого так и пятнистого терпугов представлены трех- и четырехлетками. Максимальный возраст бурого и пятнистого терпугов оценивается нами в 8-12 лет.

4. Бурый терпуг обладает более широким спектром питания и меньшей пищевой избирательностью, нежели пятнистый. Ведущее место в рационе бурого и пятнистого терпугов занимают десятиногие ракообразные, однако, основной набор компонентов корма этих терпугов существенно различается. Так, сеголетки пятнистого терпуга потребляют преимущественно мизид, а бурого терпуга – изопод, амфипод и прибрежных крабов сем. *Grapsidae*. Взрослые особи пятнистого терпуга питаются главным образом раками-отшельниками и молодой рыб, в то время как бурого - прибрежными крабами и креветками. Анализ питания бурого и пятнистого терпугов в заливе Петра Великого показал отсутствие напряженных пищевых конкурентных отношений у этих видов.

5. Половой зрелости бурый и пятнистый терпуги достигают на втором-третьем году, однако, часть особей бурого терпуга становится половозрелыми к концу первого года жизни, при этом темп полового созревания у самцов выше, чем у самок. На ранних стадиях онтогенеза бурый терпуг несколько опережает пятнистого, это проявляется в более поздних сроках закладки глазных зачатков, появлении меланофоров, начале пигментации сетчатки и переходе на внешнее питание.

6. Гибриды между бурым и однолинейными терпугами встречаются повсеместно в западной части залива Петра Великого. Все пойманные гибридные особи были самками, у которых отмечено значительное варьирование основных видоспецифичных для родительских видов признаков (количество боковых линий и заглазничных мочек) и нестандартный характер закладки годовых колец на чешуе.

7. Полученные с помощью дифференцированных коэффициентов уловистости трала оценки численности и биомассы бурого и пятнистого терпугов позволяют пересмотреть их промысловое значение в заливе Петра Великого. Численность данных видов по усредненным оценкам равняется для бурого - 50 млн. экз., для пятнистого - 14.52 млн. экз. и биомасса 3.3 тыс. т и 4.19 тыс. т. соответственно.

Основное содержание диссертации изложено в следующих работах:

- Антоненко Д.В. Новые данные о гибридах *Hexagrammos agrammus* X *H. Octogrammus* в водах залива Петра Великого (Японское море) // Тез. докл. Конф. «Современные проблемы систематики рыб». Санкт-Петербург, Зоологический институт РАН. 1998. С. 14.
- Антоненко Д.В. О размножении бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 1999. Т. 25, № 2. С. 90-91.
- Антоненко Д.В. Инкубация икры и подращивание личинок пятнистого терпуга (*Hexagrammos stelleri*) в искусственных условиях // Тез. докл. «Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов». Владивосток: ТИПРО-центр. 1999. С. 7-8.
- Баланов А.А., Антоненко Д.В. Первое обнаружение гибридов *Hexagrammos agrammus* x *H. octogrammus* и новые данные о встречаемости *H. agrammus* (Hexagrammidae) в водах залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. 1999. Т. 39, № 2. С. 165-172.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В., Соколовская Т.Г. Распределение звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в заливе Петра Великого // Биол. моря. 1997. Т. 23, № 4. С. 227-233.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В. Рост и возраст бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. 1998. Т. 38, № 1. С. 87-91.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В. Распределение бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в заливе Петра Великого. // Известия ТИПРО. 1998. Т. 123. С. 112-117.
- Пушина О.И., Антоненко Д.В. Питание бурого терпуга (*Hexagrammos octogrammus*) в Амурском заливе (Японское море) // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 3. С. 37-41.
- Антоненко Д.В., Вдовин А.Н. Сезонное распределение пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (*Scorpaeniformes, Hexagrammidae*) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. В печати.
- Vdovin A.N., Antonenko D. V. New approach to estimation of fish stocks using the area method, as illustrated by the white spotted greenling (*Hexagrammos stelleri*) of Peter the Great Bay (sea of Japan) // North Pacific Marine Science Organization (PICES), Eight annual meeting, abstracts. Vladivostok, 1999. P. 95.