

Д.В.Антоненко, О.И.Пущина

**ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ ТЕРПУГОВЫХ РЫБ
РОДА *HEXAGRAMMOS* В ЗАЛ. ПЕТРА ВЕЛИКОГО
(ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

Раздельноперые, или бровастые, терпуги — эндемики северной Пацифики, широко распространенные в окраинных морях и прибрежных частях Тихого океана от Восточно-Китайского моря на западе и Калифорнии на востоке до Берингова пролива на севере. В основном это прибрежные виды, ведущие донный и придонный образ жизни. В зал. Петра Великого встречаются 5 видов терпуговых рыб рода *Hexagrammos*: обычные для залива бурый (*H. octogrammus*) и пятнистый (*H. stelleri*), редкий однолинейный (*H. agrammus*) и очень редкий курильский, или зайцеголовый (*H. lagocephalus*), терпуги (Соколовская и др., 1998). Кроме этого, в юго-западной части залива отмечены поимки японского (*H. otakii*) терпуга (Yabe et al., 1997, 2000).

Традиционно эти рыбы относились к малочисленным непромысловым видам, однако в последние годы пересмотрены представления о промысловом значении бурого и пятнистого терпугов и их роли в прибрежных ихтиоценозах (Вдовин, Антоненко, 1998а; Gomelyuk, Leunov, 1999; Vdovin, Antonenko, 1999; Гомелюк, 2000). Тем не менее степень изученности многих аспектов биологии раздельноперых терпугов остается на недостаточном уровне. В большинстве публикаций, касающихся этой группы, содержится фрагментарная информация, а в четырех наиболее обширных сводках рассматриваются в основном вопросы систематики семейства терпуговых (Рутенберг, 1962; Shinohara, 1994), а также их размножение и развитие (Горбунова, 1962; Kendall, Vinter, 1984).

В настоящей работе обобщаются результаты оригинальных исследований и литературные сведения о размножении, развитии, росте, питании и распределении двух симпатрических видов терпугов — бурого и пятнистого. Кроме того, приводятся данные о встречаемости однолинейного и японского терпугов и гибридов между бурым и однолинейным терпугами в зал. Петра Великого.

В основу работы легли данные 7 учетных съемок по оценке ихтиофауны зал. Петра Великого, проведенных ТИПРО-центром в 1990–1996 гг. с апреля по декабрь в диапазоне глубин 5–300 м донными 20,0 и 27,1-метровыми тралами типа ДТ/ТВ с ячеей в кутце 30 мм, а также материалы, полученные из уловов закидного, малькового неводов и ставных сетей. Всего обработано 1459 траловых карточек. Соответственно у бурого и пятнистого терпугов промерено 1250 и 3489 экз., взято на биологический анализ 486 и 332 экз., определен возраст у 348 и 226 особей и обработано желудков 158 и 94 экз. (Вдовин, Антоненко, 1998а, б, 2001; Антоненко, 1999; Пущина, Антоненко, 2000).

Материалом для исследования размножения и развития отдельно-первых терпугов на ранних стадиях онтогенеза послужили сборы икры бурого и пятнистого терпугов и дальнейшая ее инкубация в искусственных условиях, а также личинки и мальки, пойманные планктонной сетью Джеди, мальковым и закидным неводами в зал. Петра Великого. *Работы по инкубации икры и подращиванию личинок выполнялись сотрудницей ИБМ ДВО РАН В.П.Гньюбкиной, которой авторы выражают искреннюю благодарность.*

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

Размножение и развитие

Нерест бурого терпуга в зал. Петра Великого начинается в последней декаде августа. На сентябрь приходятся максимальные значения гонадо-соматического индекса для обоих полов, а во второй половине октября нерест, вероятно, полностью заканчивается (Антоненко, 1999). Нерестится бурый терпуг на глубине 0,5–6,0 м, большей частью — 1,5–3,0 м; икра откладывается на камни в зарослях водной растительности. Икрометание порционное. В период нереста в яичниках у самок обычно содержится 3 размерные группы ооцитов: 1,5–2,0, 1,0–1,5 и менее 1,0 мм. В текущем нересте, как правило, выметывается икра первых двух размерных групп. Ооциты менее 1 мм являются генерацией следующего года. В одном гнезде может быть от 2 до 20 кладок икры, в среднем 6–7 (Горбунова, 1962; Бабанина и др., 1990; Munehara et al., 2000). Икра в гнезда откладывается разными самками. Как у всех терпуговых рыб, забота о потомстве выражена в охране самцом гнезда с кладками икры.

Анализ имеющихся у нас многолетних данных по динамике созревания половых продуктов пятнистого терпуга в июне—ноябре в зал. Петра Великого показал, что в преднерестовом и нерестовом состоянии особи этого вида находятся в сентябре—октябре, а в конце октября нерест в заливе заканчивается. Нерестится пятнистый терпуг при температуре воды около 11 °С вблизи берегов в местах с сильными приливо-отливными течениями (Patten, 1980; Левин, 1986; DeMartini, 1986). Нерестилища обычно расположены несколько глубже, чем у бурого терпуга, на глубине 2,5—8,0 м, на участках с песчано-каменистым и каменистым грунтом. Так же как у бурого терпуга, икрометание порционное, в яичниках присутствует три генерации икры: две выметываются во время текущего нереста, а наиболее мелкие икринки — генерация следующего года. Терпуг чаще всего откладывает икру на бурые водоросли, прикрепленные к камням, и на камни. Количество икринок в одной кладке варьирует от 1580 до 9660 шт. (DeMartini, 1986). Количество кладок в гнезде 3–7, но может быть и больше. Как и у большинства терпугов, в одно гнездо, охраняемое самцом, откладывают икру несколько самок (DeMartini, 1986). Интересно отметить, что при приближении аквалангиста к кладкам икры самец пятнистого терпуга ведет себя агрессивно, нападая на объект раздражения, а бурый терпуг затаивается в укрытии. Такая реакция на опасность является для него стандартной не только во время нереста, но и в период нагула.

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

Период эмбрионального развития пятнистого терпуга в среднем длится 27–28 сут. Размеры вылупившихся личинок составляют 7–8 мм, при этом они гораздо менее интенсивно окрашенные, чем личинки бурого терпуга. В возрасте 3 мес (январь) длина личинок бурого терпуга составляет 28–35 мм, а пятнистого — 30–45 мм.

В апреле—мае мальки бурого терпуга в возрасте 6–7 мес переходят от пелагического образа жизни к донному. В это время они встречаются в уловах малькового и закидного неводов в зарослях водной растительности. Они имеют длину 60–70 мм, чешую с 4–5 склеритами и характерную для взрослых особей бурую окраску с остатками пелагической. К концу первого года жизни (август—сентябрь) молодь бурого терпуга достигает длины 90–120 мм.

Молодь пятнистого терпуга проводит в пелагиали практически весь первый год жизни и начинает переходить к придонному образу жизни в августе—сентябре при длине 120–130 мм.

Рост и возраст

По темпу роста на первом году жизни бурый терпуг уступает пятнистому как в относительном, так и в абсолютном выражении (рис. 1, 2). Это связано, по-видимому, с различной стратегией выживания молоди этих видов. Так, молодь бурого терпуга сравнительно быстро проходит пелагическую стадию и переходит к донному образу жизни, при этом она концентрируется на малых глубинах (где отсутствуют крупные хищники) в районах с множеством потенциальных укрытий, в зарослях водной растительности. Основным способом выживания молоди бурого терпуга является избегание воздействия хищников в малодоступных для них участках.

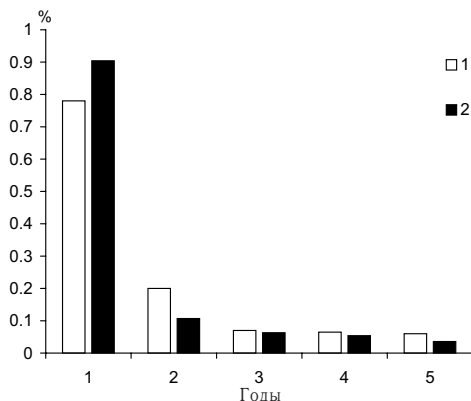


Рис. 1. Относительные суточные линейные приросты бурого (1) и пятнистого (2) терпугов с 1 по 5-й год жизни

Fig. 1. Relative daily linear growth of masked (1) and whitespotted (2) greenlings from 1 to 5 years

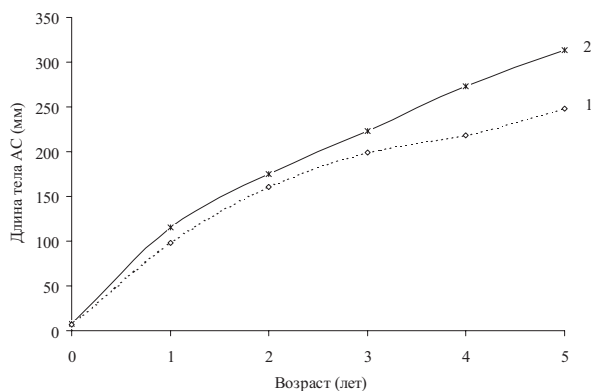


Рис. 2. Линейный рост бурого (1) и пятнистого (2) терпугов с 1 по 5-й год жизни (по данным обратных расчетов)

Fig. 2. The growth of masked (1) and whitespotted (2) greenlings during first 5 years of life (based on the back calculated data)

Молодь пятнистого терпуга довольно продолжительное время держится в пелагиали, и, по всей видимости, основным способом выживания для нее является быстрое увеличение размеров тела.

Начиная со второго года жизни относительные среднесуточные линейные приросты у пятнистого терпуга резко снижаются, что связано, вероятно, с половым созреванием. У бурого терпуга уменьшение темпов роста происходит более плавно и со второго года жизни его относительные линейные приросты превышают эти показатели у пятнистого (см. рис. 1). Однако абсолютные приросты длины тела пятнистого терпуга на протяжении всей жизни выше таковых у бурого (рис. 2). В целом средняя продолжительность жизни обоих видов в зал. Петра Великого сопоставима и не превышает возраста 5–6 лет. Однако пятнистый терпуг как более быстрорастущий вид достигает в среднем больших размеров.

Из всех представителей рода *Hexagrammos* бурый терпуг имеет наименьшие размеры тела. По данным Е.П.Рутенберга (1962), его длина может достигать 35 и даже 42 см (максимальный размер из района Камчатки). По нашим данным, в зал. Петра Великого максимальная длина бурого терпуга не превышает 36 см (АС). Имеющиеся свидетельства о поимке в заливе бурого терпуга более крупных размеров скорее всего относятся либо к пятнистому, либо к японскому терпугам. Средняя длина пятнистого терпуга не превышает 35, а максимальная — 42 см (АС).

В основном бурый терпуг достигает половой зрелости быстрее пятнистого. Уже к концу первого года жизни часть его особей (преимущественно самцы) становятся половозрелыми, тогда как пятнистый терпуг начинает созревать к концу второго года жизни. На третий год практически все особи рассматриваемых видов становятся половозрелыми (рис. 3). Кроме бурого терпуга, на первом году жизни созревает также наиболее экологически близкий к нему вид — однолинейный терпуг (Kurita, Okiyama, 1996).

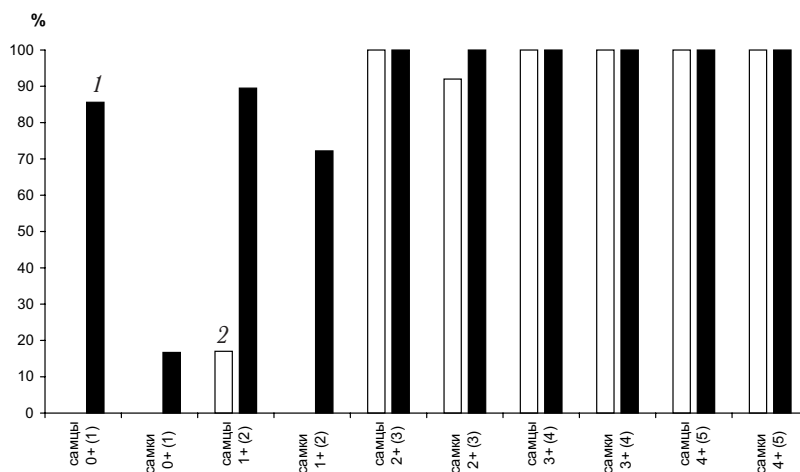


Рис. 3. Количество половозрелых особей бурого (1) и пятнистого (2) терпугов в возрасте от 0+ до 4+ лет, %

Fig. 3. The number of matured individuals of masked (1) and whitespotted (2) greenlings in the age of 0+–4+ years, %

Питание

Известно, что по способу питания бурый и пятнистый терпуги — хищники, осуществляющие активный поиск добычи (Гомелюк, 2000). В период прохождения пелагической стадии их сеголетки потребляют мас-

совые и доступные по размерам формы мезо- и ихтиопланктона (Матюшин, Федотов, 1992; Максименков, 1999). В зал. Петра Великого к числу главных кормовых объектов молоди бурого терпуга, перешедшей к донному образу жизни, относятся амфиподы, тонкопанцирные раки, раки-отшельники, а взрослых рыб — амфиподы, креветки, моллюски (Матюшин, Федотов, 1992; Gomelyuk, Leunov, 1999). Пятнистый терпуг питается преимущественно креветками, рыбами и моллюсками (Гомелюк, 2000).

Как показали наши исследования (Пушина, Антоненко, 2000), в прибрежье северо-восточной части Амурского залива основным кормом молоди бурого терпуга с апреля по октябрь являются изоподы и десятиногие раки, второстепенным — амфиподы и многощетинковые черви, дополнительным — мизиды и некоторые другие беспозвоночные (Stenopoda, Soropoda, Cumacea) (см. таблицу). Весной и осенью в желудках сеголетов по массе преобладают изоподы (соответственно 46,4 и 51,2 %), представленные в основном *Idotea ochotensis* и *Gnoringoshaerota ovatum*, а летом — декаподы (главным образом прибрежные крабы *Neomigrapsus penicillatus* и *N. sanguineus* — 40,1 %, а также креветка *Palaemon macrodactylus* — 17,6 %) (рис. 4). Следует отметить, что из всех пищевых компонентов молоди терпуга наибольшей частотой встречаемости отличаются амфиподы, однако даже максимальная их доля по массе, наблюдаемая весной, не превышает 28 %.

Характеристика питания бурого и пятнистого терпугов в Амурском заливе
The characteristic of feeding of masked and whitespotted greenlings
in Amursky Bay

Компонент пищи	Бурый терпуг				Пятнистый терпуг			
	Молодь		Взрослые		Молодь		Взрослые	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Polychaeta	24,1	8,4	42,5	3,8	11,1	+	11,1	0,4
Isopoda	48,3	34,1	20,8	3,5	8,3	0,9	—	—
Amphipoda	62,1	17,7	55,0	10,3	16,7	0,2	—	—
Mysidacea	13,8	4,4	5,8	1,5	72,2	75,3	18,5	2,8
Decapoda:	44,8	35,0	85,0	57,0	19,4	22,4	79,6	44,9
Pandalidae	3,4	3,2	4,2	3,7	—	—	—	—
Hippolytidae	13,8	3,4	20,0	3,2	—	—	1,9	0,1
Palaemonidae	3,4	6,4	16,7	9,2	—	—	—	—
Crangonidae	—	—	4,2	0,7	19,4	22,4	13,0	3,5
Callinassidae	—	—	4,2	3,1	—	—	3,7	1,3
Paguridae	17,2	7,1	35,0	7,3	—	—	68,5	35,8
Majidae	—	—	—	—	—	—	16,7	4,2
Grapsidae	10,3	14,9	48,3	29,8	—	—	—	—
Gastropoda	—	—	12,5	1,2	—	—	11,1	9,7
Bivalvia	—	—	1,7	6,4	—	—	3,7	9,9
Pisces	—	—	9,2	6,3	2,8	1,0	27,8	22,9
Pisces, ova	—	—	23,2	10,0	2,8	0,2	9,3	9,1
Прочие	6,8	0,4	—	—	—	—	1,9	0,3
Средняя длина рыб, см	9,7		17,8		8,4		28,4	
Число желудков, шт.	29		129		39		55	
Число пустых желудков, %	6,9		7,0		7,7		1,8	

Примечание. 1 — частота встречаемости пищевых компонентов, %; 2 — доля пищевых компонентов по массе, %; + — менее 0,1 % массы пищи.

По мере роста бурого терпуга значение мелких бентических и нектобентических животных (полихет, изопод, амфипод) в его рационе замет-

но сокращается. Ведущая роль в питании взрослых особей этого вида принадлежит декаподам: в первую очередь прибрежным крабам, *P. macrodactylus* и другим креветкам, в меньшей степени ракам-отшельникам *Pagurus brachiomastus*, *P. middendorffi*, *P. pectinatus*. Остальные ракообразные, полихеты, моллюски, икра и молодь рыб относятся к категории второстепенного либо дополнительного корма. Потребление бурым терпугом прибрежных крабов в сезонном плане меняется незначительно (31,7–26,2 % по массе), но в летние месяцы доля декапод в рационе рыб возрастает до 77 % за счет креветок (41 %), молодь которых в это время оседает в зарослях zostеры. Осенью, в период нереста, в желудках взрослого терпуга появляется икра рыб (в том числе и собственная) и мягкие ткани двустворчатых моллюсков, а доля декапод снижается до 40 %. В целом же моллюски, как и рыбы (преимущественно из семейств *Stichaeidae* и *Cottidae*), поедаются бурым терпугом редко и в основном крупными особями старше трех лет.

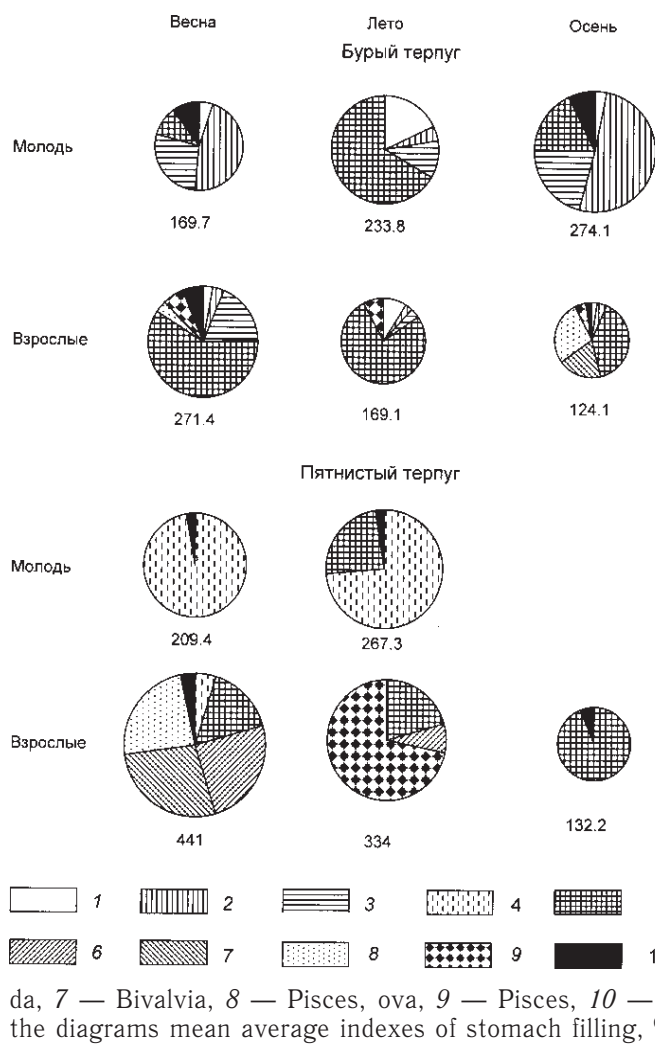


Рис. 4. Сезонные изменения состава пищи (% от массы) и степени наполненности бурого и пятнистого терпуга в прибрежье северо-восточной части Амурского залива: 1–10 — состав пищи (1 — Polyhaeta, 2 — Isopoda, 3 — Amphipoda, 4 — Mysidacea, 5 — Decapoda, 6 — Gastropoda, 7 — Bivalvia, 8 — Pisces, ova, 9 — Pisces, 10 — прочие). Цифры под диаграммами означают средние индексы наполнения желудка, ‰

Fig. 4. Seasonal changes of food composition (%) and degree of repletion of masked and whitespotted greenlings in shallows of northeastern part of Amur Bay (Peter the Great Bay): 1–10 — food composition (1 — Polyhaeta, 2 — Isopoda, 3 — Amphipoda, 4 — Mysidacea, 5 — Decapoda, 6 — Gastropoda, 7 — Bivalvia, 8 — Pisces, ova, 9 — Pisces, 10 — other). The ciphers under the diagrams mean average indexes of stomach filling, ‰

Сравнение полученных материалов с литературными данными свидетельствует о существовании локальных различий в составе пищи бурого терпуга в зал. Петра Великого, особенно заметных у молоди. По мнению В.М.Матюшина и П.А.Федотова (1992), в бухте Витязь (зал. Посьета) основу рациона терпуга первых лет жизни с апреля по сентябрь со-

ставляют амфиподы. В Амурском же заливе, по сведениям В.Е.Гомелюка и В.П.Леунова (Gomelyuk, Leunov, 1999) и нашим наблюдениям, амфиподы являются второстепенным кормом даже для сеголеток, уступая по своему значению изоподам и декаподам в районе исследований и тонкопанцирным ракам в бухте Алексеева. Поскольку бурому терпугу свойственна небольшая пищевая избирательность (Матюшин, Федотов, 1992), то упомянутые различия его пищевых спектров обусловлены, очевидно, меньшим обилием фауны амфипод Амурского залива по сравнению с зал. Посыета, что подтверждается данными ряда авторов (Павлючков, 1975; Волова и др., 1980; Климова, 1980; Кафанов и др., 1984).

Состав и соотношение кормовых организмов в рационе пятнистого терпуга в прибрежье Амурского залива, по нашим наблюдениям, существенно отличается от таковых бурого. Главное место в питании его сеголеток занимают мизиды (в основном *Neomysis mirabilis*), второстепенное — песчаный шримс *Crangon septemspinosa* (см. таблицу). В мае в желудках этих рыб шримс еще не встречается, а в летний период доля его как более крупной добычи составляет уже 24 % массы корма (рис. 4). Декаподы, характерные для молоди бурого терпуга (крабы, креветки, раки-отшельники), в пище пятнистого отсутствуют, а остальные ракообразные (изоподы, амфиподы), полихеты, личинки и икра рыб имеют случайное значение.

По мере роста пятнистого терпуга характер его питания заметно меняется. Потребление мизид взрослыми особями резко сокращается, а ведущую роль, по осредненным данным, приобретает десятиногие (главным образом раки-отшельники) и рыбы. Весной пища терпуга включает в основном мягкие ткани брюхоногих и двустворчатых моллюсков (52,3 %), икру тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (23,8 %) и раков-отшельников (10,1 %), летом — молодь рыб (главным образом японского анчоуса *Engraulis japonicus* и желтого бычка *Acanthogobius flavimanus* — 71,7 %) и раков-отшельников (20,0 %), осенью — раков-отшельников (52,3 %) и песчаного шримса (40,0 %). Как видно из приведенных данных, в желудках взрослого пятнистого терпуга, как и у его молоди, практически отсутствуют прибрежные крабы и креветки — компоненты основного корма бурого терпуга, но доля раков-отшельников и рыб, напротив, на порядок выше.

Индексы сходства пищи одновременно пойманных особей бурого и пятнистого терпугов, рассчитанные по А.А.Шорыгину (1952), весьма невелики, особенно у молоди (не более 1,4 %). У взрослых рыб максимальный СП-коэффициент, обусловленный в основном потреблением рака-отшельника *P. brachiomastus* (9,8 %), отмечается весной — 22,1 %. Летом этот показатель не превышает 5,1 %, осенью — 3,0 %.

Различие пищевых спектров рассматриваемых рыб в бухте Алексеева в августе ранее отмечалось В.Е.Гомелюком (2000) и, по его мнению, было связано с особенностями пищедобывательного поведения терпугов и спецификой занимаемых ими биотопов. Бурый терпуг относительно малоподвижен, не склонен к длительным перемещениям, тяготеет к каменистым субстратам. Его основные потребности, в том числе и пищевые, тесно связаны с дном. Пятнистый терпуг более активен, встречается не только на каменистых, но и на песчаных, песчано-илистых грунтах. Охотится этот вид как на дне, так и в придонном слое и периодически, преследуя добычу, поднимается в толщу воды.

Результаты наших исследований позволяют констатировать значительное расхождение трофических ниш бурого и пятнистого терпугов

на протяжении всего периода их активного нагула и нереста, благодаря чему эти близкородственные виды, часто встречающиеся на одной территории, практически не вступают в обостренные конкурентные отношения и оптимально используют пищевые ресурсы мелководья залива. Судя по динамике накормленности обоих видов терпугов, интенсивность питания их сеголеток довольно высока во все исследованные сезоны и даже несколько возрастает от весны к осени, а взрослых рыб — снижается, достигая минимальных значений в период нереста (рис. 4).

Распределение

Терпуги рода *Hexagrammos*, обитающие в зал. Петра Великого, как и в остальных районах совместного обитания, очень близки друг другу как морфологически, так и по образу жизни. При этом можно отметить следующие различия.

Бурый терпуг ведет донный, относительно малоподвижный образ жизни. Предпочитает малые глубины (0,5–10,0 м), хотя в теплый период года может опускаться до 40 м, и держится преимущественно в зарослях водной растительности. Характер распределения бурого терпуга в процессе онтогенеза значительно меняется. Личинки и мальки ведут пелагический образ жизни и распространяются в прибрежной поверхностной водной массе. Сеголетки бурого терпуга в зал. Петра Великого имеют относительно короткую пелагическую стадию и в апреле—мае начинают переходить к донному образу жизни. По наблюдениям В.Е. Гомельюка и В.П. Леунова (Gomelyuk, Leunov, 1999), молодь, ведущая донный образ жизни, предпочитает глубины 0,5–1,5 м в местах с каменистым грунтом, имеющих множество потенциальных укрытий (крупные камни, впадины, расщелины и др.), тогда как взрослые особи (2+ и старше) держатся в основном на глубине более 5 м, предпочитая участки дна с мидиевыми банками и открытые “полянки” в зарослях zostеры. Это связано, по всей видимости, с распределением хищников, потребляющих молодь бурого терпуга (пятнистый терпуг, восточный морской окунь *Sebastes taczanowskii*, морской окунь Шлегеля *S. shlegeli*, бычок Стеллера *Muohosephalus stelleri*, снежный керчак *M. brandti* и др.). На малых глубинах (0,5–1,5 м) хищные рыбы отсутствуют, но при этом часть молоди элиминируется птицами-ихтиофагами (Gomelyuk, Leunov, 1999). Молодь бурого терпуга ведет территориальный образ жизни. Одна особь охраняет территорию, примерно равную 1,0–2,5 м², и любой потенциальный конкурент немедленно атакуется при попытке проникновения на охраняемую территорию. Взрослые особи не привязаны к определенной территории, и в течение светового дня (период максимальной активности) они могут совершать перемещения в поисках пищи на площади, измеряемой сотнями квадратных метров. Взрослые особи менее агрессивны и антагонистичны друг к другу, чем молодь (Gomelyuk, Leunov, 1999).

Пятнистый терпуг имеет несколько иной характер распределения, нежели бурый. Это связано, видимо, с различиями в физиологии и образе жизни двух видов. Так, пятнистый терпуг гораздо более подвижная рыба по сравнению с бурым, и в отличие от него ведет придонный образ жизни (Гомельюк, Щетков, 1992). Как показали наблюдения за поведением терпугов, в случае опасности типичной реакцией бурого терпуга (как и всех донных малоподвижных рыб) является затаивание (Кручинин и др., 1981), в то время как пятнистый терпуг старается активно уклониться от раздражителя. Кроме того, пятнистый терпуг наиболее политопный

вид рода *Hexagrammos*, обитающий как в зарослях водной растительности на каменистых грунтах, так и на песчаных и илисто-песчаных. Имеются данные, свидетельствующие о том, что пятнистый терпуг переносит значительное опреснение. Некоторые его экземпляры ловились в пресноводном озере (Британская Колумбия), лиманах Амура и Анадыря (Рутенберг, 1962) и на Сахалине в распресненном зал. Пильтун (по нашим наблюдениям). В отличие от бурого, пятнистый терпуг не является территориальным животным. И молодь, и взрослые его особи совершают в поисках пищи довольно значительные перемещения, охотясь на дне и в придонном слое воды (Леунов, 1988). Известно, что пятнистый терпуг иногда собирается в небольшие стайки, чаще всего в период нереста. По образу жизни пятнистый терпуг занимает промежуточное положение между бурым и южным одноперым *Pleurogrammus azonus*. В противоположность бурому, южный одноперый терпуг является стайной, придонно-пелагической рыбой и в течение года мигрирует на довольно значительные расстояния (зимовальные, нагульные, нерестовые миграции) (Вдовин, 1998).

По мнению А.Н.Вдовина и Ю.И.Зуенко (1997), мальки и молодь бурого и пятнистого терпугов, ведущие пелагический образ жизни, относятся к неритопелагической экологической группировке, в то время как взрослые особи относятся к двум разным экологическим группам, отличающимся по характеру батиметрического распределения: бурый терпуг — к прибрежно-обентальной, а пятнистый — к элиторально-обентальной.

Батиметрический диапазон распределения пятнистого терпуга несколько шире, чем у бурого. В теплый период года максимальная глубина распространения первого вида — 70, а второго — 40 м (рис. 5), при этом основные концентрации пятнистого терпуга сосредоточены в диапазоне глубин 5–30, а бурого — 0,5–15,0 м. Таким образом, в зал. Петра Великого оба вида имеют обширные районы совместного обитания.

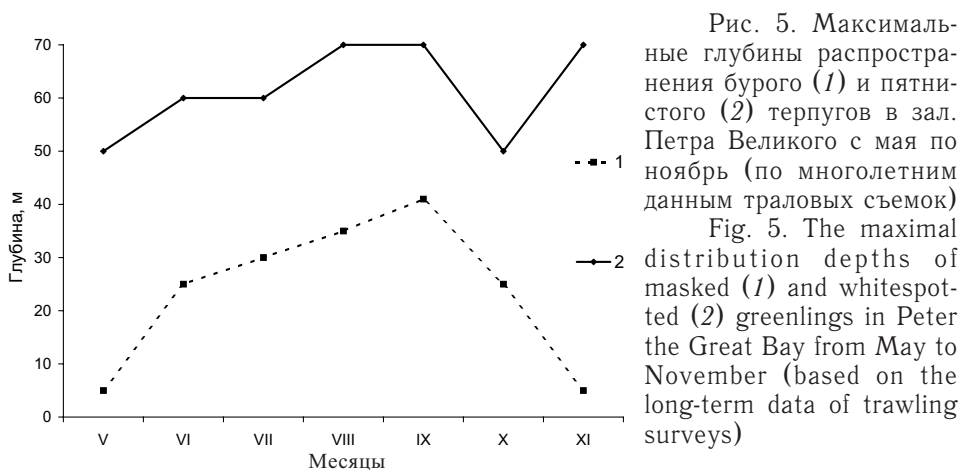


Рис. 5. Максимальные глубины распространения бурого (1) и пятнистого (2) терпугов в зал. Петра Великого с мая по ноябрь (по многолетним данным траловых съемок)
Fig. 5. The maximal distribution depths of masked (1) and whitespotted (2) greenlings in Peter the Great Bay from May to November (based on the long-term data of trawling surveys)

Наиболее значительные различия у рассматриваемых видов наблюдаются в сезонном распределении. Зимой подавляющее большинство особей бурого терпуга отходит на малые глубины в кутовые части заливов и лишь самые крупные особи перемещаются на глубины, не превышающие 50 м. В этот период неполовозрелые особи пятнистого терпуга держатся на малых глубинах, а взрослые зимуют на глубинах более 50 м, распространяясь до края шельфа (отдельные особи отмечались в траловых уловах в водах северного Приморья до глубины 275 м).

В теплый период года в зал. Петра Великого бурый и пятнистый терпуги распространяются наиболее широко, достигая максимальных глубин распределения в августе—сентябре, при этом пятнистый терпуг тяготеет к большим глубинам. Молодь бурого терпуга практически не выходит за изобату 5 м, а взрослые особи глубже 25 м встречаются лишь эпизодически. Молодь пятнистого терпуга в этот период предпочитает глубины 1,5–15,0 м, но во время максимального прогрева воды (август—сентябрь) она отходит от берега и до глубины 3 м практически не встречается. Основная масса взрослых особей, как уже указывалось выше, держится в диапазоне глубин 5–30 м. В августе у обоих видов начинается нерестовая миграция половозрелых особей к берегу.

В зал. Петра Великого бурый терпуг распространен повсеместно вдоль побережья (рис. 6). Наибольшие его концентрации наблюдаются на каменистых грунтах с водной растительностью, а также на илисто-песчаных и ракушечниковых грунтах с мидиевыми банками и зарослями zostеры (Гомелюк, Щетков, 1992). По данным водолазных наблюдений (Гомелюк и др., 1990; Давыдова, 1994; Маркевич, 1994), взрослый терпуг может скапливаться на различных искусственных убежищах (автопокрышки, затопленные суда, коллекторы для подращивания беспозвоночных и др.). Бурый терпуг, как правило, отсутствует у обширных песчаных пляжей, не имеющих растительности (Маркевич, 1990).

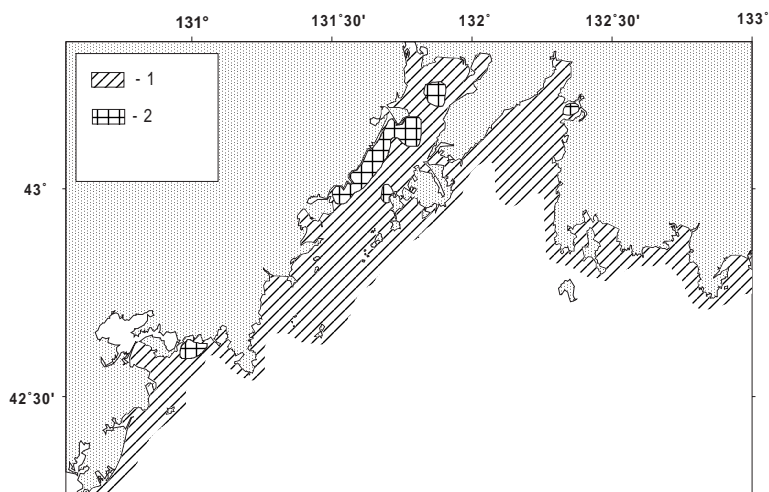


Рис. 6. Горизонтальное распределение бурого терпуга в зал. Петра Великого в теплый период года (по многолетним данным траловых съемок). Плотность бурого терпуга, тыс. экз./км²: 1 — менее 0,5; 2 — более 0,5

Fig. 6. Horizontal distribution of masked greenling in Peter the Great Bay during warm period of year (based on the long-term data of trawling surveys). Density of masked greenling, thousand specimens/km²: 1 — less 0,5; 2 — more 0,5

Ранее считалось, что пятнистый терпуг в зал. Петра Великого южнее Владивостока не встречается (Рутенберг, 1962). Наши исследования показали, что, как и бурый, пятнистый терпуг в исследуемом районе встречается практически повсеместно. Наибольшая плотность скоплений отмечена в Амурском и Уссурийском заливах на илисто-песчаных грунтах (рис. 7). В сообществе рыб искусственных убежищ пятнистый терпуг является обычным видом (Гомелюк и др., 1990; Давыдова, 1994; Маркевич, 1994), хотя в целом он не так привязан к убежищам, как бурый терпуг.

Несмотря на более широкий диапазон обитания и политопность, пятнистый терпуг в зал. Петра Великого имеет меньшую численность (в среднем, по нашим оценкам, 14,5 млн экз.), чем бурый (по приближи-

тельной оценке 50 млн экз.), при этом он превосходит бурого по биомассе (соответственно 4,19 и 3,3 тыс. т) (Вдовин, Антоненко, 1998а, 2001). Однако необходимо подчеркнуть приблизительность оценок численности и биомассы бурого терпуга, обусловленную концентрацией значительной его части в местах, недоступных для тралового учета (на глубинах менее 5 м и на участках со сложным рельефом дна).

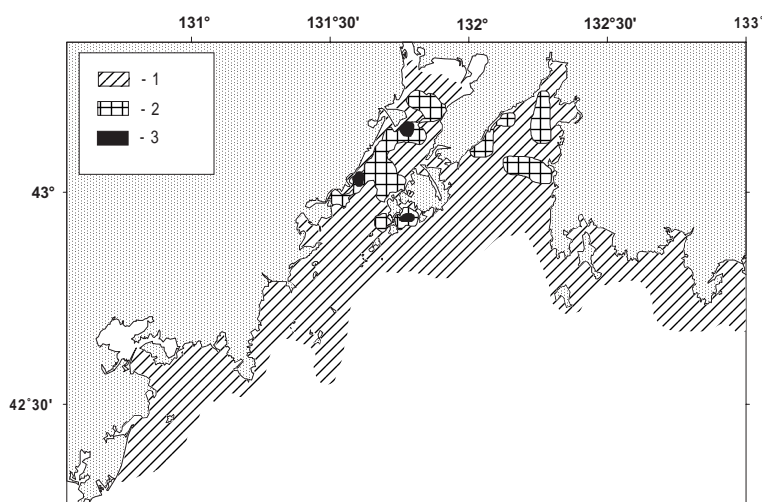


Рис. 7. Горизонтальное распределение пятнистого терпуга в зал. Петра Великого в теплый период года (по многолетним данным траловых съемок). Плотность пятнистого терпуга, тыс. экз./км²: 1 — менее 0,8; 2 — 0,8–6,0; 3 — более 6,0

Fig. 7. Horizontal distribution of whitespotted greenling in Peter the Great Bay during warm period of year (based on the long-term data of trawling surveys). Density of whitespotted greenling, thousand specimens/km²: 1 — less 0,8; 2 — 0,8–6,0; 3 — more 6,0

Юго-западная часть зал. Петра Великого и прилегающие воды побережья п-ова Корея являются южной границей распространения (по азиатскому побережью) для бурого и пятнистого терпуга и северной — для однолинейного и японского терпуга, однако если пятнистый терпуг не встречается южнее зал. Петра Великого, то бурый терпуг отмечается в прилегающих водах п-ова Корея (Рутенберг, 1962).

Однолинейный терпуг севернее устья р. Туманная (Тумен-Ула) встречается эпизодически. Впервые в водах зал. Петра Великого этот вид был обнаружен в бухте Находка в 1934 г. (Линдберг, Красюкова, 1987). Затем, в 1995–1996 гг. были отмечены две поймки однолинейного терпуга в бухте Троицы и у мыса Островок Фальшивый (Баланов, Антоненко, 1999). Наши сборы в 1997–1999 гг. показали встречаемость данного терпуга в Амурском заливе и у о. Фуругельм. Таким образом, однолинейный терпуг, по всей видимости, встречается в небольших количествах вдоль всего побережья зал. Петра Великого. На наш взгляд, факт единичного обнаружения однолинейного терпуга с 1934 до середины 1990-х гг. можно объяснить большим морфологическим сходством этого вида с бурым терпугом. Известно, что терпуги рода *Hexagrammos* обладают значительной внутривидовой и индивидуальной изменчивостью. Примером могут служить вариации рисунка системы каналов их боковой линии (Рутенберг, 1962). Индивидуальная изменчивость бывает настолько велика, что нередко почти стирает границы между близкими видами и создает большие трудности в установлении истинных систематических взаимоотношений. Наличие комплексов или групп чрезвычайно близких друг к другу видов создает предпосылки для возможной

гибридизации в природных условиях (Рутенберг, 1962). Обнаружение гибридов между однолинейным и бурым терпугами в прибрежных водах о. Хоккайдо (Yabe et al., 1991; Yabe, 1994) и зал. Петра Великого (Баланов, Антоненко, 1999) указывает на близкое родство указанных видов. Очевидно, гибридные особи попадают в зал. Петра Великого во время прохождения пелагической стадии из прилегающих корейских вод, но также возможно, что присутствующие в заливе особи однолинейного терпуга скрещиваются с местным бурым терпугом с образованием гибридов. Ранее предполагалось (Рутенберг, 1962), что пятнистый и бурый терпуг способны к гибридизации. Однако до настоящего времени существование таких гибридов не подтверждено. Вероятно, это объясняется симпатрическим обитанием вышеназванных видов в течение длительного времени на значительной части их ареалов, вследствие чего происходит репродуктивная изоляция. В то же время бурый и однолинейный терпуги имеют районы совместного обитания только на стыке их ареалов.

Ранее отмечались одиночные поимки японского терпуга в юго-западной части зал. Петра Великого (о. Большой Пелис) (Yabe et al., 1997; 2000). Наши сборы в 2000 г. в зал. Посыета показали встречаемость этого вида в довольно значительных количествах. Можно предположить, что японский терпуг заходит в воды зал. Петра Великого из прилегающих южных районов в теплый период года. Как и в традиционных местах своего обитания, он предпочитает держаться у скал и рифов с каменистым дном на глубинах 2–15 м. Экологически японский терпуг очень близок к пятнистому. Часть его особей, пойманных в начале октября, имела брачную окраску, что не исключает нерест данного вида в зал. Петра Великого.

Заключение

Бурый и пятнистый терпуги, обитающие в зал. Петра Великого, имеют большое экологическое сходство, особенно ярко выраженное на ранних стадиях онтогенеза. Вместе с тем характер распределения, особенности питания и размножения указывают на то, что эти рыбы не вступают в острые конкурентные отношения, занимая смежные экологические ниши. Бурый терпуг — наиболее мелководный представитель рода *Hexagrammos*, обитающий в очень изменчивых гидрологических условиях, является самым эвритермным видом рода, при этом он характеризуется стенобатностью, ведет донный образ жизни и питается преимущественно бентосом. Пятнистый терпуг предпочитает большие глубины, занимает сравнительно широкую пространственную нишу и обладает более высокой миграционной активностью. В отличие от бурого, пятнистый терпуг ведет придонный образ жизни и имеет более выраженный хищный характер питания.

Для зал. Петра Великого бурый и пятнистый терпуги — обычные и довольно многочисленные виды. Однолинейный и японский терпуги, попадая в залив из прилегающих южных районов, являются редкими видами, при этом однолинейный терпуг способен образовывать гибриды с местным бурым терпугом.

Литература

Антоненко Д.В. О размножении бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, № 2. — С. 90–91.

- Бабанина Л.Д., Седлецкий И.В., Матвеевский О.В.** Особенности ухода за икрой в естественных условиях у бурого терпуга в Дальневосточном морском заповеднике // Заповедники СССР — их настоящее и будущее: Тез. докл. Всесоюз. конф. — Новгород: Новгород. гос. пед. ин-т, 1990. — Ч. 3. — С. 194–195.
- 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.** Биология и состояние запасов южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 123. — С. 16–45.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В.** Распределение бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в заливе Петра Великого. // Изв. ТИНРО. — 1998а. — Т. 123. — С. 112–117.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В.** Рост и возраст бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 1998б. — Т. 38, № 1. — С. 87–91.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В.** Состояние запасов пятнистого терпуга (*Hexagrammos stelleri*) в заливе Петра Великого // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 1. — С. 56–61.
- Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И.** Вертикальная зональность и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 152–177.
- Волова Г.Н., Жакина Т.И., Микулич Л.В.** Бентос бухты Алексева (залив Петра Великого) // Прибрежный планктон и бентос северной части Японского моря. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 32–56.
- Гомелюк В.Е.** Сравнительный анализ повседневного поведения и образа жизни трех видов терпугов рода *Hexagrammos* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) в летний период // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 1. — С. 79–90.
- Гомелюк В.Е., Кондрашев С.Л., Левин А.В.** Ихтиофауна бухты Алексева острова Попова (залив Петра Великого, Японское море) и влияние на нее культивирования приморского гребешка // Биология шельфовых и проходных рыб. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. — С. 5–8.
- Гомелюк В.Е., Щетков С.Ю.** Распределение рыб в прибрежных биотопах залива Петра Великого Японского моря в летний период // Биол. моря. — 1992. — № 3–4. — С. 26–32.
- Горбунова Н.Н.** Размножение и развитие семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. — 1962. — Т. 59. — С. 118–182.
- Давыдова С.В.** Роль искусственных рифов в повышении рыбопродуктивности прибрежных вод залива Петра Великого // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. — Владивосток: ТИНРО, 1994. — С. 5–19.
- Иванков В.Н.** Закономерности формирования конечной плодовитости у рыб с порционным икротетанием на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* и серебряного карася *Carassius auratus gibelio* // Вопр. ихтиол. — 1976. — Т. 16, вып. 1. — С. 63–70.
- Иванков В.Н.** Плодовитость рыб. — Владивосток: ДВГУ, 1985. — 88 с.
- Кафанов А.И., Жуков В.Е., Федотов П.А.** Состав и распределение летней фауны амфипод (Amphipoda, Gammaridae) на литорали бухты Витязь // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. — С. 52–68.
- Климова В.Л.** Донная фауна залива Посыета // Прибрежный планктон и бентос северной части Японского моря. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 20–31.
- Кручинин О.Н., Кузнецов Ю.А., Сорокин М.А.** Суточный ритм активности некоторых дальневосточных видов рыб // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 1 (126). — С. 134–140.
- Левин А.В.** Экология и распространение терпуговых рыб (Hexagrammidae, Pisces) / ИБМ ДВНЦ АН СССР. — Владивосток, 1986. — 35 с. — Деп. в ВИНТИ 29.09.86, № 6853-В 86.

Леунов В.П. Связь различных показателей активности и характера питания *Hexagrammos octogrammus*, *H. stelleri* в заливе Петра Великого при симпатричном обитании // Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования: Тез. докл. Всесоюз. конф. — Мурманск: ПИНРО, 1988. — С. 19–21.

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. — Л.: Наука, 1987. — 526 с.

Максименков В.В. Питание молоди пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* в Карагинском заливе Берингова моря // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, № 4. — С. 318–320.

Маркевич А.И. Суточное распределение и плотность населения некоторых рыб в прибрежной зоне залива Петра Великого // Биология шельфовых и проходных рыб. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. — С. 16–19.

Маркевич А.И. Видовой состав и экологическая характеристика рыб искусственных убежищ в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 3. — С. 222–228.

Матюшин В.М., Федотов П.А. Питание восьмилинейного терпуга в сообществе зостеры бухты Витязь Японского моря // Биол. моря. — 1992. — № 3–4. — С. 33–37.

Павлючков В.А. Некоторые данные о составе и распределении равноногих раков (*Amphipoda*, *Gammaridae*) сублиторали залива Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 98. — С. 43–48.

Пушина О.И., Антоненко Д.В. Питание бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в Амурском заливе (Японское море) // Биол. моря. — 2000. — Т. 26, № 3. — С. 208–211.

Рутенберг Е.П. Обзор рыб семейства терпуговых (*Hexagrammidae*) // Тр. ИО АН СССР. — 1962. — Т. 59. — С. 3–100.

Соколовская Т.Г., Соколовский А.С., Соболевский Е.И. Список рыб залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 1. — С. 5–15.

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. — М.: Пищепромиздат, 1952. — 267 с.

DeMartini E.E. Reproductive Colorations, Paternal Behavior and Egg Masses of Kelp Greenling, *Hexagrammos decagrammus*, and Whitespotted Greenling, *H. stelleri* // Northwest Science. — 1986. — Vol. 60, № 1. — P. 32–35.

Gomelyuk V.E., Leunov V.P. Changes in age-specific behaviour and spatial structure of masked greenling, *Hexagrammos octogrammus* (*Hexagrammidae*) // Environmental Biology of Fishes. — 1999. — Vol. 54. — P. 313–323.

Kendall A.W., Vinter B. Development of *Hexagrammids* (*Pisces: Scorpaeniformes*) in the Northeastern Pacific Ocean // NOAA Technical Report NMFS 2. — 1984. — 44 p.

Kurita Y., Okiyama M. Body Size at Maturity and Spawning Season for 0+ Females of *Hexagrammos agrammus* in Central Japan // Fisheries Science. — 1996. — Vol. 62, № 3. — P. 492–493.

Munehara H., Kanamoto Z., Miura T. Spawning behavior and interspecific breeding in three Japanese greenlings (*Hexagrammidae*) // Ichthyol. Res. — 2000. — Vol. 47, № 3. — P. 287–292.

Patten B.G. Short-Term Thermal Resistance of *Hexagrammid* Eggs and Planktonic Larvae from Puget Sound // Transactions of the American Fisheries Society. — 1980. — Vol. 109. — P. 427–432.

Shinohara G. Comparative morphology and phylogeny of the suborder *Hexagrammoidei* and related taxa (*Pisces: Scorpaeniformes*) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1994. — Vol. 41, № 1. — P. 1–97.

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 Pac. Mar. Sci. Org. (PICES). — Eight Annual Meet. Abstr. — Vladivostok, 1999. — P. 95

Yabe M. The fishes of Tsugaru Strait // Natural History Southern Hokkaido. — Hakodate, 1994. — P. 65–67.

Yabe M., Matsuura K., Arai R. The fishes of the northern part of Hokkaido // Mem. Nat. Sci. Mus. — 1991. — № 24. — P. 117–130.

Yabe M., Ikeya K., Amaoka K. et al. The composition of intertidal fish fauna of the southern Primorye region and adjacent parts of Russian Far East // Evolution of coastal/freshwater fishes in northern Far-East. — Hakodate: Univ. of Hokkaido, 1997. — P. 23–36 (In Japanese).

Yabe M., Shinohara G., Munehara H. et al. Sallow water fishes in the Peter the Great Bay and the Tausk Bay, Far-east Russia // Origin and Biodiversity of Fishes in Far East Russia and Northern Japan. Fac. Fish., Hokkaido Univ. — 2000. — P. 61–70 (In Japanese).

Поступила в редакцию 6.08.02 г.