

УДК 587.58.591.5

ОБЗОР БИОЛОГИИ ТЕРПУГОВ РОДА *HEXAGRAMMOS* ПРИКАМЧАТСКИХ И СМЕЖНЫХ ВОД

О. Г. Золотов



Вед. н. с., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: (4152) 41-27-01; (4152) 42-59-57
E-mail: zolotov.o.g@kamniro.ru

БРОВАСТЫЕ ТЕРПУГИ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РАЗМЕРЫ, ВОЗРАСТ, РАЗМНОЖЕНИЕ, ПИТАНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ

Рассмотрены пространственное и батиметрическое распределение, условия обитания, особенности биологии (длина и масса, возраст и рост, половое созревание и плодовитость, экология нереста и репродуктивное поведение, питание и трофический статус), состояние ресурсов четырех видов бровастых терпугов (род *Hexagrammos*) — длиннобрового *H. superciliosus*, зайцеголового *H. lagocephalus*, бурого *H. octogrammus* и пятнистого *H. stelleri* в сравнительном аспекте. Выявлены как общие черты, свойственные всем представителям этого рода, так и видовые особенности, отличающие их. Установлено, что наиболее эвриотопным видом, толерантным к широкому диапазону физических условий среды, включая низкие температуру и соленость, и самые разнообразные грунты, является пятнистый терпуг. Наиболее крупным и многочисленным представителем рода является зайцеголовый терпуг. Это вид, тяготеющий к собственно тихоокеанским водам с повышенными температурой и соленостью, активной динамикой вод и каменистыми грунтами с зарослями ламинариевых водорослей.

REVIEW OF GREENLINGS (GENUS *HEXAGRAMMOS*) BIOLOGY IN KAMCHATKAN AND ADJACENT WATERS

O. G. Zolotov

Leading scientist, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberejnaya, 18
Tel., fax: (4152) 41-27-01; (4152) 42-59-57
E-mail: zolotov.o.g@kamniro.ru

GREENLINGS, DISTRIBUTION, SIZE, AGE, REPRODUCTION, FOOD HABITS, ABUNDANCE

Spatial and bathymetric distribution, environmental living conditions, life history characteristics (size and weight, age and growth, sexual maturation, fecundity, spawning ecology and behavior, feeding habits and trophic role), and resources of four species of the genus *Hexagrammos* — rock greenling *H. lagocephalus*, masked greenling *H. octogrammus*, whitespotted greenling *H. stelleri*, and fringed greenling *H. superciliosus* have been reviewed. Both common features of biology inherent to all species and differing peculiarities of them as well have been revealed. It is shown that the most eurytopic fish among far-eastern greenlings is *H. stelleri* — the species, tolerant to very wide range of physical conditions of environment, including low water temperature and salinity, and high variety of grounds. Rock greenling is the largest and most abundant representative of the genus. Its habitat is restricted generally by purely oceanic waters with rather high temperature and salinity, strong currents and stony grounds covered by kelp.

Представители эндемичного для северной части Тихого океана семейства терпуговых (Hexagrammidae) широко распространены в тихоокеанских и берингоморских водах, прилегающих к полуострову Камчатка, встречаются они и вдоль его охотоморского побережья. Некоторые из них являются объектами прибрежного или даже экспедиционного промысла, другие особой хозяйственной ценности не представляют, но являются традиционными объектами любительского рыболовства. Тем не менее, о биологии терпугов до настоящего времени известно немного. Относительно неплохо изученным можно считать лишь наиболее ценный в хозяйственном отношении вид — северный од-

ноперый терпуг, *Pleurogrammus monoptygius* (Горбунова, 1962; Золотов, 1986). Это полупелагический, широкомигрирующий вид, достигающий очень высокой численности и являющийся объектом специализированного тралового промысла. Однако наибольшим видовым разнообразием среди семейства отличается другой род — *Hexagrammos* — раздельноперые терпуги, или «бровастые» терпуги (Линдберг, Красюкова, 1987). Их биология достаточно активно стала изучаться в водах Приморья (Антоненко, 1999, 2000; Маркевич, 2004; и др.), тогда как для других районов имеется лишь фрагментарная информация о встречаемости и некоторых чертах биологии, опубликован-

ная в разнородных, подчас малодоступных, изданиях. Не являются в этом отношении исключением и прикамчатские воды, хотя исторически терпуги стали известны именно со времен Второй Камчатской экспедиции по сообщениям и коллекциям Г.В. Стеллера, давшего первые сведения об этих рыбах и впервые употребившего в качестве наименования термин *Hexagrammos* (Стеллер, 1999). Ниже приводится описание внешних признаков терпуга из «Описания Земли Камчатки» (Крашенинников, 1949): «Терпук хотя мне и случалось видеть, одисно сухой, чего ради изрядных цветов сей рыбы, которые Стеллер описывает, не можно было приметить; а по описанию Стеллера, спина у них черноватая, бока красноватые, серебряными пятнами распестренные, из которых иные четверугольные, иные продолговатые, а иные круглые. Видом походит на окуня, а терпуком для того называется, что чешуя на нем шероховата кажется по причине зубчиков, на кои каждая чешуйка у конца разделяется. Промышляют объявленную рыбу около Курильских островов и в Авачинской гавани удами из чаячьих костей или дерева, и за вкус ее весьма похваляют».

Исходя из вышесказанного, автор ставил перед собой цель свести воедино и, по возможности, обобщить накопленную к настоящему времени информацию об этой своеобразной группе морских рыб, с тем чтобы подготовить платформу для будущего целенаправленного исследования бровастых терпугов в прибрежных водах Камчатки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав и распространение

Впервые описал и по материалам Стеллера дал рисунок терпуга В.Т. Тилезиус (по Рутенберг, 1962). Со времен Л.С. Берга (1949) всех терпугов принято объединять в одно семейство (Hexagrammidae), близкородственное семейству Anoplomatidae, вместе составляющих подотряд Hexagrammoidei (Линдберг, 1971). В отечественной ихтиологии систематикой терпуговых рыб долго и плодотворно занимался Е.П. Рутенберг (1954, 1962). Его система включала 5 подсемейств, из которых эндемичными для американской части Северной Пацифики были 3: Ophiodontini (1 монотипический род *Ophiodon elongatus*), Oxylebini (1 монотипический род *Oxylebius pictus*), Zanioleporini (2 монотипических рода, *Zaniolepis latipinnis* и *Xantocles frenatus*). Два других подсемейства — Pleurogrammini и Hexagrammini — обитают как у американского, так и у азиатского побережья. При этом первое из вышеназванных подсемейств представлено одним

родом *Pleurogrammus* с двумя видами — *P. monopterygius* и *P. azonus* (северный и южный одноперые терпуги), тогда как второе подсемейство представлено двумя родами: монотипическим *Agrammus* (однолинейный терпуг *A. agrammus*) и *Hexagrammos* с шестью видами: пятнистый *H. stelleri*, бурый *H. octogrammus*, японский *H. otakii*, зайцеголовый *H. lagocephalus*, длиннобровый *H. superciliosus* и десятилинейный *H. decagrammus* терпуги.

Касаясь конкретно подсемейства Hexagrammini — бровастых терпугов, следует отметить, что почти одновременно с обобщающим исследованием Е.П. Рутенберга (1962) в США также появились работы по систематике терпуговых рыб (Quast, 1960, 1964, 1965), в которых два вида, *H. lagocephalus* и *H. superciliosus*, сводились в синонимию с оставлением видового названия *H. lagocephalus*. Кроме того, однолинейный терпуг — вид, известный ранее как *Agrammus agrammus*, был переименован в *Hexagrammos agrammus*, что привело, соответственно, к исключению из системы терпуговых одного рода.

В последующем эта концепция была поддержана Г. Шинохара (Shinohara, 1994), разработавшим новую структуру родственных связей в подотряде Hexagrammoidei. Вкратце филогения терпуговых по Шинохара сводится к следующему. На основании рассмотрения практически всех остеологических (кости черепа, осевого скелета, пояса грудных, брюшных плавников, скелет хвостового плавника) и миологических (мускулатура щек, головы, жабр, плавников, тела) параметров, а также черепной нервной системы, внешней морфологии, включая строение и форму плавников, боковые линии — всего 53-х признаков, автором построена кладограмма сходства в структуре отряда Scorpaeniformes. Относительно выделенных внешних родственных связей, Hexagrammoidei входят в “stem” 14 (14-й ствол), состоящий из родов *Erilepis*, *Anoplopoma*, *Zaniolepis*, *Oxylebius*, *Ophiodon*, *Pleurogrammus*, *Hexagrammos* и всех рогатковых (Cottidae). Исходя из кладограммы, эрилепис (морской монах) и угольная представляют наиболее удаленную от других перечисленных родов ветвь, из терпугов ближе других к ним стоят *Zaniolepis* и *Oxylebius*. Другую ветвь образуют роды *Ophiodon*, *Pleurogrammus*, *Hexagrammos* и все рогатковые. Соответственно, так называемый подотряд Hexagrammoidei в терминологии Берга (1940) и Рутенберга (1962) в реальности распадается на две общности, и, следовательно, подотряд представляется искусствен-

ным таксоном. Две названные группы входят в большую монофилетическую группу, которая включает два подотряда, Anoplopmatoidei и Cottoidei. Таким образом, *Ophiodon*, *Pleurogrammus*, *Hexagrammos* представлены на кладограмме как роды, наиболее близко родственные подотряду Cottoidei.

Относительно непосредственно структуры рода раздельноперых терпугов *Hexagrammos* Шинохара представляет следующую систему взаимосвязей (рис. 1).

Меристические признаки данной группы видов, включаемых Шинохарой в одно семейство, представлены в таблице 1.

В последней по времени доступной работе К. Кроу и др. (Crow et al., 2004) авторы, на основании молекулярно-генетических исследований связей в семействе терпуговых, также приходят к выводу о тождественности *H. lagocephalus* и *H. superciliosus*.

С другой стороны, в отечественных трудах по систематике и фаунистике рыб оба вида по-прежнему встречаются параллельно (Линдберг и др., 1980; Линдберг, Красюкова, 1987; Шейко, Федоров, 2000; Токранов, 2007), а видовой статус *H. superciliosus* сомнению не подвергается. В связи с этим представляется целесообразным остановиться на данном вопросе подробнее и выразить свою точку зрения по проблеме.

Выделение зайцеголового и длиннобрового терпугов в качестве отдельных видов принадлежит П.С. Палласу, давшему им названия, соответственно, *Labrax lagocephalus* и *Labrax superciliosus* (Рутенберг, 1962). В своей ревизии видов *H. lagocephalus* и *H. superciliosus* Дж. Куост (Quast, 1960, 1964, 1965) опирается на коллекционные материалы, в основном собранные в американских водах (Алеуты, Пьюджет-Саунд, Орегон), и лишь на единичные экземпляры, выловленные у азиатского побережья (1 экз. от Хоккайдо и 6 из р-на острова Тюлений). Поскольку автор работал с музейными экспонатами, его наблюдения за природной окраской терпугов ограничены, и рыб из западной части Тихого океана он не наблюдал.

Что касается морфометрических признаков, то отметим, что среди всех рассмотренных Куостом видов раздельноперых терпугов, вид, идентифицируемый им как *H. lagocephalus* (т. е. фактически объединенный вид *H. lagocephalus* + *H. superciliosus*), характеризуется наибольшей вариабельностью признаков, вплоть до того, что по некоторым признакам даже не наблюдается перекрывания у рыб из разных участков ареала. Так, число прекаудальных позвонков для рыб от острова Тюлений составляет 22–23, тогда как у Алеутских островов и Северной Калифорнии оно колеблется от 20 до 21. Все данные по соотношению локаль-

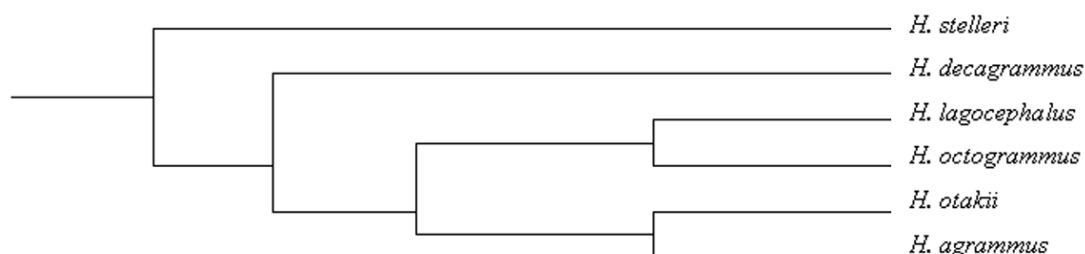


Рис. 1. Взаимоотношения видов рода *Hexagrammos* (по Shinohara, 1994)

Таблица 1. Меристические признаки видов *Ophiodon*, *Pleurogrammus* и *Hexagrammos*. Данные по Рутенбергу (1962), Кендаллу и Винтеру (Kendall, Vinter, 1984) и Масуда и др. (Masuda et al., 1992). Из Shinohara (1994)

Виды	Спинной плавник		Лучей в анальном плавнике	Лучей в грудном плавнике	Позвонков
	Колючих лучей	Мягких лучей			
<i>Hexagrammos agrammus</i>	17–19	19–23	18–21	16–18	46–50
<i>H. otakii</i>	19–21	21–23	21–23	17–19	50–52
<i>H. octogrammus</i>	17–20	22–25	23–26	17–19	51–53
<i>H. lagocephalus</i>	20–23	20–25	20–24	18–22	53–57
<i>H. decagrammus</i>	21–23	22–26	23–26	18–22	55–56
<i>H. stelleri</i>	20–25	18–23	22–25	18–20	52–55
<i>Pleurogrammus azonus</i>	21–23	23–29	27–32	22–25	60–62
<i>P. monopterygius</i>	21–24	24–30	23–28	23–28	59–61
<i>Ophiodon elongatus</i>	24–28	19–24	21–27	16–18	55–57

ной и географической изменчивости меристических признаков у 8 видов терпугов, приводимые в его работе (Quast, 1964), вполне однозначно свидетельствуют о морфологической неоднородности вида, атрибутируемого им как *Hexagrammos lagocephalus*. В качестве меры соответствия локальной и географической (т. е. видовой) вариабельности меристических признаков автор принимает показатель, где в качестве критерия изменчивости используется разность между *max* и *min* значениями признаков, отнесенная к медианному значению для всего ареала, и выраженная в % последнего (т. е. некий аналог коэффициента вариации). Далее этот индекс (*I*) по всем признакам суммируется, а также находится I_{cp} делением на число исследованных признаков. Так, для всех счетных признаков (включая отдельно просчеты числа прекаудальных и каудальных позвонков, колючих и мягких лучей спинного плавника) индекс *I* для терпуговых рыб без *H. lagocephalus* колеблется от 2,86 до 10,27 (I_{cp} 0,29–1,03), а для *H. lagocephalus* он составляет 24,09 (I_{cp} 2,41). Не изменяется этот тренд и при учете только всего признака: I_{cp} в этом случае для всех терпугов, кроме зайцеголового, колеблется от 0,35 до 1,07, а для последнего составляет 2,54. Характерно, что при исключении из рассмотрения выборки зайцеголового терпуга из дальневосточных вод, картина принимает совершенно иной вид и вполне согласуется с общим принципом.

Все же, по мнению Е.П. Рутенберга (1962), для диагностирования межвидовых различий между двумя сопоставляемыми таксонами меристические признаки особой ценности не имеют. Традиционно, главным дискриминирующим признаком для отличия зайцеголового и длиннобрового терпугов считались форма и размеры надглазничной мочки (*cirrus*), что отражено в определительной таблице рода (Рутенберг, 1962):

Надглазничные мочки короткие и широкие, по длине равны примерно $\frac{1}{4}$ диаметра глаза. Нижние лучи грудных плавников и наружные лучи брюшных утолщены

..... **Зайцеголовый терпуг —
Rock greenling. *Hexagrammos lagocephalus***

Надглазничные мочки длинные, тонкие, густо-бахромчатые, по длине равны примерно диаметру глаза. Нижние лучи грудных плавников и наружные лучи брюшных не утолщены.....

..... **Длиннобровый терпуг —
H. superciliosus.**

Разные авторы описывают этот видовой признак в зависимости от географической привязанности исследуемого объекта, по принадлежности

к азиатским или американским водам. Так, например, в известном атласе рыб Японского архипелага Масуды с соавторами (1992) мы находим указание об очень коротких складках кожи (мочках) над глазами у *H. lagocephalus*, а в определителях рыб тихоокеанского побережья Канады (Hart, 1973) и США (Eschmeyer et al., 1983) для этого же вида указываются, соответственно, «длинная перистая мочка над глазом» и «большая мочка над глазом (длиной около диаметра глаза)».

Это простое, легко идентифицируемое различие двух разных форм (видов) в условиях, когда принятая в США классификация признает существование только одного вида, порой приводит к таким противоречиям, какие можно встретить в полевом определителе рыб Аляски Д. Кесслера (Kessler, 1985). Здесь в подписях к двум фотографиям якобы *H. lagocephalus*, на одной из которых, судя по виду, действительно самец зайцеголового терпуга (хотя и указанный, как самка), а на второй — типичный самец длиннобрового терпуга, приведены две взаимоисключающие тезы: «мочка широкая и мясистая или длинная и перовидная».

Другим очевидным признаком, отличающим зайцеголового терпуга от длиннобрового, является окраска тела. Для первого из них характерен отчетливо выраженный диморфизм в окраске при преобладающей красной цветовой гамме самцов и зеленоватой — самок (рис. 2). Типичная окраска самцов — темно-вишневая, темно-красная, иногда буро-красная, с ярко-оранжевой нижней частью головы, темно-серым, иногда черным брюшком до анального плавника. Кайма спинного и хвостового плавников красная, более яркая, чем основной тон (рис. 2а, б). Самки — серо-зеленые, зеленовато-бурые, иногда темно серые со светло-желтым или оливково-зеленым брюшком и нижней частью головы (рис. 2в). У рыб обоего пола обычно, хотя и не всегда, над основанием грудных плавников темное пятно, а в районе 3-й боковой линии (срединно-боковой), ниже вырезки спинного плавника, — сгущение серых, голубовато-серых пигментных пятен. От глаза назад и вниз (под углом примерно 130–140°) отходят 1–2 красные (у самцов) или светло-зеленые (у самок) полосы.

Основной тон окраски самцов длиннобрового терпуга в брачный период, по нашим поимкам у о. Беринга, — интенсивно-черный или темно-коричневый, в литературе встречаются указания также на темно-зеленый, бурый (Рутенберг, 1962). По нему разбросаны крупные ярко-красные, быстро тускнеющие на воздухе пятна (рис. 2г, д). Сходный, хотя и не столь яркий узор можно увидеть на



Рис. 2. Вариации в окраске самцов (а, б) и самки (в) *H. lagocephalus* и самцов в брачном наряде *H. superciliosus* (з, д)

рисунке в определителе Эшмайера (Eschmeyer et al., 1983).

Все вышесказанное подтверждает правильность традиционного мнения отечественной систематики (Рутенберг, 1962; Линдберг, Красюкова, 1987) о том, что хотя *H. lagocephalus* и *H. superciliosus* являются очень близкими таксономи-

ческими формами, но, тем не менее, это разные виды. Граница их ареалов проходит, вероятно, в районе западной части Командорско-Алеутской гряды и, возможно, на восточно-беринговоморском шельфе. По крайней мере, можно точно утверждать, что у Командорских островов оба вида встречаются симпатрично. Недавний факт поим-

ки длиннобрового терпуга в Авачинском заливе (Токранов, 2007) говорит о том, что возможны и другие находки этого вида в водах Юго-Восточной Камчатки, в первую очередь в Озерном, Камчатском и Кроноцком заливах, куда от Командорских островов в годы сильного развития Аляскинского струйного течения могут быть занесены его пелагические личинки с последующим оседанием на субстрат.

Помимо зайцевого и длиннобрового терпугов, для вод, омывающих полуостров Камчатка, указываются такие виды бровастых терпугов как бурый и пятнистый терпуги. Данные, накопленные за длительный период в КамчатНИРО, также подтверждают встречаемость в прикамчатских водах четырех из семи видов бровастых терпугов (*H. lagocephalus*, *H. superciliosus*, *H. stelleri*, *H. octogrammus*) и отсутствие однолинейного *H. agrammus*, японского *H. otakii* и десятилинейного *H. decagrammus* терпугов. Географическое распространение терпугов по отдельным подрайонам прикамчатских вод приведено в табл. 2.

Таблица 2. Распространение бровастых терпугов в разных районах прикамчатских вод

Район	Западная Камчатка	Тихоокеанские воды Камчатки	Командорские острова	Западная часть Берингова моря
<i>H. lagocephalus</i>	+	++	+	++
<i>H. superciliosus</i>	-	+	+	- ?
<i>H. stelleri</i>	++	+	+	++
<i>H. octogrammus</i>	+	++	++	++

Примечание: + — вид встречается; ++ — вид многочислен; — — вид отсутствует

Учитывая определенные сложности в определении видовой принадлежности раздельноперых терпугов в полевых условиях, мы сочли полезным составить таблицу для определения видов раздельноперых терпугов прикамчатских вод, пригодную для использования непосредственно в море:

1(2). Тело довольно стройное, хвостовой плавник слегка выемчатый, хвостовой стебель невысокий, высота меньше, чем длина рыла. Нижняя часть второй половины спинного плавника без чешуи. Глаз у только выловленных рыб золотисто-желтый. 1-я боковая линия очень короткая, идет не далее середины первой половины спинного плавника. На первых лучах (от 1-го до 4-го) спинного плавника характерное темное пятно. Окраска желтовато-бурая. Длина обычно менее 35 см, редко до 42 см

..... **Пятнистый терпуг — *Hexagrammos stelleri***

2(1). Тело массивное, хвостовой плавник у взрослых закруглен, хвостовой стебель толстый. Нижняя часть спинного плавника в задней части на высоту 5–10 мм покрыта чешуей. 1-я боковая линия длинная, идет как минимум до середины второй части спинного плавника. Глаз у свежесловленных рыб красный.

3(4). На небных костях зубов нет. 4-я боковая линия короткая, не заходит дальше конца брюшных плавников. В грудном плавнике 18–19 лучей (редко 20). Окраска коричневая или зеленовато-синяя с бурым оттенком и с неправильной формы темными пятнами по всему телу. Мелкие серебристые или голубоватые пятнышки (в чешуйку) по телу. Длина обычно менее 35 см, редко до 42 см

..... **Бурый терпуг — *Hexagrammos octogrammus***

4 (3) На небных костях зубы имеются. 4-я боковая линия длинная, идет до середины анального плавника и далее. В грудном плавнике 20–22 луча.

5 (6) Надглазничные мочки (кожные выросты) короткие и широкие, по длине менее $\frac{1}{4}$ диаметра глаза. Окраска: самцы темно-вишнево-красные, буро-красные, низ головы оранжевый или желтый, желто-серый. Самки зеленые с буроватым оттенком, низ головы желтый, оливково-зеленый. От глаза назад и вниз (на 4–5 часов) отходят 1–2 светлоокрашенные полосы. Серые, серо-голубые пятнышки (в чешуйку) по телу. В районе срединно-боковой линии под вырезкой спинного плавника — сгущение пятнышек. Длина до 60 см

..... **Зайцевого терпуг — *Hexagrammos lagocephalus***

6 (5) Надглазничные мочки длинные и узкие, по длине равны примерно диаметру глаза. Окраска: основной тон темный (черный, коричневый или красно-бурый) с большими пурпурно-красными пятнами. Нижняя часть головы ярко-красная. Красная полоска от глаза на 130–140°. Длина до 61 см

..... **Длиннобровый терпуг — *Hexagrammos superciliosus***

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ БРОВАСТЫХ ТЕРПУГОВ

Распределение и поведение

Известно, что жизненный цикл терпуговых рыб состоит из двух фаз — пелагической (ранней) и донной (у взрослых рыб), причем как продолжитель-

ность пелагической фазы, так и теснота связи взрослых рыб с субстратом различаются у разных родов и видов. В отличие от полупелагических, океанических видов рода *Pleurogrammus*, бровастые терпуги являются донными рыбами, в своем распределении придерживающимися побережья. В связи с тем, что на протяжении большей части года они обитают в узком диапазоне прибрежных глубин, обычно не облавливаемых учетными орудиями лова, в первую очередь — тралами, судить об их количественном распределении и даже просто встречаемости весьма затруднительно.

За исключением единственной работы по распределению зайцевого терпуга в водах Юго-Восточной Камчатки и Северных Курильских островов (Золотов, 1985), других специальных публикаций, посвященных этой теме, в литературе до недавнего времени не встречалось. Лишь в последние 10–12 лет исследованием биологии, и в том числе распределения и поведения, бровастых терпугов активно занимаются в Приморье (Вдовин, Антоненко, 1998а, б; Антоненко, 1999, 2000; Антоненко, Вдовин, 2001; Маркевич, 2004; и др.), и к настоящему времени этот вопрос, по крайней мере в отношении *H. stelleri* и *H. octogrammus* залива Петра Великого, можно считать неплохо изученным.

Менее всего известно о распространении *длиннобрового терпуга*. Он характеризуется как высокобореальный приамериканский вид, в российских водах обитающий только у Командорских островов (Рутенберг, 1962). Данные зарубежных авторов, отождествляющих его с зайцевоглавым терпугом, но который в нашем понимании является самостоятельным видом, ограничиваются лишь самой общей информацией, сообщаемой в работах по фаунистике рыб тихоокеанского побережья США и Канады (Hart, 1973; Eschmeyer et al., 1983; Mecklenburg et al., 2002). Считается, что это чисто прибрежный обитатель, населяющий мелководные скалистые районы, чаще вдоль открытого побережья на глубинах до 60 метров, но обычно — мельче 21 метра.

Единственная известная нам работа по биологии этого вида (Simenstad, 1971) посвящена исследованию экологии его питания в прибрежных водах острова Амчитка (группа островов Крысьи, Западные Алеуты). Помимо трофической характеристики длиннобрового терпуга, в работе бегло приводятся отрывочные данные по его экологии. В составе 4-х выделяемых автором сообществ рыб (прибрежное/скалистых грунтов; прибрежное/гравийно-песчаных грунтов; пелагическое; донное открытых вод) длиннобровый терпуг отнесен к

первому из названных. В прибрежье острова Амчитка он является самым массовым видом биотопа макрофитов рифовой зоны, где образует характерное сообщество с двумя другими донными рыбами — пятнистым получешуйником *Hemilepidotus hemilepidotus* и многоиглым керчаком *Myoxocephalus polyacanthocephalus*. Длиннобровый терпуг концентрируется преимущественно в сублиторальной зоне среди плотных зарослей бурых (преимущественно *Laminaria* и *Alaria*) и красных водорослей. Во время прилива, когда вода покрывает приливно-отливную отмель, рыбы массово встречаются и на литорали. Давая топическую характеристику этому виду, Сименстад (Simenstad, 1971) относит его к типично донным видам, не совершающим суточных вертикальных миграций. Почти всегда длиннобровый терпуг ассоциирован с водорослями, именно в связи с этим фактором его окраску можно считать покровительственной. Рыбы трудно различимы, когда они прячутся среди водорослей, и даже яркая окраска самцов теряется на фоне красных водорослей.

Определенный интерес представляют приводимые в работе данные по мечению. Результаты мечения около 910 экземпляров длиннобрового терпуга, из которых на протяжении трех лет повторно были пойманы 30 рыб, показали, что значительные сезонные и межгодовые перемещения, как горизонтальные, так и по глубине, отсутствуют. Все особи были повторно выловлены в пределах 100 метров от места их выпуска. Отсутствие батиметрических миграций, возможно, связано с относительно слабо выраженной сезонностью гидрологических условий в водах Алеутской гряды, гораздо менее резкой, нежели в водах российского Дальнего Востока.

Наши поймки 3-х экземпляров длиннобрового терпуга у побережья о. Беринга приурочены, как и на о. Амчитка, к зоне береговых рифов: в 1975 г. у мыса Северо-Западный на глубине примерно 1,5–2 метра (1 экз., рис. 1, 2), а в 1982 г. — у мыса Забияка на глубине около 5 метров (2 экз.). По сообщениям местных жителей, этот вид является обычным обитателем побережья Командорских островов. Что касается его распределения у берегов Камчатки, то известны только два факта его находок: против устья реки Озерная в юго-западной части Берингова моря (Рутенберг, 1962) и в Авачинском заливе (Токранов, 2007).

Зайцевоглавый терпуг. Особенности распределения этого вида более исследованы, поскольку он относится к числу промысловых объектов, хотя и не первостепенных (Золотов, 1985,

1993; Золотов, Токранов, 1989; Орлов, Золотов, 2010). Зайцеголовый терпуг постоянно встречается при тралениях на всем протяжении тихоокеанских и берингоморских вод вдоль побережья Камчатки, иногда — в количестве, превышающем сотни килограммов за траление. В результате анализа многочисленных данных траловых съемок и промысловых тралений выяснено, что он является широкомигрирующим видом, населяющим в летнее время, в период нереста, верхнюю сублитораль, а зимой — перемещающимся в зону материкового склона (рис. 3).

По наблюдениям у Южных Курильских островов (Кляшторин, 1962), зайцеголового терпуга летом можно было видеть в приливно-отливной зоне на глубинах 20–40 см. Все же основные глубины его обитания в летние месяцы находятся в диапазоне 3–15 метров. Рыбы держатся в основном в пределах пояса подводной растительности, в котором у Юго-Восточной Камчатки доминирует *Laminaria bongardiana*, а до глубин 17–20 м распространяются *Thalassiophyllium clathrus* и *Agarum cribrosum* в ассоциации с разными представителями красных водорослей. Здесь он образует временное сезонное сообщество с другим представителем семейства терпуговых — северным одноперым терпугом и двумя видами получешуйных бычков: *Hemilepidotus gilberti* и *H. jordani*. Экологические ниши этих четырех видов совпадают не полностью, но в значительной степени перекрываются.

Наблюдения последних лет на склоне тихоокеанской стороны о-вов Парамушир и Шумшу позволили расширить нижнюю границу распространения этого вида с 510 м до 665 м, при наибольшей встречаемости его осенью и весной на внешнем шельфе, а в зимнее время — на глубинах 300–350 м. Таким образом, зайцеголовый терпуг обитает в очень широком диапазоне глубин, последовательно перемещаясь в процессе сезонных батиметрических миграций весной из верхней батииали в элиторальную зону и далее, в сублитораль и литораль, и мигрируя обратно в осенне-зимние месяцы. Тем не менее, учитывая все перечисленные обстоятельства, правильнее всего отнести этот вид к элиторальному ихтиоцену. Точно так же сложно выделить какую-либо одну характерную для зайцеголового терпуга водную массу со специфическими параметрами температуры и солености. Известно, что он может обитать в пределах весьма широкого диапазона температур — от минус 1,4 °C до плюс 13 °C (Золотов, 1985). Материалы по уловам зайцеголового терпуга при разных значениях

придонной температуры, полученные в ходе исследований в 1990-е годы (Орлов, Золотов, 2010), свидетельствуют об избегании им охлажденных до отрицательных значений вод шельфа и верхней части склона, которые в летний период у тихоокеанского побережья Камчатки и Северных Курильских островов сохраняются в виде ХПС — холодного промежуточного слоя остаточного зимнего охлаждения. Температура воды порядка 3–3,5 °C, при которой наблюдались наибольшие уловы в зимнее время, характерна для теплой промежуточной водной массы, имевшей в прикурильских водах в 1990-е годы максимальные значения температуры 3,5–3,7 °C в диапазоне глубин 400–600 м (Кантаков, 2000). Таким образом, при весьма широком температурном диапазоне его обитания, большую часть года он обитает либо в пределах теплой про-

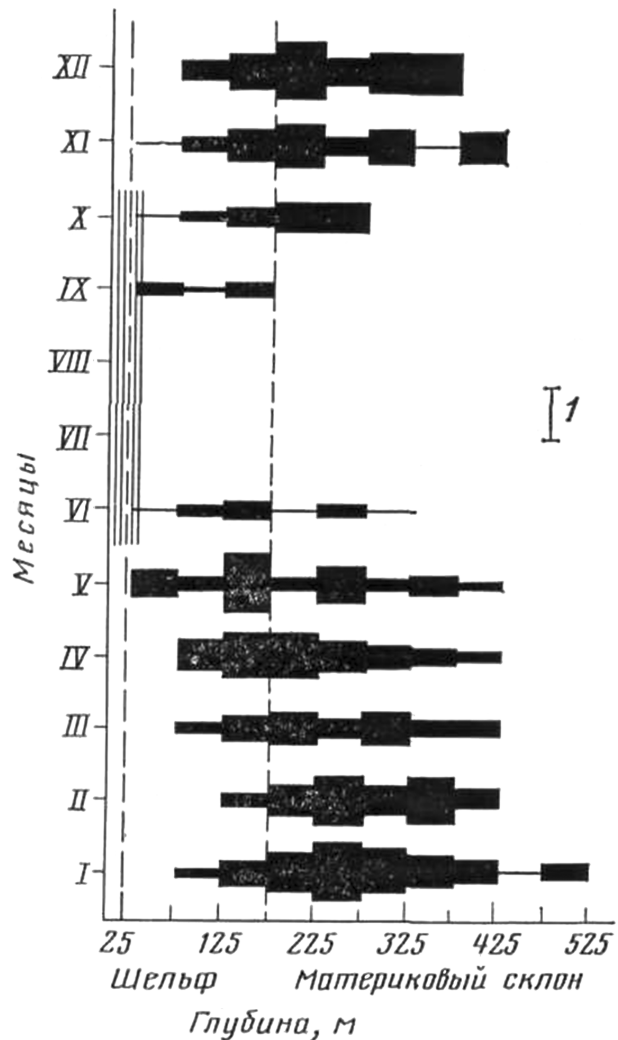


Рис. 3. Сезонные изменения вертикального распределения зайцеголового терпуга у Юго-Восточной Камчатки и о-ва Парамушир (по данным траловых съемок 1969–1982 гг.). Штриховкой показано обитание терпуга в верхней сублиторали. 1 — масштаб частоты встречаемости, соответствующий ее значению 50%

межоточной водной массы (осень–весна), либо поверхностной водной массы (лето).

Относительно экологической характеристики зайцеголового терпуга установлено, что он во все сезоны придерживается скалистых и каменистых участков дна (английское название вида *rock greenling* — скальный терпуг), отличающихся сильной изрезанностью рельефа, крутыми перепадами глубин, сильными течениями (Горбунова, 1962; Золотов, 1985), и в данном отношении он близок к северному одноперому терпугу. В связи с этим, пространственное распределение зайцеголового терпуга вдоль побережья Камчатки и в смежных районах далеко не однородно. Об обитании этого вида в Охотском море длительное время имелись лишь указания на встречаемость его у о. Тюлений (Рутенберг, 1962) и Сахалина (Уено, 1965). Л.А. Борец (1985) по результатам донных траловых съемок отмечает лишь один район обитания зайцеголового терпуга в Охотском море — побережье Западной Камчатки, со ссылкой на нахождение этого вида в данном районе по собственным наблюдениям автора. Анализ материалов ежегодных летних донных траловых съемок у Западной Камчатки, проводившихся в последнее десяти-

летие, дает мало свидетельств об обитании этого вида у Западной Камчатки. Как правило, отмечаются лишь единичные случаи его поимки, при многих съемках вид в уловах не встречался вообще. Учитывая выровненный, плоский характер рельефа дна западно-камчатского шельфа, илистые, илисто-песчаные грунты, редкость поимки зайцеголового терпуга при тралениях здесь представляется закономерной. Можно ожидать, что вероятность поимки его повысится при тралениях в осенне-зимний сезон, особенно у юго-западной оконечности Камчатки, где встречаются другие характерные обитатели тихоокеанских вод — длинноперый шипошек, северная двухлинейная камбала.

В западной части Берингова моря зайцеголовый терпуг является довольно обычным видом, хотя промысловых уловов его не отмечалось. На рис. 4 показаны обобщенные данные, характеризующие пространственное распределение зайцеголового терпуга вдоль восточного побережья Камчатки и северной группы Курильских островов по результатам траловых съемок, выполнявшихся в 1960–1980 годы. Можно сказать, что вне нерестового периода его распределение носит мозаичный характер, когда участки с высокими уловами зайцеголового

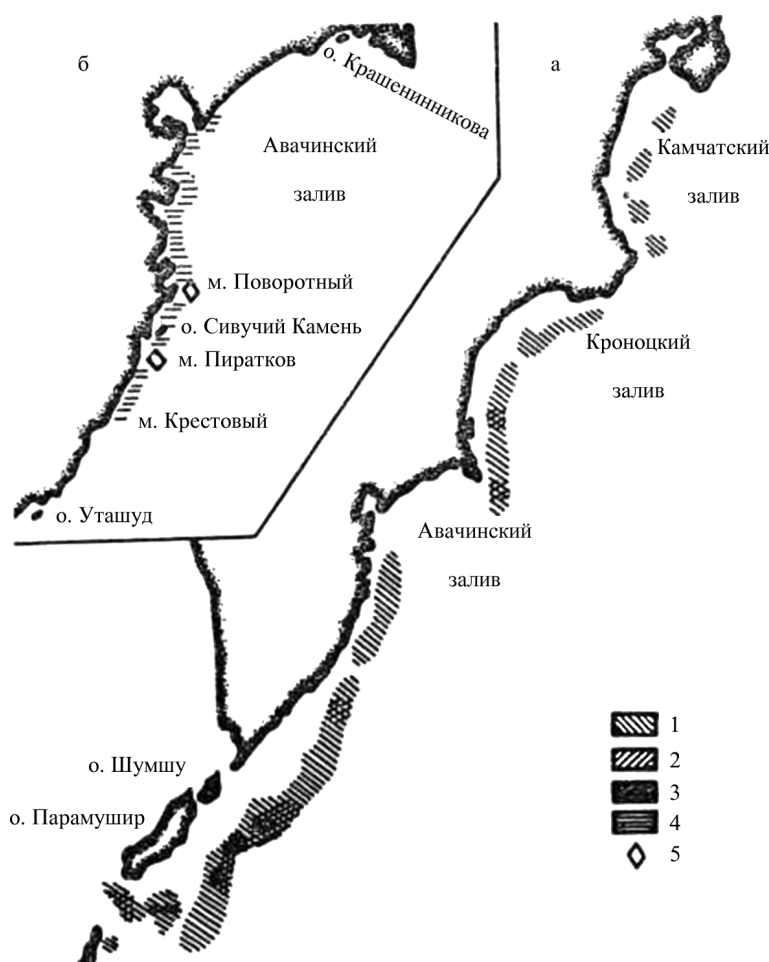


Рис. 4. Распределение зайцеголового терпуга в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в зимний период, по материалам траловых съемок в 1969–1984 г. (а) и в период нереста в 1985 г. (б). Уловы на час траления: 1 — до 100 кг; 2 — 101 ÷ 500 кг; 3 — свыше 500 кг; 4 — районы встречаемости в нерестовый период в Авачинском заливе; 5 — основные нерестилища

терпуга перемежаются с обширными пространствами, на которых уловов нет вообще.

Относительно невысокими уловами характеризуется Камчатский залив — наиболее опресненный и холодноводный среди других заливов юго-восточного побережья Камчатки, отличающийся, к тому же, относительно спокойным рельефом дна у берегов, преобладанием песчаных грунтов, слабой изрезанностью береговой линии, т. е. недостатком участков с условиями, благоприятными для воспроизводства.

Существенно выше уловы зайцеголового терпуга в Кроноцком заливе, особенности геоморфологии дна которого, а именно: наличие подводных каньонов, глубоко врезающихся своими вершинами в материковую отмель, способствуют повышенной его продуктивности.

Наибольшей численности, вероятно в пределах всего ареала, зайцеголовый терпуг достигает в тихоокеанских водах, прилегающих к юго-восточной оконечности Камчатки и наиболее северным Курильским островам — Шумшу и Парамушир. Район Северных Курил характеризуется интенсивным водообменом с Охотским морем, а направление основного потока вод в совокупности с рельефом дна создают условия для подъема на склон и шельф глубинных вод. По всему побережью этого региона преобладают скалистые грунты. Особую расчлененность имеет рельеф дна в мелководной части шельфа, где береговая черта характеризуется сильной изрезанностью, наличием надводных и подводных рифов, большим количеством прибрежных островков и кекуров. Благоприятным условиям для зимнего обитания вида способствуют наличие мощных непериферических течений и локальных циркуляционных систем; большие углы наклона шельфа и склона, сильная расчлененность рельефа дна в местах зимовки.

Южнее, в прибрежье о. Онекотан и более южных Курильских островов, численность зайцеголового терпуга заметно снижается. Результаты работ в 1990-х — начале 2000-х годов на японских траулерах (Орлов, Золотов, 2010) показали, что, будучи массовым видом на континентальном шельфе, особенно на общем шельфе и склоне островов Парамушир и Шумшу, и южной оконечности Камчатки, он практически отсутствовал на более южных подводных банках и поднятиях (рис. 5), где другой представитель семейства терпуговых — северный одноперый терпуг — являлся видом-доминантом. По всей видимости, это обусловлено типично бентическим образом жизни зайцеголового терпуга, в своем распределении свя-

занным с дном. Для него, как демерсального вида, нерестующего у самого берега на подводной растительности (Горбунова, 1962) и не поднимающегося в толщу воды, глубоководные проливы и подводные желоба, отделяющие подводные поднятия от суши, являются непреодолимым барьером, препятствующим нормальному воспроизводству. Вероятно, это же обстоятельство ограничивает численность вида на небольших островных площадках центральной части Курильской гряды, разделенных глубокими проливами. Хотя следует отметить, что, по данным работы промыслового судна РТ «Камлайн», зайцеголовый терпуг встречается в качестве прилова при траловом лове северного одноперого терпуга в прибрежье многих островов (Кетой, Матуа, Симушир, Харимкотан, Шиашкотан).

Что касается пространственного распределения зайцеголового терпуга в репродуктивный период и конкретных мест воспроизводства, то в прикамчатских водах они до настоящего времени выявлены только у юго-восточного побережья Камчатки (у мысов Пираткова, Полосатый, Поворотный). В.И Пинчук (1976а) указывал, что на островах Беринга и Медном взрослые особи *H. lagocephalus* облавливаются удочками в верхней сублиторали у самого рифа. Учитывая также факты нахождения им мальков годовалого возраста в ваннах нижнего горизонта, можно не сомневаться, что Командорские острова также являются районом его воспроизводства.

Об обитании его в водах Курильских островов хорошо известно (Кляшторин, 1962): здесь он отмечен на многих островах Курильской гряды (Итуруп, Чирпой, Кетой, Маканруши, Симушир), как с океанской, так и охотоморской стороны. Многочислен он на островах Малой Курильской гряды (Кляшторин, 1962; Гомелюк, 2000), возможно, это связано с тем, что их шельф носит не «островной» характер, а является продолжением обширной континентальной ступени острова Хоккайдо. Опираясь на данные по зимне-весеннему распределению, можно быть уверенными, что репродуктивная часть ареала вытянута и вдоль всей Курильской островной дуги и побережья Камчатки.

Б у р ы й и п я т н и с т ы й т е р п у г и часто обитают симпатрично, но все же определенные различия в занимаемых ими нишах существуют. Пятнистый терпуг, будучи наиболее холодолюбивой рыбой семейства, обладает самым обширным ареалом. Он встречается от Чукотского моря на юг до Японии, а по американскому берегу — от моря Бофорта до залива Пьюджент-Саунд (Рутен-

берг, 1962; Meclenburg et al., 2002; Антоненко, 2010). Сходным ареалом, исключая моря Северного Ледовитого океана, обладает и бурый терпуг. Оба вида весьма обычны у побережья Камчатки, но исследований их почти не проводилось. В связи с невозможностью облова этих рыб традиционными орудиями лова, используемыми в морском рыболовстве (тралы, снюрреводы, яруса), детальная информация о размещении пятнистого и, в особенности, бурого терпуга в прикамчатских водах прак-

тически отсутствует. Известен факт обитания обоих терпугов в Авачинском заливе: именно по уловам вблизи Петропавловской гавани сделаны в XIX веке первоописания обоих видов (Рутенберг, 1962), причем как *H. stelleri*, так и *H. octogrammus* считаются постоянными обитателями Авачинской бухты (Виноградов, 1949).

Эти данные подтверждаются материалами ловов мальковым закидным неводом в Авачинской губе в 1970-е годы и в 1995–1997 гг. (Василец

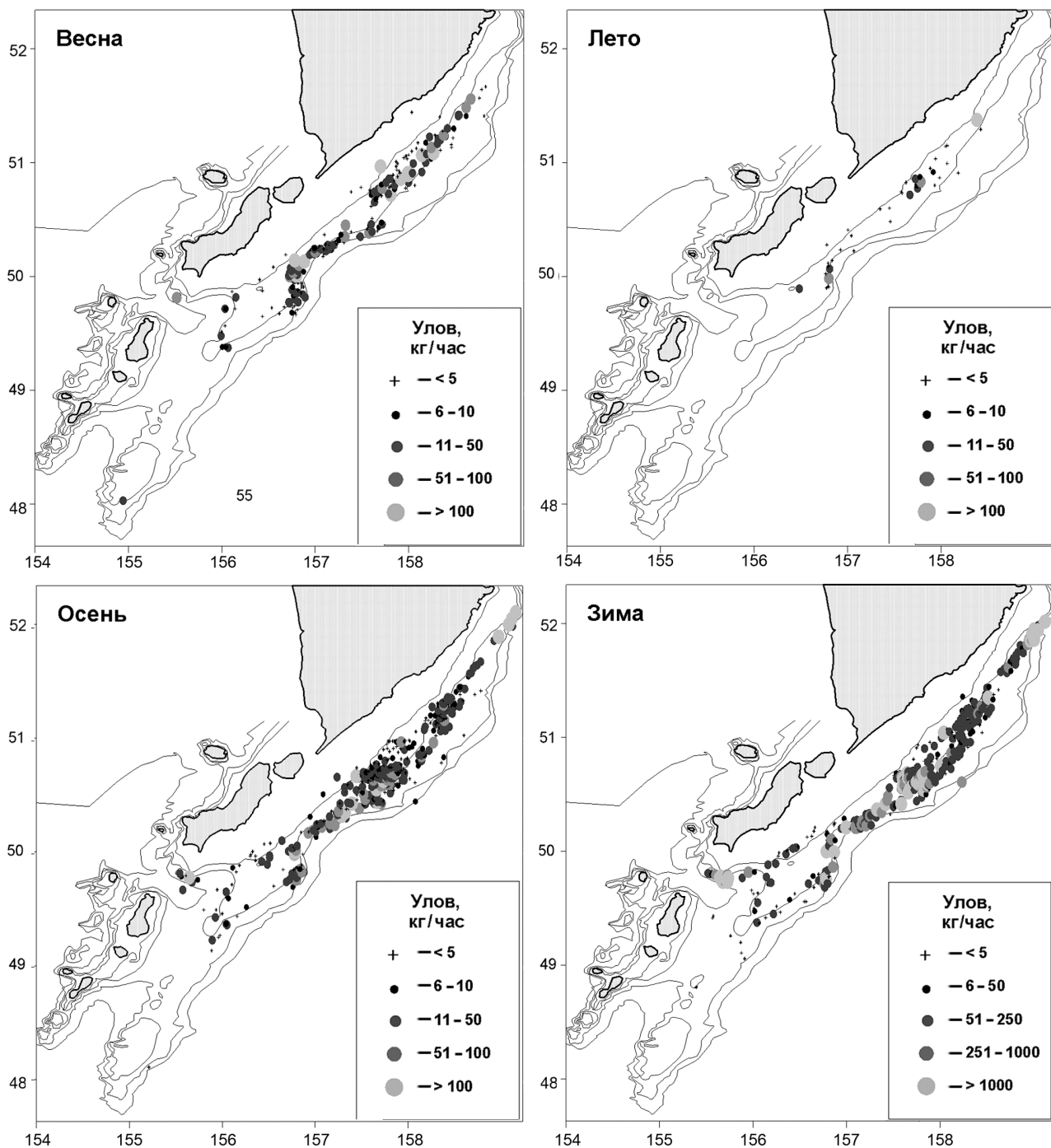


Рис. 5. Распределение зайцеголового терпуга в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в различные сезоны 1992–2002 гг.

и др., 1998), хотя, судя по величине уловов, обоих терпугов нельзя отнести к массовым рыбам (табл. 3).

Собственно, этим и ограничивается количественная информация о пространственном распределении *бурого терпуга* у берегов Камчатки. Относительно других районов Восточной Камчатки можно говорить лишь о его единичных поимках, преимущественно молоди, повсеместно в литорали всех крупных заливов — Кроноцкого, Камчатского, Карагинского, Олюторского (Спасский, 1961; Матюшин, 1982; Карпенко и др., 1998). То же самое можно сказать о его встречаемости у Командорских островов, хотя этот район включается в ареал вида во всех сводках по систематике и биогеографии рыб северо-западной части Тихого океана, и здесь бурый терпуг традиционно добывается местным населением с берега удочками. В.И. Пинчук (1976а) отмечал поимки бурого терпуга длиной до 178 мм как в литоральной зоне острова Беринга, так и в сублиторали, у рифов.

Во время рекогносцировочных работ по выяснению видового состава рыб прибрежной 5-мильной зоны Командорских островов в сентябре 2010 г., выполненных Р.Н. Новиковым, В.В. Коломейцевым и А.Э. Шагиняном, посредством учебных снастей, *H. octogrammus* оказался одним из самых многочисленных компонентов ихтиофауны и наиболее обычным представителем семейства терпуговых. Длина рыб не превышала 30 см, и все особи этого вида были пойманы на рейдовой стоянке в бухте села Никольское на изобатах до 12 м (табл. 4). Учитывая, что обловами была охвачена только ограниченная прибрежная зона в северной

части о. Беринга, говорить о количественном распределении вида на акватории всего архипелага не представляется возможным.

То же самое можно сказать и об Охотском море. В единственной работе, содержащей данные по биологии бурого терпуга (Шестаков, Назаркин, 2006), сообщается, что рыбы были выловлены в Тауйской губе на глубине менее 15 м без какой-либо детализации и привязки к населяемому виду биотопу.

Несравненно обстоятельнее изучен этот аспект в отношении бурого терпуга вод Приморья (Вдовин, Антоненко, 1998а, б; Антоненко, 2000). В уловах закидного невода мальки бурого терпуга начинают встречаться с конца апреля – начала мая при длине 60–70 мм, имея характерную для взрослых рыб бурую окраску с остатками пелагической (зеленовато-желтой). Молодь частично переходит от пелагического к придонному образу жизни весной в возрасте 6–7 месяцев. Сеголетки встречаются как у дна, так и в толще по всему заливу (до 10–12 м) и ведут пелагический образ жизни, будучи приурочены к поверхностной прибрежной водной массе.

Детально изучены особенности вертикального распределения бурого терпуга в водах Южного Приморья (Вдовин, Антоненко, 1998б). Выяснено, что если в апреле все рыбы сосредоточены в узком диапазоне глубин у берега — 0,3–1,3 м, то уже в июне отдельные особи мигрируют на глубины более 25 м, в июне–августе максимальные глубины составляют 27–33 м, а в сентябре — 41 м. Обратную, нерестовую миграцию к берегам взрослые рыбы начинают в сентябре. Нерест бурого терпуга в заливе Петра Великого происходит в сентябре–октябре на глубинах 0,5–1,5 м. По мнению указанных исследователей биологии терпугов в водах Приморья, не соответствуют действительности прежние представления (Горбунова, 1962; Рутенберг, 1962) о миграции бурого терпуга зимой на большие глубины. Предполагается (Гомелюк, 2000), что этот вид проводит зиму в малоподвижном состоянии в пределах рифовой зоны, скрываясь в подводных пещерах, расщелинах, гротах. По

Таблица 3. Уловы терпугов рода *Hexagrammos* в Авачинской губе мальковым закидным неводом за период 1995–1997 гг. (по Василец и др., 1998)

Виды	Всего поймано, экз.		Улов на замет, экз.		Всего
	Молодь	Взрослые	Молодь	Взрослые	
Пятнистый терпуг	17	3	0,26	0,03	0,3
Бурый терпуг	9	0	0,14	0	0,14

Таблица 4. Некоторые характеристики терпугов в прибрежной зоне о. Беринга в сентябре 2010 г., по данным учебных уловов

Вид	Длина, см	Ср. масса, кг	Улов, кг	Улов, шт.	% к общему улову рыб	
					по численности	по массе
Зайцеголовый терпуг	44	1,324	1,324	1	0,5	0,93
Бурый терпуг	16–28	0,127	1,908	15	7,6	1,34
Северный одноперый терпуг	25–28,5	0,215	0,860	4	1,0	0,36

другим данным, бурый терпуг не только не мигрирует вглубь, но напротив, смещается на меньшие глубины, и даже в кутовые (более распресненные) части бухт (Вдовин, Антоненко, 1998б; Антоненко, 2000). Этот вывод, скорее всего, справедлив и в отношении бурого терпуга в других участках ареала, в том числе и у Камчатки, на что указывают факты его абсолютного отсутствия при тралениях на шельфе и склоне не только летом, но, в отличие от пятнистого и зайцевого терпугов, и в зимние месяцы.

Пространственное распределение бурого терпуга в заливе Петра Великого характеризуется непрерывностью, при предпочтении им каменистых грунтов с водной растительностью, илисто-песчаных и ракушечниковых грунтов, с мидиевыми банками и зарослями zostеры (Антоненко, 2000). Как видим, *H. octogrammus* является эвритопным видом, адаптированным к гораздо более широкому спектру абиотических условий, нежели зайцево-головый терпуг. С.Ю. Гомелюк и В.Е. Щетков (1992) относят его к типично донным видам, который находит на поверхности грунта пищу и укрытия. Это относительно малоподвижный, не склонный к длительным перемещениям вид, не образующий групп и отличающийся территориальным поведением в пределах не охраняемых индивидуальных участков. Сходного мнения придерживается и Д.В. Антоненко (2000), полагающий, что основным фактором, влияющим на распределение, является наличие укрытий (водная растительность, расщелины в камнях и т. д.).

Еще более пластичным видом является *пятнистый терпуг*, который хотя зачастую и обитает в одних районах и на одних глубинах с бурым терпугом (Леунов, 1988; Антоненко, 2000; Гомелюк, 2000; Антоненко, Пушина, 2002), но отличается и адаптацией к более широкому диапазону температуры и солености воды, и большим разнообразием населяемых биоценозов, и более широким спектром потребляемой пищи. Так, Е.П. Рутенберг (1962) характеризовал этот вид как наиболее политопную литоральную форму среди бровастых терпугов, встречающуюся как на скалистых грунтах, в зарослях водорослей, так и на открытых местах у песчаных пляжей и на опресненных участках. О толерантности пятнистого терпуга к низким температурам говорит тот факт, что это единственный из терпугов, встречающийся в морях Северного Ледовитого океана (Mecklenburg et al., 2002; Антоненко, 2010).

Как и другие представители рода *Hexagrammos*, пятнистый терпуг в летне-осенний период, во

время нереста, населяет прибрежную зону от литоральной полосы, куда он поднимается во время прилива, до глубин порядка 16–20 м (Рутенберг, 1962; DeMartini, 1985; Антоненко, 2000). В осенне-зимние месяцы, с выхолаживанием поверхностных вод, он, в отличие от бурого терпуга, смещается глубже, однако эта миграция не столь явно выражена, как у зайцевого терпуга, и ограничивается в основном пределами шельфа. В качестве нижних, зимних границ обитания *H. stelleri* различные исследователи называют разные глубины. Так, В.А. Клюканов (1984) сообщает, что в декабре 1983 – январе 1984 гг. в Татарском проливе рыбы облавливались на глубинах 35–80 м при температуре у дна от +3,5 до 5,2 °С. Для пятнистого терпуга американского побережья в качестве максимальных указываются глубины от 46 (Eschmeyer et al., 1983) до 175 м (Mecklenburg et al., 2002).

Наиболее обстоятельно изучены закономерности вертикального распределения пятнистого терпуга в водах залива Петра Великого, как в онтогенетическом, так и в сезонном аспектах (Антоненко, Вдовин, 2001). Нерест пятнистого терпуга в этом районе происходит в сентябре–октябре. По окончании эмбрионального периода, длящегося примерно 1 месяц, выклюнувшиеся личинки обитают в прибрежной нейстали. Имеются сведения об обитании *H. stelleri* в приповерхностном слое воды в течение первых месяцев жизни и в прикамчатских водах (Токранов, Сафронов, 2004). У побережья Западной Камчатки, по их данным, личинки пятнистого терпуга единично появляются в нейстоне начиная с августа, при длине около 11 мм, а в массе встречаются осенью–зимой, составляя в сентябре 88,6%, в октябре — 96,1%, а в январе — 97,2% общей численности ихтионейстона в уловах, при частоте встречаемости, достигающей 78% (октябрь). В приповерхностном слое прикамчатских вод Охотского моря личинки облавливались вплоть до конца весны, хотя встречаемость их в июне была уже очень низкой. Характерно, что за длительный период обитания в нейстонном слое линейные размеры личинок увеличивались крайне медленно. Средняя длина их по месяцам изменялась следующим образом: август — 10,5 мм, октябрь — 12,8 мм, январь — 23,2 мм, июнь — 29,4 мм (Токранов, Сафронов, 2004). Это, безусловно, связано с низким уровнем метаболизма при обитании в зимние месяцы в чрезвычайно охлажденных поверхностных водах Охотского моря.

У берега (глубины 0,5–1,5 метра) сеголетки пятнистого терпуга длиной 6–8 см в водах При-

морья начинают встречаться в конце мая (Антоненко, Вдовин, 2001).

В августе–сентябре они распространяются в диапазоне 5–30 м (максимум на глубинах 5–10 м). С августа среди сеголетков начинают появляться рыбы со взрослой окраской, а со второй половины сентября рыбы с пелагической (зеленоватой) окраской перестают встречаться. Предполагается, что в это время основная часть сеголетков пятнистого терпуга начинает переходить к донному образу жизни. Молодь в возрасте 1+ летом и осенью распространена наиболее широко до глубин 40–50 м. К ноябрю мигрирует к берегу на глубины менее 5 м, где и обитает до весны.

В отличие от молоди, взрослые рыбы зимуют на больших глубинах. В декабре они распространяются до глубины 70 м, в марте–апреле взрослые рыбы отмечались в заливе Петра Великого в диапазоне глубин 55–275 м (Антоненко, Вдовин, 2001). Следует отметить, что это максимальная глубина, указываемая в качестве нижней границы батиметрического диапазона обитания пятнистого терпуга. В других районах *H. stelleri* на столь больших глубинах отмечен не был. В мае половозрелые рыбы начинают активное перемещение к берегу (при максимальной концентрации в диапазоне глубин 40–50 м), проникая до минимальных глубин. В июне миграция заканчивается и основная часть популяции сосредоточена в диапазоне от 5 до 20 м.

В отличие от бурого терпуга, *H. stelleri* менее тесно связан с субстратом и, по наблюдениям некоторых авторов (Гомелюк, Щетков, 1992; Гомелюк, 2000), большую часть времени проводит в придонном слое в движении, периодически поднимается в толщу воды (до 5–6 метров над поверхностью дна), преследуя добычу, а на грунт опускается только для кратковременного отдыха.

Говоря о пространственном распространении пятнистого терпуга в водах Камчатки, нельзя не отметить, что это — единственный из терпугов, обитающий на всей акватории прикамчатских вод

и достигающий значительной численности не только в беринговоморских и тихоокеанских водах, но и повсеместно вдоль охотоморского побережья Камчатки. В летний период диапазон глубин, в пределах которого при тралениях встречался пятнистый терпуг, составлял у западного побережья Камчатки 11–75 м, однако основные концентрации, по результатам исследований в 2005 и 2008 гг. (Напазаков, 2010), приурочены к внутреннему шельфу с глубинами до 40 м при большой амплитуде колебаний придонной температуры — от 0,2 до 11,3 °С. Сходные глубины обитания *H. stelleri* указывал А.В. Четвергов (2000), по сообщению которого зона распространения вида на западно-камчатском шельфе летом ограничена прибрежным мелководьем, и глубже 30–40 м в уловах он обычно представлен единичными особями. При этом основные скопления его расположены севернее 53° с. ш.

Анализ результатов донных траловых съемок, выполнявшихся специалистами КоТИНРО на западно-камчатском шельфе в зимние месяцы 1972–1982 гг. по программам исследований восточноохотоморского минтая, свидетельствует о том, что пятнистый терпуг с охлаждением вод определенно мигрирует из прибрежного мелководья на внешний шельф (табл. 5), где зимнее выхолаживание вод выражено не столь экстремально, хотя и на этих глубинах он обитает при отрицательных температурах воды у дна (табл. 6). Следует отметить, что зимой во все годы он попадался в единичных тралениях и только в штучных количествах, поэтому пока нельзя с полным основанием говорить о том, что весь пятнистый терпуг (или хотя бы большая часть) перемещается зимой на внешний шельф. Тем не менее, приведенные данные укладываются в общую схему годового миграционного цикла, установленную для пятнистого терпуга вод Приморья (Антоненко, Вдовин, 2001).

Относительно пространственного размещения запаса на западно-камчатском шельфе можно за-

Таблица 5. Встречаемость пятнистого терпуга (экз.) в зависимости от глубины лова при траловых съемках на шельфе Западной Камчатки в 1972–1982 гг.

Год, месяц	Глубины, м										
	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	61–70	71–80	81–90	91–100	101–150	151–200
Январь, 1980, 1982	–	–	–	–	–	1	2	1	1	12	4
Март, 1978	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4
Апрель, 1972, 1974	–	–	1	3	2	2	1	–	1	–	–
Июль, 1980	12	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Сентябрь, 1977	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
Декабрь, 1981	–	–	–	–	–	–	2	–	1	2	–

Таблица 6. Встречаемость пятнистого терпуга (экз.) в зависимости от придонной температуры при траловых съемках на шельфе Западной Камчатки в 1972–1982 гг.

Месяцы	Температура, °С										
	-2(-1,5)	-1,5(-1)	-0,5-0	0-0,5	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-4	4-6	6-8	8-10
Декабрь–январь	–	–	–	6	7	10	1	–	–	–	–
Март–апрель	2	4	4	–	–	–	–	–	–	–	–
Июль	–	–	–	–	–	–	–	1	3	4	8

метить, что основная часть популяции обитает к северу от 54° с. ш. Встречается этот вид и в северной части Охотского моря, в частности в Тауйской губе (Шестаков, Назаркин, 2005, 2006). У Юго-Восточной Камчатки уловы пятнистого терпуга случались гораздо реже. Имеются сведения об обитании этого вида в Авачинской губе (Виноградов, 1949; Василец и др., 1998). Данные о поимках его в литоральной зоне других районов собственно тихоокеанских вод крайне малочисленны. Так, не содержится указаний на поимки этого вида в работах по исследованию ихтиофауны литорали Командорских и Курильских островов (Пинчук, 1976а, б), хотя поимки других бровастых терпугов в этих районах не редкость. Имеется единственное упоминание о встречаемости его в нижних горизонтах литорали Кроноцкого залива (Спасский, 1961). Напротив, в заливах западной части Берингова моря, он, как и в Охотском море, не редок (Матюшин, 1982). Все это вполне согласуется с изложенными ранее фактами о способности пятнистого терпуга к обитанию в распресненных участках и относительной холодолюбивости. По всей видимости, собственно тихоокеанские субарктические водные массы, отличающиеся повышенными значениями температуры и солености, менее предпочтительны для *H. stelleri*, нежели модифицированные субарктические водные массы окраинных морей — Охотского и Берингова. В пользу такого предположения говорит, например, его преимущественное обитание в северной части западно-камчатского шельфа, где поток тихоокеанских вод, поступающих в Охотское море через проливы Курильской гряды, значительно ослабевает, а частично — смещается на запад, вследствие чего температура и соленость придонных вод здесь значительно ниже, чем к югу от 54-й параллели. Так, в 2007 г. по результатам донной траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский», 91% пятнистого терпуга по численности и 84% по биомассе были учтены к северу от 54-й параллели, причем весь запас размещался в пределах глубин менее 50 м. В 2009 г. (траловая съемка на НИС «Кизиветтер») эти значения составили, соответственно, 78% и 75%. Не противоречит этому и тот факт, что в ти-

хоокеанских водах Восточной Камчатки пятнистый терпуг наиболее часто встречаем в Авачинской губе, характеризующейся большой распресненностью, в отличие от открытых районов океанского побережья полуострова.

Размеры и возраст

Длиннобровый терпуг. Достоверной информации о размерах *H. superciliosus* мало. Американские исследователи, как было сказано, не дифференцируют длиннобрового и зайцевого терпугов, поэтому остается неясным, какой из двух видов достигает длины 61 см, указывавшейся в качестве предельной для *H. lagocephalus* (Eschmeyer et al., 1983; Mecklenburg et al., 2002). Е.П. Рутенберг (1962) приводит морфометрические характеристики длиннобровых терпугов длиной 31,4–44,1 см. В прибрежье о. Амчитка, по материалам почти 600 измерений, встречены рыбы длиной до 40,2 см (Simenstad, 1971). Единственный экземпляр, выловленный у Камчатки, имел длину 33,2 см (Токранов, 2007).

Зайцеголовый терпуг. *Длина и вес.* Этот вид является наиболее крупным представителем рода *Hexagrammos*, достигая длины (АС) 61 см (Фадеев, 2005). Сходные предельные размеры указываются в работе японских авторов (Masuda et al., 1992) — 56 см SL (ихтиологическая длина), что примерно соответствует 61 см длины по Смитту. В траловых уловах на шельфе и материковом склоне тихоокеанского побережья Северных Курил и Восточной Камчатки в 1992–2002 гг. зайцеголовый терпуг был представлен рыбами размерами 23–58 см (рис. 6). В среднемноголетнем аспекте модальные размеры терпуга в разные сезоны варьировали в пределах от 38 до 49 см. Наименьшей средней длиной характеризовались летние уловы терпуга на шельфе (39,9 см), что обусловлено отходом крупных половозрелых рыб на нерест в прибрежные мелководья на участки, не доступные для исследований. Максимальный показатель средней длины (45,1 см) отмечен в осенний период, после окончания нереста и откочевки производителей от прибрежных нерестилищ на внешний шельф.

При общем преобладании в траловых уловах на шельфе и свале глубин самок (60–80% по многолетним данным), их средняя длина была значительно выше, чем у самцов, и составила 43,6 см, против 40,6 см у самцов (рис. 7). Масса тела самок изменялась от 0,160 до 2,630 кг (в среднем 1257 г), самцов — от 0,149 до 2,520 (в среднем 1035 г). Графики соотношения общей длины (TL) и массы (W), по данным за многолетний период,

представлены на рисунке 8. Соответствующие уравнения зависимости имели вид:

$$W = 0,0067TL^{3,1978} \text{ для самцов и}$$

$$W = 0,0064TL^{3,2008} \text{ для самок.}$$

Возраст и рост. Сведения о возрасте и росте зайцеголового терпуга немногочисленны. Л.Б. Кляшторин (1962) определил возраст у 20 рыб из вод о-вов Шикотан и Симушир, а Н.Н Горбунова (1962) — у 206 экз. в районе Юго-Восточной

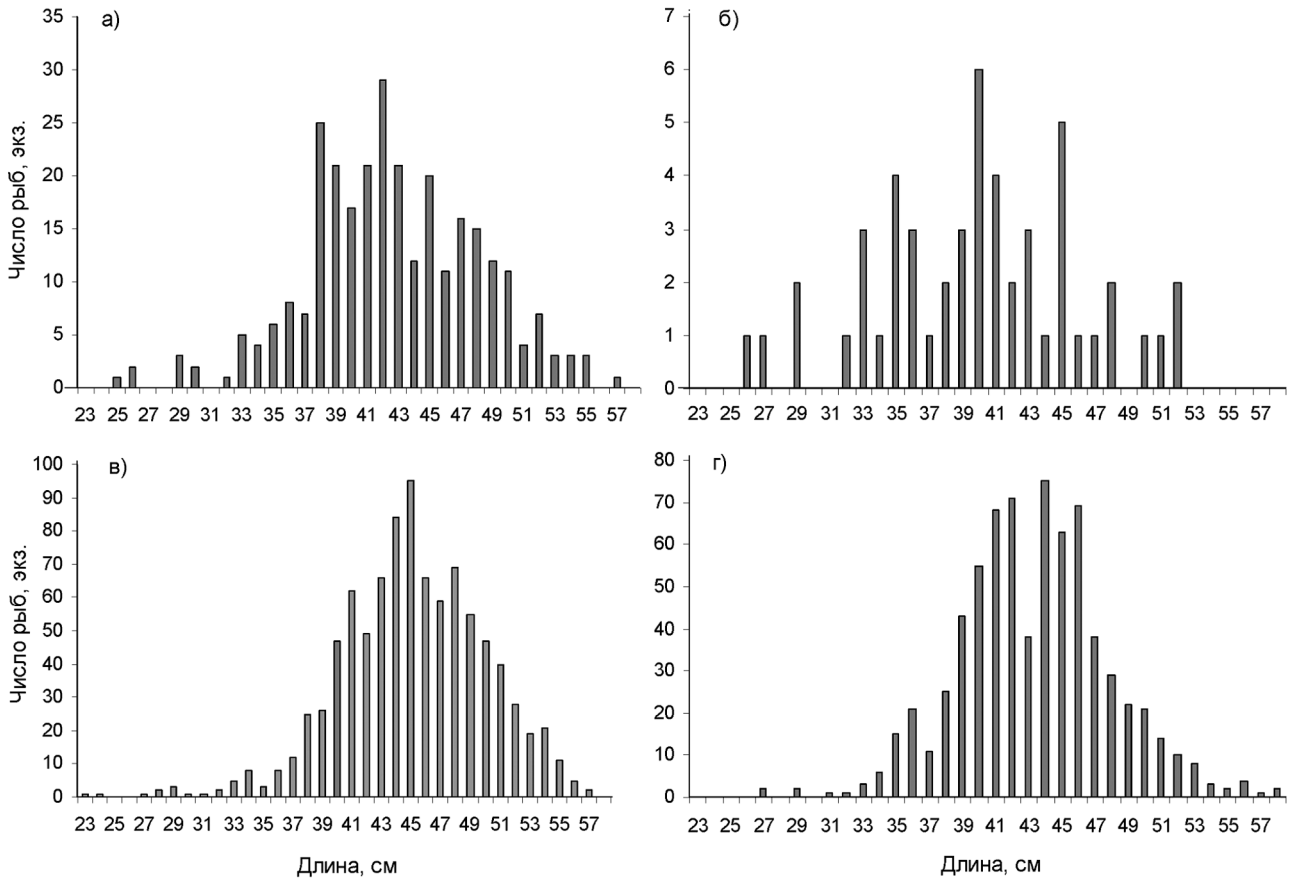


Рис. 6. Размерный состав зайцеголового терпуга в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и Северных Курильских островов в различные сезоны 1992–2002 гг. (средние значения длины и число промеренных рыб: весна — 42,61 см и 291 экз., лето — 39,88 см и 51 экз., осень — 45,10 см и 924 экз., зима — 43,35 см и 723 экз.)

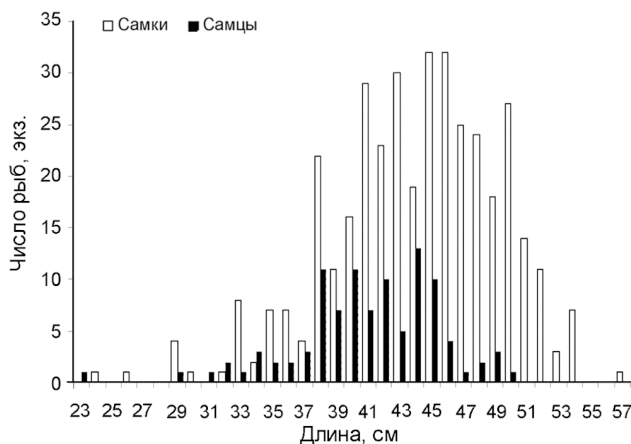


Рис. 7. Размерный состав самок и самцов зайцеголового терпуга в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и Северных Курильских островов, 1992–2002 гг. (число промеренных рыб и средняя длина: самки — 380 экз. и 43,50 см, самцы — 101 экз. и 40,43 см)

Камчатки. Кроме того, нами определен возраст у 326 экз. зайцевого терпуга из траловых уловов на шельфе и склоне и 62 экз., добытых на нерестилищах удочками.

При определении возраста зайцевого терпуга по чешуе приходится сталкиваться с теми же проблемами, которые возникали и при исследовании возраста северного одноперого терпуга (Золотов и др., 2006). По существу, у наиболее крупных рыб, длиной 50 и более сантиметров, чешуя для определения возраста непригодна. Поэтому следует признать, что реально максимальный возраст рыб остается неизвестным. Тем не менее можно считать, что зайцевого терпуг относится к рыбам со средней продолжительностью жизни. В целом за весь период наблюдений в уловах встречались особи в возрасте от 2 до 14 лет (табл. 7). Преобладали 5–

8-летние самки и самцы; средний их возраст был равен, соответственно, 7,7 и 6,4 лет. Судя по возрастному составу, смертность среди самцов, после достижения ими половой зрелости, существенно выше, нежели у самок (мгновенные коэффициенты естественной смертности, соответственно, 0,72 и 0,36 год⁻¹). Мгновенный коэффициент естественной смертности для всех рыб равен 0,51 год⁻¹.

Линейный и весовой рост зайцевого терпуга удовлетворительно описываются уравнением Бергаланфи и выражаются формулами:

$$L_t = 51,1 \{1 - \exp[-0,191(t+0,96)]\},$$

$$W_t = 1840 \{1 - \exp[-0,191(t+0,96)]\}^{2,93},$$

где L_t и W_t , соответственно, длина и масса в возрасте t .

Годовые приросты длины составляют 3–4 см у четырех-шестилетних рыб; у более старых осо-

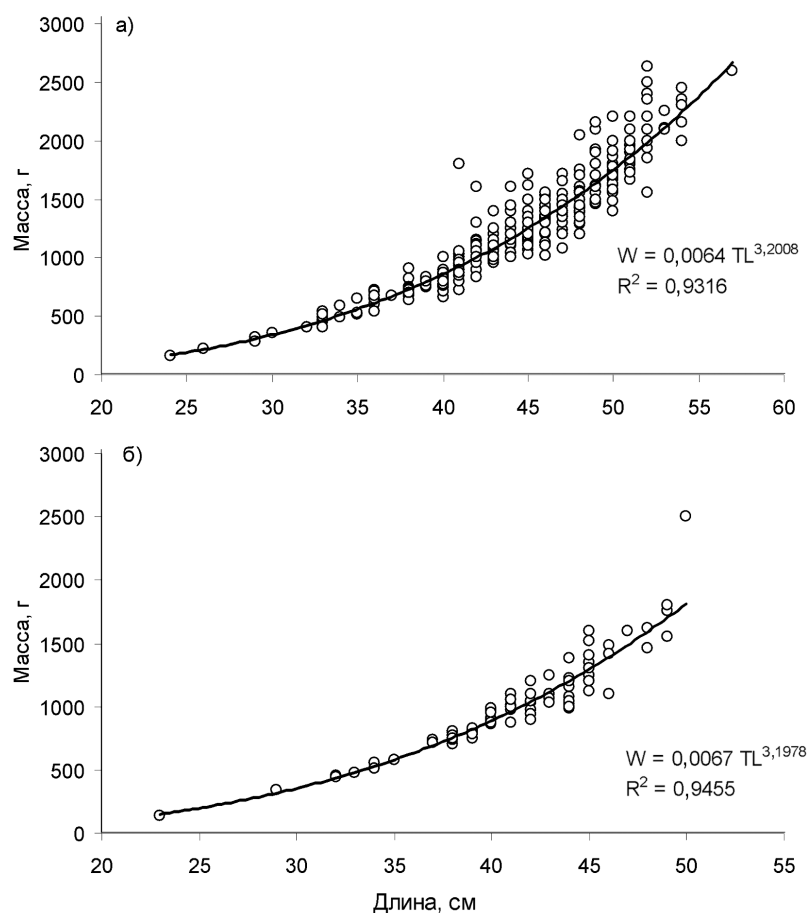


Рис. 8. Соотношение между длиной и массой тела зайцевого терпуга в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и Северных Курильских островов (1992–2002 гг.)

Таблица 7. Возрастной состав зайцевого терпуга в тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курильских островов зимой, % ($n = 326$)

Возраст, лет	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Кол-во рыб
Самки		2,5	5,5	16,9	22,9	23,7	10,6	7,2	4,7	3,0	1,7	0,8	0,4	236
Самцы	4,5	2,2	4,5	19,1	23,6	25,8	14,6	5,6	1,1					90

бей они снижаются до 1,5–2 см. Приросты массы колеблются от 83 до 175 г и максимальны на восьмом–десятом годах жизни.

Бурый терпуг является самым мелким видом рода *Hexagrammos*. В заливе Петра Великого его предельная длина составляла 36 см (Антоненко, Пущина, 2002), в северной части Охотского моря — 32 см (Шестаков, Назаркин, 2006), а для американского побережья в качестве максимальной указывается длина 28 см (Eschmeyer et al., 1983; Mecklenburg et al., 2002). Меньше всего известно о размерном составе популяций, обитающих у побережья Камчатки; до настоящего времени отсутствуют даже достоверные сведения о длине рыб, обитающих в Авачинской губе, несмотря на то, что здесь этот вид является обычным объектом любительского лова местным населением. В сентябре 2010 г. в ходе обследования состава ихтиофауны в прибрежной зоне северной части о. Беринга было выловлено учебными снастями 15 экз. (8 самок и 7 самцов) *H. octogrammus*. Длина рыб варьировала от 15 до 28 см, модальной была размерная группа 19–21 см, средняя длина составила 20,20 см. Самцы были крупнее самок (соответственно, 20,50 и 19,93 см). Масса рыб изменялась от 60 до 284 г, в среднем — 127,2 г.

В северной части Охотского моря (Тауйская губа) встречались рыбы длиной 6,3–31,8 см, доминировали особи длиной 15–22,5 см, средняя длина бурого терпуга (90 экз.) составила 18,50 см (Шестаков, Назаркин, 2006). Уловы были представлены рыбами в возрасте от 0+ до 5+, основу их составляли трехгодовалые особи (40%), несколько меньшее значение (32%) имели двухгодовики. Рост бурого терпуга в северной части Охотского моря показан в табл. 8.

Максимальные приросты длины тела (9,7–10,6 см) отмечаются на первом году, с последующим постепенным снижением до 3–4 см в старших возрастах. Самки во всех возрастных группах

имеют большие средние показатели длины и массы. Судя по приводимым данным, *H. octogrammus*, в отличие от зайцевого терпуга, относится к короткоживущим видам.

В заливе Петра Великого средняя продолжительность жизни бурого терпуга также не превышает 5–6 лет, хотя предельный возраст несколько выше и оценивается в 8–12 лет (Антоненко, 2000). Видно, что рост рыб в Тауйской губе более замедлен, по сравнению с рыбами из Японского моря, вероятно, в связи с суровыми океанологическими условиями северной части Охотского моря.

Пятнистый терпуг. Этот вид, как и *H. octogrammus*, считается одним из наиболее мелких терпугов, и в качестве его максимальных линейных размеров ранее указывалась длина 45 см (Рутенберг, 1962). В последние годы появились работы, сообщающие о поимках более крупных особей пятнистого терпуга. Так, имеется сообщение об экстремально крупных размерах пятнистого терпуга в заливе Петра Великого, где пойманы экземпляры длиной 522 и 540 мм (Епур, 2002), тогда как раньше в этом районе в качестве предельной называлась длина 420 мм (Антоненко, Вдовин, 2001). В работе о современном составе ихтиофауны Авачинского залива (Василец и др., 1998) приводится информация о линейных размерах встречающихся здесь рыб, и в качестве их значений для пятнистого терпуга указывается средняя длина 34 см при размахе варьирования от 10 до 50 см. Поскольку количество исследованных особей не указано, то эти данные, на наш взгляд, требуют дополнительной проверки.

В Тауйской губе облавливался пятнистый терпуг гораздо меньших размеров (Шестаков, Назаркин, 2006), здесь даже максимальная наблюдаемая длина (32 см) была ниже, чем указанная выше средняя длина рыб в Авачинском заливе. Преобладали особи размерами от 17,5 до 25 см (57%), при

Таблица 8. Длина бурого и пятнистого терпугов в Тауйской губе (Шестаков, Назаркин, 2006) и заливе Петра Великого (Вдовин, Антоненко, 1998а; Антоненко, Вдовин, 2001) по возрастам

Возраст, годы	<i>H. octogrammus</i>						<i>H. stelleri</i>					
	Тауйская губа				Залив Петра Великого		Тауйская губа				Залив Петра Великого	
	<i>lim</i>	<i>M</i>	$\pm m$	<i>n</i>	<i>lim</i>	<i>M</i>	<i>lim</i>	<i>M</i>	$\pm m$	<i>n</i>	<i>lim</i>	<i>M</i>
1	7,5–12,0	9,6	7,4	5	9,0–12,6	10,5	6,3–11,4	8,5	6,2	10	12–13	12,6
2	13,9–17,9	15,7	2,3	29	11,3–19,7	16,7	12,5–18,7	15,8	3,7	26	16–18	16,7
3	16,4–21,6	19,4	2,1	36	16,2–21,4	20,6	16,2–22,4	19,2	2,2	52	18–22	20,6
4	21,4–24,2	22,6	2,0	17	21,7–23,9	22,5	21,0–25,8	23,6	2,6	26	–	–
5	25,5–26,5	25,9	2,9	3	–	–	24,1–29,4	26,5	4,0	13	–	–
6	–	–	–	–	–	–	30,0–31,8	30,9	–	2	–	–

Примечание: *lim* — пределы варьирования длины, см; *M* — средняя длина; $\pm m$ — ошибка средней; *n* — число рыб

средней длине 19,5 см. Динамика изменений размеров пятнистого терпуга с возрастом отражена в таблице 8. По темпу роста он достаточно близок к бурому терпугу, что же касается географической изменчивости роста, то в более южном Японском море его скорость закономерно выше.

Размножение

Зайцеголовый терпуг. Как было нами выяснено ранее, в результате исследований в 1970–1980 гг., половой зрелости зайцеголовый терпуг в прикамчатских и северокурильских водах в массе достигает при длине свыше 34–36 см, хотя минимальные размеры впервые созревающих особей значительно меньше, а именно: 25,5 см у самцов и 30,5 см у самок (Золотов, 1993). Не противоречат этим данным и материалы, собранные в 1990-е гг., преимущественно у Северных Курил. Длина 50%-го созревания самок составила 35,5 см; при длине свыше 45 см половозрелыми являются практически все самки (рис. 9). Размеры достижения половой зрелости самцов варьировали в большом диапазоне, при этом даже

среди самцов предельных размеров далеко не все были зрелыми.

У половозрелого зайцеголового терпуга в начале весны до его миграции в верхнюю сублитораль преобладает III стадия зрелости гонад, а их окончательное созревание происходит на мелководье. Нерестовая миграция в водах Камчатки протекает в конце мая – июне, когда верхние слои прибрежных вод уже достаточно прогреты (на глубинах свыше 10–20 м в это время еще сохраняются отрицательные температуры). На этих горизонтах с остаточным зимним охлаждением зайцеголовый терпуг не задерживается, и его переход от внешнего шельфа в верхние горизонты сублиторали носит довольно скоротечный характер.

Нерестовый период весьма растянут, что обусловлено многопорционностью икротетания (Горбунова, 1962). В яичниках половозрелых самок содержится как икра размером от 1,0 до 2,5 мм, выметываемая в текущем нерестовом сезоне, так и мелкая икра, < 10 мм, представляющая собой генерацию будущего года. Плодовитость *H. lagocephalus*, по оценкам Н.Н. Горбуновой, высокая,

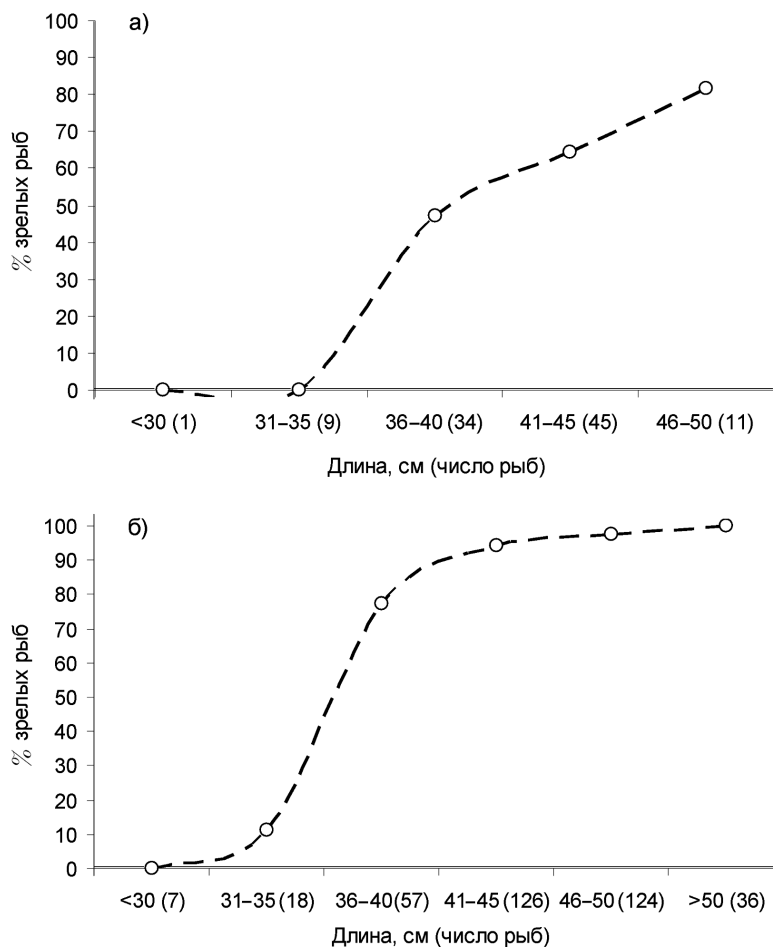


Рис. 9. Динамика полового созревания самцов (а) и самок (б) зайцеголового терпуга в тихоокеанских водах Северных Курил и Юго-Восточной Камчатки (1992–2002 гг.)

максимальное значение — 103 тыс. икринок — отмечено у самки длиной 50 см. Она же сообщает, что нерест зайцеголового терпуга длится со второй половины июня по сентябрь.

Наши наблюдения во время нереста свидетельствуют о порционности вымета половых продуктов не только у самок, но и у самцов, сохраняющих способность оплодотворять икру длительное время. Судя по примерно равному соотношению рыб, еще не приступавших к икрометанию, и рыб, уже полностью выметавших все порции икры в пробах к середине августа, этот период можно считать пиком нереста (табл. 9). Судя по этим данным, нерест зайцеголового терпуга к началу сентября не завершается, а длится, по меньшей мере, до октября. Самцы охраняют отложенную икру. Принимая продолжительность эмбриогенеза равной примерно месяцу (Горбунова, 1962), можно предположить, что окончательное завершение репродуктивного периода и откочевка от берега происходят в середине–конце октября. На это же указывает и резкое увеличение его встречаемости в траловых уловах на материковом склоне в октябре–ноябре.

В.Е. Гомелюк (2000), проводивший в августе 1987 г. непосредственные подводные наблюдения в местах летнего обитания зайцеголового терпуга у о. Шикотан и описывавший социальное поведение зайцеголового терпуга, ничего не говорит о нерестовом поведении, а в желудках проанализированных им рыб отсутствует икра. Из этого можно сделать вывод, что нерест *H. lagocephalus* у южной границы его ареала начинается значительно позже, нежели в августе, и проходит, вероятно, поздней осенью или даже зимой. Это подтверждается и сообщением японских исследователей (Masuda et al., 1992; Amaoka et al., 1995) о нерестовом периоде зайцеголового терпуга у о. Хоккайдо, т. е. практически в том же районе, с конца ноября до середины декабря.

У Юго-Восточной Камчатки в течение репродуктивного периода зайцеголовый терпуг встречается на участках открытого побережья, преимущественно у мысов и прибрежных островков. Как и другие представители сообщества скалистых

грунтов рифовой зоны (обыкновенный и белобрюхий получешуйники, керчак-яок *Myoxocephalus jaok* и керчак Стеллера *M. stelleri*), он был распространен вдоль побережья очень широко, но наиболее плотные концентрации образовывал в тех районах, где происходил нерест самого массового представителя этого сообщества — северного однополого терпуга (Золотов, Токранов, 1989). Зайцеголовый терпуг распределялся в диапазоне глубин от 2 до 27 м (преимущественно 10–20 м), в основном в пределах водорослевого пояса, хотя мог заплывать значительно глубже. Н.Н. Горбунова (1962) отмечала, что бурые водоросли являются характерным субстратом для откладываемой икры. В.Е. Гомелюк (2000) в отношении терпуга о. Шикотан сообщает, что для его биотопа характерны мощные заросли ламинариевых, однако непосредственно в их гуще встречались лишь единичные особи, тогда как основная масса придерживалась свободных от бурых водорослей «окон», площадью от нескольких десятков до нескольких сотен квадратных метров. Однако, с учетом того, что именно водоросли служат нерестовым субстратом, вероятно, непосредственно в период нереста зайцеголовый терпуг более ассоциирован с зарослями ламинариевых. Виду свойственно использование убежищ, чему способствует сильно пересеченный, каменистый рельеф дна в местах воспроизводства.

Характерными чертами репродуктивного поведения зайцеголового терпуга являются дифференцированное распределение самок и самцов и определенная иерархическая подразделенность среди последних (Золотов, Токранов, 1989). Как правило, крупные, половозрелые самцы обитают непосредственно на нерестилищах, характеризуются территориальным поведением, охраняя, вентилируя и, возможно, санируя кладки икры путем выкусывания погибших икринок, тогда как самки в интервалах между выметами отдельных порций икры держатся на периферии нерестилищ. В связи с этим, в репродуктивный период наблюдаются локальные различия в соотношении полов: непосредственно на нерестилищах доминируют

Таблица 9. Соотношение зайцеголового терпуга с различным состоянием гонад в период нереста (%) у Юго-Восточной Камчатки в августе 1982 и 1985 гг.

Год, дата	Фаза нереста		
	Не нерестовавшие рыбы	Частично отнерестовавшие	Полностью отнерестовавшие
20.08.1982	33,8/18,2	14,8/68,2	51,4/13,6
16–23.08.1985	25,7/33,9	42,9/60,3	31,4/5,8

Примечание: в числителе — самки, в знаменателе — самцы

самцы (от 65 до 82%), а за их пределами — самки (75%).

Бурый терпуг. Вся имеющаяся в литературе информация о репродуктивной биологии бурого терпуга относится к популяциям, обитающим в Японском море, и выявленные за многолетний период закономерности, учитывая большие различия в условиях внешней среды, вероятно, не всегда можно экстраполировать на популяции бурого терпуга охотоморских или прикамчатских вод. Тем не менее, с учетом полного отсутствия иных данных, целесообразно изложить основные черты биологии размножения этого вида, установленные по результатам исследований в заливе Петра Великого (Антоненко, 1999; Антоненко, Гнубкина, 2001).

Репродуктивная биология бровастых терпугов начала целенаправленно изучаться в последние 15 лет в водах Японского моря, что позволило пересмотреть многие прежние представления об особенностях размножения этого вида. В результате детальных исследований некоторые аспекты размножения подверглись ревизии. Как и все *Hexagrammidae*, бурый терпуг характеризуется прерывистым типом созревания ооцитов и порционным икрометанием. В нерестовый период в яичниках содержится несколько размерных групп икринок: 1,5–2,0, 1,0–1,5 и меньше 1 мм (Горбунова, 1962). Предполагается, что «крупные прозрачные икринки диаметром 1,5–2,0 мм являются вполне зрелыми и готовыми к вымету в текущем сезоне. Ко II группе относятся еще не вполне зрелые желтковые икринки диаметром 1,0–1,5 мм, которые, по мере дозревания, будут выметаны несколькими порциями вслед за икринками I группы в том же нерестовом сезоне. Икринки диаметром меньше 1 мм являются генерацией будущего года». Плодовитость бурого терпуга залива Петра Великого, с учетом содержащихся в яичниках желтковых ооцитов I и II групп, оценивалась в пределах от 5058 икринок у самки длиной 22 см до 9070 икринок у 26-сантиметровой особи, при этом величина первой порции икры варьировала от 1121 до 3674 икринок.

В яичниках бурого терпуга Тауйской губы также выделяются 3 группы ооцитов (Шестаков, Назаркин, 2006), по размерам сопоставимые с группами, выделенными Н.Н. Горбуновой. Для этого района указан следующий диапазон плодовитости (количество желтковых ооцитов диаметром > 1,0 мм) для рыб длиной 156–265 мм — от 2256 до 7658, что несколько ниже, чем в Японском море. Это вполне согласуется с известной закономерностью о меньшей плодовитости при большем диаметре

ооцитов у северных популяций рыб, по сравнению с южными (Никольский, 1974).

Как и в отношении зайцеголового терпуга, Н.Н. Горбунова (1962) указывает на географическую изменчивость сроков нереста, отмечая, что в Японском море нерест начинался в сентябре, предполагая при этом, что в «северных районах нерест, по-видимому, начинается в августе–сентябре, а в южных перемещается в октябрь–ноябрь и даже декабрь». У берегов Хоккайдо — нерест с ноября по январь (Masuda et al., 1992).

На севере Охотского моря нерест бурого терпуга начинается на два месяца раньше, чем в Приморье, в начале июля, и продолжается до начала сентября (Шестаков, Назаркин, 2006). В заливе Петра Великого *H. octogrammus* нерестится в сентябре – начале октября на глубинах 0,5–6,0 м (преимущественно 2–3 м) в зарослях водорослей (Бабанина и др., 1990). По Н.Н. Горбуновой (1962), субстратом для икры служат обычно *Sargassum* sp. и *Ptilota* sp., выметанная икра распределяется небольшими кладками у основания крупных стеблей растений. Сходными сроками датирует начало нереста в заливе Петра Великого А.И. Маркевич (2004), сообщая, что нерест бурого терпуга начинается обычно 20–30 сентября при температуре воды 19 °С и ниже. В качестве предпочитаемого субстрата для икры этот автор, в отличие от Н.Н. Горбуновой, указывает, что все кладки встречались на валунах, покрытых известковой водорослью *Bossiella cretacea*. Располагались кладки обычно отдельно одна от другой, не сливаясь в общую массу, как это характерно для северного одноперого терпуга (Золотов, 1992) или японского терпуга *Hexagrammos otakii* (Munehara et al., 2000; Маркевич, 2004). В одном гнезде может быть от 2 до 6 кладок (Бабанина и др., 1990; Антоненко, Гнубкина, 2001; Маркевич, 2004), при этом они могут быть выметаны не одновременно, т. к. икра в кладках находится на разных стадиях развития (Горбунова, 1962). Самцы охраняют отложенную икру. Диаметр оплодотворенных икринок 1,75–2,1 мм. Продолжительность эмбриогенеза при температуре 10–15 °С составляет 24–25 суток. Длина только что выклюнувшихся личинок — 6–7 мм. Некоторые параметры гнезд бурого терпуга и кладок его икры, по данным А.И. Маркевича (2004), приведены в табл. 10.

Созревание бурого терпуга протекает очень скоротечно. Пелагическая стадия у этого вида наименее продолжительная среди анализируемых видов рода *Hexagrammos*: уже в апреле–мае в заливе Петра Великого сеголетки размерами около 70 мм

в возрасте 6–7 месяцев имели преимущественно «взрослую» окраску с остатками пелагической, а к августу, в возрасте менее года, при длине 90–126 мм, часть из них была зрелой, принимая участие в первом нересте в возрасте 0+ (Антоненко, 1999; Антоненко, Гнубкина, 2001). Достаточное представление о возрасте достижения половой зрелости бурого терпуга в водах Приморья дает табл. 11 (Антоненко, 1999).

Таким образом, установлено, что в заливе Петра Великого около 86% самцов и 17% самок достигают зрелости к концу 1-го года жизни, а на втором году созревают и более 70% самок, хотя ранее считалось, что половая зрелость бурого терпуга наступает на 3–4-м годах (Горбунова, 1962; Левин, 1986; Матюшин, 1991).

Следует отметить, что возраст и длина достижения половозрелости *H. octogrammus* в прикамчатских водах, по всей видимости, отличаются от таковых в Японском море, так как температурные условия здесь намного суровее. Так, в Тауйской губе только небольшая часть самцов бурого терпуга достигает половой зрелости на втором году жизни, а массовое созревание наступает на третьем году жизни, при достижении самцами бурого терпуга длины 150–160 мм и массы 50–55 г, самками — соответственно, 160–170 мм и 60–65 г (Шестаков, Назаркин, 2006).

Пятнистый терпуг. Вопросы репродуктивной биологии пятнистого терпуга, как и бурого, в прикамчатских водах совершенно не исследовались. Практически вся имеющаяся в литературе информация по этому вопросу, за исключением отдельных аспектов нерестового поведения, посвящена изучению размножения *H. stelleri* в водах

Приморья. Кроме того, имеются некоторые данные о созревании и сроках нереста пятнистого терпуга у тихоокеанского побережья США (DeMartini, 1985) и в Тауйской губе Охотского моря (Шестаков, Назаркин, 2006).

В заливе Петра Великого пятнистый терпуг впервые достигает половой зрелости на втором, а в массе — на третьем году жизни (Антоненко, 2000; Антоненко, Пушина, 2002). В Тауйской губе на втором году жизни достигает зрелости тоже лишь небольшая часть самцов, а массовое созревание происходит на третьем году при достижении самцами длины 170–180 мм и массы 65–70 г, а самками — длины 180–190 мм и массы 70–75 г (Шестаков, Назаркин, 2006).

Информация о плодовитости также весьма ограничена. Имеется сообщение Н.С. Фадеева (1970) о том, что в яичниках рыб на III стадии зрелости в апреле–мае у о-вов Прибылова содержалось от 10,8 до 25,9 тыс. икринок диаметром от 0,5 до 1,8 мм, причем четко выраженных, обособленных по размерам групп икры автор не выделяет. Однако, поскольку всем другим терпуговым свойственен прерывистый тип овогенеза, нет оснований полагать, что и пятнистый терпуг в этом плане является исключением. По крайней мере, в Тауйской губе нерест пятнистого терпуга порционный, судя по тому, что в яичниках присутствуют несколько размерных групп ооцитов, аналогичных по параметрам группам ооцитов бурого терпуга: <0,9 мм, 0,9–1,5 мм и 1,6–1,9 мм (Шестаков, Назаркин, 2006). Индивидуальная плодовитость (общее количество ооцитов двух последних размерных групп) самок пятнистого терпуга варьировала от 1070 до 12 397 икринок.

Нерестовый сезон пятнистого терпуга в Тауйской губе длится с середины июля и до конца сентября, когда наблюдается наибольший прогрев прибрежных вод. В заливе Петра Великого икрометание проходит в сентябре–октябре в местах с сильными приливно-отливными течениями при температуре воды около 10–11 °С на глубине 2,5–8 м. Самцы охраняют икру и ведут себя агрессивно, нередко атакуя даже аквалангиста. Количество кладок в гнезде, охраняемом самцом — от 3 до 7, в

Таблица 10. Характеристика гнезд и кладок икры бурого терпуга (по Маркевич, 2004, с изменениями)

Глубина размещения гнезд, м	2,5 (0,7–7,0)
Максимальные размеры гнезда, см	5×12
Число кладок в гнезде	3 (1–5)
Масса одной кладки, г	390±66
Диаметр икринок, мм	1,8–1,9
Площадь территории, охраняемая самцом, м ²	0,3

Таблица 11. Соотношение зрелых и незрелых особей бурого терпуга в уловах малькового невода в заливе Петра Великого в сентябре–октябре 1997 г. (Антоненко, 1999)

Возраст, пол	0+, 1		1+, 2		2+, 3		3+, 4		4+, 5
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♀♀
Незрелые	14,4	83,3	10,5	27,8	0	0	0	0	0
Зрелые	85,6	16,7	89,5	72,2	100	100	100	100	100
Всего, экз.	28	24	38	18	8	5	5	21	1

каждой из них содержалось от 1580 до 9660 икринок (Антоненко, Гнубкина, 2001). Диаметр оплодотворенной икры составлял 1,8–2,0 мм. Как и другим Hexagrammidae, пятнистому терпугу свойственна полигиния, поэтому в каждом гнезде содержится икра, отложенная несколькими самками. В заливе Петра Великого икра откладывается на бурые водоросли, прикрепленные к камням и на камни.

В заливе Пьюджет Саунд (тихоокеанское побережье США) кладки икры пятнистого терпуга обнаруживали также в октябре на глубине 7–8 м, здесь субстратом для нее служили красные водоросли — *Aghardiella* sp., *Prionitis* sp. (DeMartini, 1985). Кладки содержали несколько меньшее количество икры — от 1200 до 5200 эмбрионов (в среднем 3460 ± 1060). Диаметр развивающейся икры, напротив, был несколько больше, чем в заливе Петра Великого, и варьировал от 2,0 до 2,5 мм (в среднем 2,2 мм), масса икринки изменялась от 5,2 до 7,1 мг, в среднем составляя 6,4 мг. Кладки отличались между собой окраской желтка, изменяющейся от зеленой, синей, фиолетовой до серой, и стадией развития эмбрионов.

Инкубация при температуре 6–11 °С продолжалась 27–28 суток (Антоненко, Гнубкина, 2001). Сходную продолжительность эмбриогенеза отмечал ДеМартини (1985), сообщая, что эмбрионы развивались примерно 30 суток при температуре 10 °С. В целом, эмбриогенез пятнистого терпуга мало чем отличался от развития бурого терпуга. Длина только что выклюнувшихся личинок составляла 7–8 мм, они имели желто-зеленую окраску, но менее интенсивную, чем у бурого терпуга.

Питание

По строению ротового и жаберного аппарата терпуговые рыбы, по мнению Е.П. Рутенберга (1962) и Л.А. Микулич (1965), делятся на две группы, что связано с образом их жизни и, соответственно, спектром потребляемой пищи. У полупелагических терпугов рода *Pleurogrammus* жаберные тычинки наиболее многочисленны (22–26 на первой жаберной дуге) и удлинены (до 5 мм), по сравнению с другими терпугами, они расположены бисериально-симметрично, сидят в два ряда на каждой дуге и вместе образуют мелкаячейное сито с ячейками около 1 мм². По строению жаберного аппарата одноперые терпуги — планктофаги. Вместе с тем, довольно крупный выдвижной, хищный рот, наличие больших зубов на челюстях и на сошнике позволяют успешно потреблять нектон и бентосные организмы и обеспечивают возможность легкого перехода от одного типа питания к

другому, что, безусловно, способствует широкой пластичности в питании и полифагии.

В отличие от одноперых терпугов, строение ротового и жаберного аппарата у большинства представителей рода *Hexagrammos* более характерно для бентофагов и хищников. Жаберные тычинки почти у всех бровастых терпугов короткие и редкие, за исключением пятнистого терпуга, у которого жаберный аппарат по строению приближается к описанному для *Pleurogrammus* (Рутенберг, 1962). По всей видимости, *H. stelleri* в наибольшей степени из бровастых терпугов способен отцеживать планктонные организмы. У *H. lagocephalus* количество тычинок на внешней стороне первой жаберной дуги не превышает 17, как правило, составляя 14–16, длина их обычно менее 2 мм. Для этого вида характерно наличие сильно увеличенных зубов переднего ряда верхней челюсти, дополненных маленькими щетинковыми зубами, на нижней челюсти все зубы большие. Это свидетельствует о питании бровастых терпугов преимущественно путем заглатывания и удерживания целых организмов или откусывания их частей. Можно ожидать, что среди азиатских представителей Hexagrammidae хищничество в наибольшей степени выражено у зайцеголового терпуга, особенно с учетом наибольших сравнительных размеров этого вида.

К сожалению, количество исследований, посвященных роли бровастых терпугов в экосистемах, невелико, в частности, в литературе можно встретить лишь несколько публикаций, посвященных изучению их питания.

Длиннобровый терпуг. Питание этого редкого для прикамчатских вод вида, близкого к зайцеголовому терпугу, изучалось на шельфе острова Амчитка (Алеутская гряда, острова Крысьи) (Simenstad, 1971). Длиннобровый терпуг является главным компонентом сообщества рыб прибрежных вод о-ва Амчитка, доминируя как по численности, так и по биомассе.

Исследованы 70 проб (596 желудков), собранные с июля 1968 по сентябрь 1970 гг. В пище длиннобрового терпуга обнаружены преимущественно беспозвоночные, рыбы и водоросли (табл. 12). Среди беспозвоночных доминировали морские бентосные формы, многие из которых обитают преимущественно на литорали. Автор подразделяет их на 3 типа, соответственно связи с прибрежной средой обитания: 1) организмы, прикрепляющиеся к субстрату или водорослям, такие как многочисленные моллюски, многие из которых являются фильтрофагами; 2) организмы, связанные с дном, но яв-

ляющиеся подвижными, в частности — крабы, изоподы, некоторые бокоплавцы, большинство из них являются плотоядными; 3) ракообразные (мизиды, амфиподы, креветки) и рыбы, использующие дно и донную растительность как укрытие, но которые должны рассматриваться как батипелагические, т. е. поднимающиеся со дна для питания. Большинство из последних — хищные или, как в случае с мизидами, растительноядные. Среди рыб, обнаруженных в желудках терпуга, встречены представители литорального (6–8 видов) и морского прибрежного сообществ. Пелагических видов не встречено.

Интенсивность питания длиннобрового терпуга была весьма высокой. Полностью пустыми были всего 4 из 596 проанализированных желудков (0,7%). Около 84,3% пищевого комка составляли преимущественно бентосные формы (амфиподы, моллюски, десятиногие и «разное»), 15,7% — полупелагические организмы. Все животные и растения, встреченные в желудках длиннобрового терпуга, были сублиторальными или литоральными формами. Потребление терпугом некоторых изопод, личинок двукрылых и моллюсков литорин свидетельствует о том, что длиннобровый терпуг во время прилива может подходить близко к береговой черте для откорма. При этом, судя по динамике его накормленности в разные часы, этот вид питается круглосуточно с постоянно высоким процентом переваренной пищи.

В целом пищевой спектр длиннобрового терпуга за три года исследований у о-ва Амчитка относительно слабо изменялся как в межгодовом аспекте, так и в зависимости от района, сезона лова, хотя отмечено, что состав потребляемой пищи более разнообразен в летние месяцы. Что касается изменений питания в зависимости от размеров рыб, то отмечено, что хотя мелкий терпуг потреблял и значительно меньшее количество пищи, но состав ее и ранг значения основных компонентов сохранялся относительно стабильным. Существенно

Таблица 12. Состав пищи длиннобрового терпуга (без учета полупереваренных остатков, n = 592 желудка)

Категория (организмы)	% по массе	Частота встречаемости, %
Амфиподы	43,2	83,2
Мизиды	10,2	13,8
Моллюски	6,4	54,2
Рыбы	4,5	9,6
Декаподы	2,8	7,0
Копеподы	1,0	4,7
Разное	31,9	77,0

отличались лишь размеры потребляемых молодью и взрослыми рыбами организмов.

Расчеты суточного рациона длиннобрового терпуга, выполненные с допущением о непрерывном характере питания в течение суток и постоянным коэффициентом переваривания, рассчитанным на основании исследований в экспериментальных условиях, показали, что среднее суточное потребление составляло 12,12 г (0,45–23,79 г) пищи.

Зайцеголовый терпуг. Первые сведения о пищевом спектре зайцеголового терпуга можно найти в работе Л.Б. Кляшторина (1962). По результатам вскрытия 17 желудков зайцеголового терпуга из вод острова Симушир летом 1955 г., он установил полное отсутствие в желудках типично пелагических форм и преобладание в пище моллюсков и прибрежных мелководных ракообразных. Среди последних по частоте встречаемости доминировали бокоплавцы — 100% и равноногие ракообразные — 78%. Из моллюсков, встреченных, как и бокоплавцы, во всех желудках, преобладали *Margarita helicina* и *Lacuna* sp. Существенную роль в питании играли и полихеты — 75%. Часто встречались и кусочки водорослей, которые, по мнению автора, захватываются рыбой вместе с сидящими на них бокоплавцами. Все виды пищевых организмов, встреченных в желудках зайцеголового терпуга, классифицированы как литоральные и сублиторальные. Сделан вывод о том, что этот вид питается в основном организмами бентоса и вследствие широты спектра может быть отнесен к полифагам. Наибольшая активность питания приходится на утренние и вечерние часы, а также на время приливов, когда рыба питается у самого берега.

Как видим по этим, хотя и ограниченным, данным, зайцеголовый терпуг по характеру питания в летнее время весьма схож с длиннобровым терпугом.

Несколько отличаются от приведенных выше данные по составу пищи зайцеголового терпуга у берегов острова Шикотан в августе 1987 г. (Гомелюк, 2000). Здесь основу пищевого комка по массе (35,7%) составляли части тела колючего краба *Paralithodes brevipes*, что, по мнению автора, связано не только с их обилием, но и с высокой доступностью (указывается на высокую встречаемость линяющих крабов в августе). Следующие места по значению в питании занимали, в порядке убывания, рыбы (14,7%), полихеты (14,1%), креветки и бокоплавцы — 12,6 и 8,2%, соответственно. Среди организмов, имевших второстепенное значение, отмечены асцидии, изоподы, головоногие моллюски. По частоте встречаемости (71%) наряду с фраг-

ментами крабоидов доминировали амфиподы, а по количеству пищевых организмов в одном желудке последние явно выделялись, составляя в среднем 44,6 экз. в одном желудке. Судя по приведенным данным, можно признать, что как и у о. Симушир, зайцеголовый терпуг потребляет широкий спектр преимущественно бентосных организмов, являясь выраженным бентофагом-полифагом.

Наши наблюдения за составом пищи и интенсивностью питания зайцеголового терпуга, полученные в результате анализа содержимого желудков количественно-весовым методом и частично представленные в печати (Золотов, Токранов, 1991), дают возможность охарактеризовать питание зайцеголового терпуга в летнее время в верхней сублиторали Юго-Восточной Камчатки (нерестовый сезон), отчасти сравнительно с зимним сезоном. Выше уже сообщалось, что зиму зайцеголовый терпуг проводит в верхней батии с преобладающими глубинами порядка 300–400 м. Здесь его питание весьма разнообразно, и даже, судя по данным небольшого числа проанализированных рыб, пищевой спектр включает 40 различных компонентов, а его основу составляют: не идентифицированная икра рыб (27,5%), изоподы, десятиногие ракообразные, бокоплавы. В летнее время, в верхней сублиторали, с началом нереста северного одноперого терпуга, в желудках зайцеголового терпуга появляется его икра, которая в августе–сентябре (наряду с икрой получешуйных бычков) становится главным пищевым объектом (табл. 13). Частный индекс наполнения желудков по икре очень высок — 150‰ у самцов и 178‰ у самок, причем 95,8% потребляемой зайцеговым терпугом икры приходится на икру северного одноперого терпуга. Менее заметную роль в питании играют бокоплавы (13,0%), доля других компонентов очень мала.

Анализ пищевых связей в сообществе рыб, формирующемся в летнее время в верхних горизонтах скалистой сублиторали и состоящем преимущественно из двух видов терпугов (*P. monopterygius* и *H. lagocephalus*) и двух видов получешуйников (*Hemilepidotus jordani* и *H. gilberti*), показал, что состав пищи этих рыб очень сходен. В августе–сентябре 1985 г. СП-коэффициенты во всех случаях были выше 80%, что обусловлено потреблением перечисленными видами отложенной икры рыб. В их желудках выделяются две размерные группы икринок, соответствующие по диаметру оплодотворенной икре получешуйников и северного одноперого терпуга. Таким образом, по крайней мере в районах совместного обитания с терпугами и получешуйниками, зайцеголовый терпуг яв-

ляется ярко выраженным хищником-икроедом, наносящим существенный урон воспроизводству значительно более ценного северного одноперого терпуга. Следует, однако, отметить, что в целом пространственное распределение зайцеголового терпуга в летний период у тихоокеанского побережья Камчатки и Северных Курил не ограничивается районами воспроизводства северного одноперого терпуга, а значительно шире, что связано с большей эврибионтностью *H. lagocephalus* по сравнению с *P. monopterygius*. Поэтому для более полного понимания характера его летнего питания в прикамчатских водах нужны дополнительные исследования.

Вне нерестового периода, при обитании зайцеголового терпуга на внешнем шельфе и материковом склоне, состав пищи существенно меняется, хотя его основу продолжают составлять бентосные и, в небольшой степени, нектонные формы при полном отсутствии пелагических организмов. В тихоокеанских водах материкового склона Северных Курильских о-вов, по данным 1992–1996 гг. (Orlov, 1999), наиболее часто рассматриваемый вид потребляет бокоплавов (22,3%), осьминогов (18,6%), раков-отшельников (8,6%) и полихет (6,8%).

Количественные оценки состава пищи зайцеголового терпуга в этом районе до последнего времени отсутствовали. По неопубликованным данным Р.М. Сабирова, собранным в декабре 1996 г. (Орлов, Золотов, 2010), основу пищи составляли головоногие моллюски (в основном, щупальца осьминогов), мелкие ракообразные (бокоплавы и равноногие раки), икра рыб и брюхоногие моллюски (рис. 10). Накормленность терпуга в этот период

Таблица 13. Состав пищи зайцеголового терпуга (% по массе) в водах юго-восточного побережья Камчатки

Компонент	Январь	Август–сентябрь
Algae	8,0	–
Polychaeta	0,9	1,3
Mysidacea	–	0,5
Amphipoda	8,3	13,0
Isopoda	22,0	–
Euphasiacea	5,5	–
Decapoda	14,8	1,1
Sipunculoidea	5,0	–
Pisces	3,4	0,9
Икра рыб	27,5	78,7
Прочие	4,6	4,5
Общее число видов пищевых организмов	40	33
Индекс наполнения, ‰	55	200
Число рыб, экз.	25	46

была довольно высока (средний балл наполнения желудков составлял 2,89).

В период 1992–2002 гг. на склоне и внешнем шельфе Северных Курил наиболее часто в желудках зайцевого терпуга отмечались бокоплавцы (38,4%), осьминоги (24,9%), полихеты (16,1%), равноногие раки (14,1%), икра рыб (9,0%) и раки-отшельники (8,5% (табл. 14). Значение остальных компонентов было невелико. Как и в летние месяцы, в незначительных количествах в пище терпуга встречены такие необычные компоненты как водоросли, гидроиды, актинии, детрит и грунт, что является характерным для его питания и в других районах и связано со случайным попутным заглатыванием во время захвата бентосных организмов.

Выявлены некоторые различия в составе пищи самцов и самок зайцевого терпуга, хотя и не очень существенные. В целом в желудках самцов чаще встречали различных червей и мелких ракообразных (частоты встречаемости, соответственно, 25,3 и 62,0% против 19,7 и 54,6% у самок). В то же время, самки чаще, чем самцы, потребляли различных моллюсков (42,0% против 30,5%). Отмечены изменения состава пищи зайцевого терпуга по мере роста. С увеличением линейных размеров рыб сокращается потребление червей и ракообразных и возрастает — моллюсков и, особенно, осьминогов. Факты охоты зайцевого терпуга на крупные подвижные объекты (крабов

и осьминогов) отмечались ранее при подводных наблюдениях (Гомелюк, 2000). Таким образом, по мере роста рыбы переходят с питания мелкими бентосными организмами на потребление более крупных мобильных форм. В этом плане примечательно увеличение степени накормленности особей с увеличением их линейных размеров (зависимость статистически значима, $r_s = 0,857, p < 0,05$).

Суммируя приведенные выше данные по питанию зайцевого терпуга, можно констатировать, что этот вид является бентофагом-полифагом, потребляющим в пищу вне зависимости от района, сезона, глубин обитания почти исключительно разнообразные бентосные и, в небольшой степени, нектонные организмы, при полном отсутствии в рационе планктонных форм. В летний период, при обитании в районах воспроизводства северного одноперого терпуга, он переходит на преимущественное потребление икры последнего, как наиболее массовой и доступной пищи.

Пятнистый терпуг. В литературе имеются сведения о питании пятнистого терпуга в личиночный, нейстонный период его жизни (Андреева, Шебанова, 2010). В осенний 2007 г. в поверхностных слоях Охотского моря у побережья Камчатки личинки *H. stelleri* были одним из главных компонентов ихтиопланктона, составив 33,8% от общего улова по численности при частоте встречаемости 52% и средней плотности 1,7 экз./100 м³. Преобладающие размеры личинок — 13–16 мм. Основные уловы были приурочены к северной части западнокамчатского шельфа, что согласуется с распределением взрослых рыб.

Практически все личинки питались (всего 6% пустых желудков), средний индекс наполнения желудков для разных размерных групп колебался от 561 до 802‰. Спектр питания включал 15 планктеров, доминирующим пищевым организмом для самых мелких личинок, длиной 5–10 мм, и наиболее массовых личинок, длиной 11–20 мм, был *P. minutus* (соответственно, 55,5 и 46,6% по массе в северной части моря и 39,2 и 40,1% — в южной). Кроме того, потреблялись *O. similis*, яйца и науплии копепод, в южной части западнокамчатского шельфа — молодь крылоногих моллюсков.

Особенности питания более крупной молодежи пятнистого терпуга, в более старшем возрасте, перед завершением пелагической фазы и оседанием на грунт, исследованы в юго-западной части Берингова моря (заливы Корфа и Карагинский) в июле–начале августа 1993 г. (Максименков, 1999). Лов проводился кошельковым неводом и близнецовым тралом, последним — в приповерхностном

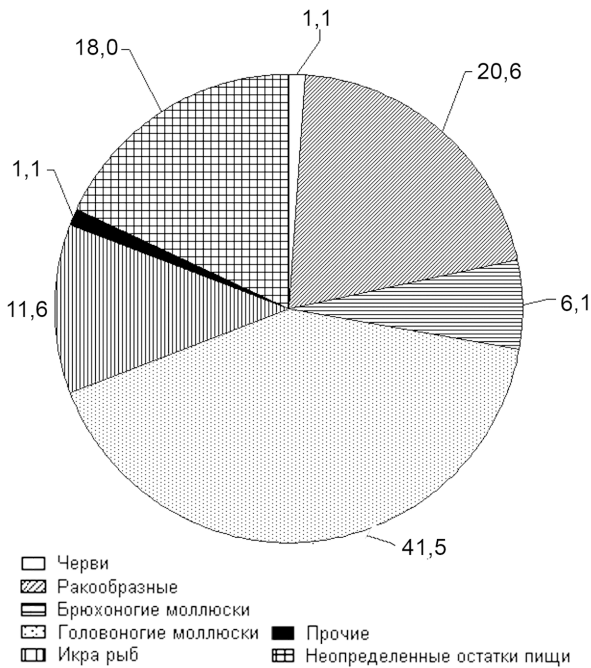


Рис. 10. Состав пищи (% по массе) зайцевого терпуга в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки, декабрь 1996 г. (неопубликованные данные Р.М. Сабирова, по Орлов, Золотов, 2010)

слое, где обитают и основные планктонные животные. Молодь пятнистого терпуга имела пелагическую окраску и длину от 6,0 до 8,2 см в возрасте 1 года (или 0+). Независимо от времени и района, она активно питалась мезопланктонными организмами и ихтиопланктоном. Накормленность была высокой — от 135 до 172‰. Рыб с пустыми желудками не было.

В пищевом комке встречались наиболее массовые группы планктонных организмов — копеподы, эвфаузииды, гиперииды. Встречались также

личинки крабов и креветок, мелкие гаммариды и мизиды, фурцилии эвфаузиид, науплии и личинки усонюгих раков. Немаловажное значение в питании играли личинки рыб, в первую очередь — минтая и сельди. Касаюсь избирательности питания, В.В. Максимова (1999) отмечает, что молодь пятнистого терпуга предпочитает питаться наиболее многочисленными и вместе с тем доступными по размерам организмами, избегая как чрезмерно мелких животных, обильно представленных в зоопланктоне северной части района (ветвистоусые рачки,

Таблица 14. Частота встречаемости пищевых компонентов в желудках зайцевого терпуга в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки, 1992–2002 гг., по данным полевых вскрытий (Орлов, Золотов, 2010)

Пищевой компонент	Пол		Размерная группа, см						В целом
	самцы	самки	<30	31–35	36–40	41–45	46–50	>50	
Algae	–	1,1	–	–	–	–	1,9	3,2	0,8
Hydrozoa	–	0,4	–	–	–	–	–	3,2	0,3
Actiniaria	1,3	1,5	–	–	1,5	0,8	2,9	–	1,4
Plathelminthes	1,3	0,4	–	–	1,5	–	1,0	–	0,6
Polychaeta	17,7	14,9	–	26,1	17,9	21,1	10,5	6,5	16,1
Oligochaeta	2,5	1,1	–	4,3	0,0	0,8	2,9	–	1,4
Echiurida	3,8	1,5	–	4,3	3,0	2,4	–	–	1,7
Sipunculida	1,3	2,2	–	–	3,0	3,3	1,0	–	2,0
Isopoda	16,5	12,4	20,0	8,7	26,9	17,9	5,7	3,2	14,1
Gammaridea	6,3	1,1	20,0	4,3	6,0	0,8	–	–	2,0
Caprellidea	2,5	2,9	–	–	4,5	2,4	3,8	–	2,8
Euphausiacea	–	0,7	–	–	–	0,8	–	–	0,3
Неопределённые Amphipoda	36,7	37,5	20,0	43,5	43,3	37,4	41,0	22,6	38,4
Pandalidae	2,5	3,3	–	17,4	7,5	0,8	1,0	3,2	3,4
Paguridae	10,1	8,0	40,0	13,0	11,9	4,9	8,6	6,5	8,5
Lithodidae	1,3	–	–	–	–	–	1,0	–	0,3
<i>Chionoecetes opilio</i>	–	0,4	–	–	–	–	1,0	–	0,3
Неопределённые Decapoda	–	0,4	–	–	–	0,8	–	–	0,3
Неопределённые Crustacea	3,8	2,9	–	–	1,5	5,7	2,9	–	3,1
Buccinidae (остатки моллюсков)	1,3	4,7	–	–	–	3,3	7,6	9,7	4,2
Buccinidae (кладки яиц)	5,1	1,1	–	–	6,0	1,6	–	–	1,7
Неопределённые Gastropoda	3,8	4,7	–	4,3	3,0	6,5	3,8	6,5	4,8
Bivalvia	1,3	1,8	–	4,3	–	1,6	1,9	3,2	1,7
Teuthida	–	1,8	–	–	4,5	0,8	1,0	–	1,4
Octopoda (щупальца)	22,8	24,7	–	13,0	11,9	25,2	29,5	48,4	24,9
Octopoda (кладки яиц)	1,3	3,6	–	–	–	1,6	5,7	9,7	3,1
Brachiopoda	–	0,7	–	–	–	0,8	1,0	–	0,6
Ophiuroidea	2,5	1,1	–	–	4,5	0,8	1,0	–	1,4
Echinoidea	–	0,4	–	–	–	–	1,0	–	0,3
Holoturoidea	–	0,4	–	–	–	0,8	–	–	0,3
<i>Triglops szepticus</i>	–	0,4	–	–	–	–	1,0	–	0,3
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	–	0,4	–	–	1,5	–	–	–	0,3
Неопределённые Pisces	2,5	0,7	–	4,3	–	0,8	1,9	–	1,1
Икра рыб	8,9	9,1	20,0	4,3	10,4	7,3	9,5	12,9	9,0
Отходы рыбообработки	3,8	0,4	–	–	1,5	2,4	–	–	1,1
Детрит	1,3	–	–	–	–	0,8	–	–	0,3
Грунт, камни	2,5	1,1	–	–	3,0	–	1,9	3,2	1,4
Неопределённые остатки пищи	15,2	17,5	20,0	4,3	20,9	19,5	15,2	22,6	17,8
Число желудков с пищей	79	275	5	23	67	123	105	31	354

личинки иглокожих и полихет, мелкие копеподы), так и сравнительно крупных личинок и мальков рыб, доминировавших в планктоне юга Карагинского залива.

Таким образом, в ходе пелагической фазы жизненного цикла, а именно на первом году жизни, пятнистый терпуг является явно выраженным планктофагом, обитающим в приповерхностном слое и потребляющим зоопланктеров, обитающих в верхней эпипелагиали.

Питание взрослого пятнистого терпуга, после оседания его на грунт и перехода к придонному образу жизни (при длине 12–13 см и в возрасте одного года) более исследовано (Леунов, 1988; Гомелюк, 2000; Антоненко, Пущина, 2002). В прикамчатских водах этот вопрос рассматривался Н.А. Кузнецовой (материалы опубликованы в монографии В.И. Чучукало (2006) и В.В. Напазаковым (2010), изучавшим питание *H. stelleri* у Западной Камчатки по материалам 2005 и 2008 гг.

По данным всех исследователей, питанию пятнистого терпуга восточной части Охотского моря, как и в других районах, свойственна явно выраженная размерно-обусловленная изменчивость, проявляющаяся в последовательной смене предпочитаемых пищевых организмов и даже трофического статуса по мере роста рыб. На начальных этапах обитания у дна основную роль в его питании играют мизиды и мелкие креветки, которых он добывает в придонных слоях воды, поднимаясь за добычей на несколько метров (Гомелюк, 2000). В частности, у рыб длиной 10–15 см на западнокамчатском шельфе в 2005 г. доля мизид составляла 85%, снижаясь до 41,8% в размерной группе 20–25 см и 7,1% у рыб длиной 25–30 см (Напазаков, 2010). Последние питались преимущественно рыбой (52,8%), в основном — песчанкой *Ammodytes hexapterus* (20,6%) и мойвой *Mallotus villosus* (9,3%). Помимо названных рыб, в пищевом комке пятнистого терпуга встречены рогатковые, лисички, терпуги, ликоды. В 1999 г. доля мизид также была высока у пятнистого терпуга длиной до 25 см (62,5%), с последующим ее убыванием до 4,0% у самых крупных особей, питавшихся преимущественно рыбой (Чучукало, 2006). В качестве особенности пищевого поведения наиболее крупных особей пятнистого терпуга, В.И. Чучукало (2006) указывает на откусывание им ног у моллюсков, а также камчатского *Paralithodes camtschaticus* и волосатого *Erimacrus isenbeckii* крабов.

Таким образом, пища пятнистого терпуга на западнокамчатском шельфе состоит из двух основных групп — ракообразных и рыб. Первые пре-

валируют в пище молоди; в их составе явно доминируют мизиды, менее значимы гаммариды и мелкие креветки. Особи размерами 20–30 см питаются наиболее разнообразно, без резко выраженного преобладания какой-либо одной группы жертв, в их пищевом спектре мизиды замещаются более крупными ракообразными (раки-отшельники, крабы, крупные креветки), моллюсками и рыбой. Наконец, наиболее крупные терпуги питаются главным образом рыбой.

Резюмируя вышеизложенное, отметим, что из всех видов рода *Hexagrammos* пятнистый терпуг, в соответствии со своим образом жизни и поведением, в наименьшей степени связан с дном, и, соответственно, в его питании чисто бентосные организмы имеют наименьшее значение. Напротив, в ранний, пелагический период жизни он является явно выраженным планктофагом; в последующем, после оседания на дно, в его питании возрастает роль бентосных организмов, а у наиболее крупных рыб ведущую роль в питании играет нектон. Будучи значительно более мелкой рыбой по сравнению, например, с зайцеголовым терпугом, *H. stelleri*, тем не менее, единственный из бровастых терпугов имеет трофический статус бентофага-ихтиофага (Напазаков, 2010), чему, несомненно, способствуют морфологические особенности строения тела. Пятнистый терпуг имеет более прогонистую, обтекаемую форму, с меньшими по размерам парными плавниками, меньшими по высоте спинным и анальным плавниками, невысоким и относительно удлиненным хвостовым стеблем; слегка выемчатая форма его хвостового плавника близка к таковой у пелагических рыб. Внешне это явно более быстрый пловец, чем другие бровастые терпуги. По оценкам В.Е. Гомелюка (2000), скорость плавания пятнистого терпуга составляет около 20–30 см/с, возрастая при бросках до 1–1,5 м/с. Такого же порядка или немногим выше оценивает этот автор и локомоторные способности зайцеголового терпуга (у бурого терпуга они вдвое ниже), однако, судя по пропорциям тела, такое заключение представляется не бесспорным. Но даже в случае, если мгновенные скорости у *H. stelleri* и *H. lagocephalus* близки, то зайцеголовому терпугу свойственны броски лишь на короткие расстояния, до 0,5–1 м, тогда как дистанционная скорость у пятнистого терпуга должна быть намного выше, а именно она имеет первостепенное значение при преследовании таких подвижных пелагических рыб, как, например, мойва или минтай.

Б у р ы й т е р п у г. После выклева личинок из икры бурый терпуг, как и другие *Hexagrammidae*,

обитает в пелагиали, переходя к придонному образу жизни, по данным Д.В. Антоненко (1999), при длине 60–70 мм. Как и в отношении пятнистого терпуга, опубликованные сведения о питании личинок бурого терпуга имеются только для охотоморских вод (Андреева, Шебанова, 2010). Размеры исследованных личинок и мальков варьировали от 12 до 35 мм при средней длине 14,2 мм. Практически все личинки питались (3% пустых желудков), индекс наполнения желудков был высоким (от 566 до 1165‰ у разных размерных групп). Основными компонентами из встреченных в желудках личинок 10 планктеров были веслоногие рачки *P. minutus* и *O. similis*, а также молодь крылоногих моллюсков *L. helicina* и амфипода *Themisto* sp. Суточный пищевой рацион был выше, чем у пятнистого терпуга, и составлял 15% массы тела.

Сравнивая питание личинок разных видов — обитателей поверхностных охотоморских вод, в состав которых помимо терпугов входят также пестрый полужульчик и обозначенный батимастер *Bathymaster signatus*, авторы отмечают, что независимо от видовой принадлежности главными кормовыми объектами для всех рыб были мелкие копеподы *P. minutus* и *O. similis*, а второстепенными — науплии и яйца копепод. Преобладание в пище личинок бурого терпуга, как и других видов поверхностного слоя, ограниченного числа планктеров и явное доминирование Сорепода объясняется, по мнению исследователей, обилием и доступностью их в планктоне.

В отличие от пятнистого и зайцевого терпуга, исследований питания бурого после перехода его к донному образу жизни в прикамчатских водах не проводилось. Достаточно подробно исследован этот вопрос лишь относительно *H. octogrammus*, обитающего в заливе Петра Великого (Гомелюк, Леунов, 1988; Леунов, 1988; Матюшин, Федотов, 1992; Пушина, Антоненко, 2000).

В пище сеголеток бурого терпуга, после перехода их к жизни у дна по достижении длины 60–70 мм в возрасте 6–7 месяцев (Антоненко, 1999), доминировали молодь прибрежных крабов р. *Hemigrapsus*, раки-отшельники *Pagurus* spp. и мелкие креветки. Весной и осенью в их пище значительное место занимали изоподы и, в меньшей степени, гаммариды. Наибольшей же частотой встречаемости в пище отличались гиперииды и полихеты.

С ростом рыб увеличивалось значение в питании креветок, крабов и раков-отшельников. В желудках двух- и трехлеток в летнее время существенную долю занимали креветки *Palaemon macrodactylus*, а у четырех- и пятилетних рыб —

Pandalus spp. В целом, пищевой спектр взрослого бурого терпуга весьма широк и в Амурском заливе включает не менее 56 видов беспозвоночных (Пушина, Антоненко, 2000). Помимо них, в рационе бурого терпуга немаловажное значение имеет икра: в осеннее время, в период нереста массовых видов рыб, ее доля достигает 15–50%, весной в небольшом количестве (до 5%) потребляется икра сельди. По-видимому, все донные Hexagrammidae в той или иной степени являются оофагами. О важном значении икры полужульчиков и северного одноперого терпуга в пище зайцевого терпуга уже указывалось выше. Что касается потребления икры сельди, то такие факты описаны в отношении американских видов *H. superciliosus* и *H. decagrammus* для залива Аляска (Rooper, Haldorson, 2000).

Известно, что бурый и пятнистый терпуги в заливе Петра Великого обитают совместно и имеют сходную экологию (Гомелюк, Щетков, 1992; Гомелюк, 2000). Поэтому не удивительно, что пищевые взаимоотношения двух симпатричных видов служат объектом научного интереса. Выяснено, что при общности биотопа особенности социального и пищевого поведения, распределения и питания приводят к тому, что оба вида не вступают в острые конкурентные отношения, а ниши их значительно расходятся. Это характерно как для молоди *H. stelleri* и *H. octogrammus*, так и для взрослых рыб (Леунов, 1988; Антоненко, Пушина, 2002). Молодь пятнистого терпуга питается преимущественно мизидами, бурого терпуга — изоподами и декаподами; во взрослом состоянии первый из них преимущественно хищник-ихтиофаг, потребляющий рыб и ракообразных, второй — бентофаг.

Численность

В отличие от одноперых терпугов рода *Pleurogrammus*, занимающих по уровню добычи место в первой десятке морских дальневосточных рыб, при этом весьма ценных в гастрономическом отношении, бровастые терпуги не относятся ни к разряду высокочисленных, ни к числу хозяйственно важных видов. Пищевая и вкусовая ценность их относительно невысоки, в небольшом количестве они служат объектом любительского лова и домашнего потребления. Промысловым видом из них может считаться лишь зайцевого терпуг, который хотя и является объектом прибрежного рыболовства в водах Камчатки и Северных Курильских островов, но реализуется преимущественно в местах добычи; статистики его промысла не существует.

Облавливается зайцеголовый терпуг преимущественно тралами и снюрреводами на шельфе Восточной Камчатки осенью, зимой и весной, а в последнее десятилетие — и донными сетями в летнее время в верхней сублиторали попутно с северным одноперым терпугом. В магазинах и на рынках он реализуется под названием «ленок», хотя, конечно, к настоящему ленку (род *Brachymystax* семейства Salmonidae) никакого отношения не имеет.

Как уже было сказано выше, наибольшая доступность вылова зайцеголового терпуга приурочена ко времени его миграции из прибрежья на нижнюю границу шельфа и в верхний отдел материкового склона, где уловы на рыболовное усилие наиболее высоки. Отчасти это связано с меньшей расчлененностью подводного рельефа в местообитаниях вида на склоне, по сравнению с шельфом, что допускает возможность выполнения донных тралений, хотя и не на всей площади распределения. Наибольшие концентрации все же отмечаются на скалистых, задевиных грунтах, поэтому полностью учесть обитающих на акватории рыб невозможно. На рис. 11 показана межгодовая динамика встречаемости зайцеголового терпуга и среднего улова на час траления в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки в 1992–2002 гг.

Среднегодовые уловы на усилие на протяжении большей части 1990-х годов не отличались величиной и сильными флюктуациями, не превышая 34,5 кг/час (1993 г.) при минимуме 13,4 кг/час в 1992 г. В конце десятилетия, однако, произошла вспышка уловов (до 137,6 кг/час в 1999 г.). Представляется, что это резкое увеличение численности (пола-

гая, что средний улов на траление допустимо рассматривать в качестве индекса численности) носило не случайный характер, а было связано с вступлением в стадо сравнительно многочисленного пополнения, т. к. и в последующий период (2000–2002 гг.) уловы терпуга поддерживались на сравнительно высоком уровне и были существенно выше, нежели в 1990-е годы. Отметим, что максимальные подъемы зайцеголового терпуга в этот период могли достигать 5 и более тонн при продолжительных (до 10–12 часов) тралениях, а максимальный улов на час траления составил 2,169 т (декабрь 2000 г., Четвертый Курильский пролив, глубина — 341 м).

Оценить абсолютную величину запаса зайцеголового терпуга методами прямого учета затруднительно, учитывая преимущественное обитание его на сильно пересеченных грунтах, где траления невозможны из-за опасности порывов и утери орудий лова. Модельные методы неприменимы ввиду отсутствия специализированного лова и какой бы то ни было статистики промысла. Расчеты запаса, выполнявшиеся нами ранее (Золотов, 1993), по результатам траловых съемок в 1960–1970 гг. давали среднюю величину биомассы рыб в 0,3–0,4 тыс. т для юго-востока Камчатки и 0,7–1,4 тыс. т для шельфа и склона острова Парамушир (в среднем суммарно около 1,5 тыс. т). Это представляется явно заниженной оценкой. В ходе единственной, достаточно репрезентативной съемки в 1971 г., когда кратковременные прицельные траления выполнялись по возможности на всей акватории тихоокеанского шельфа и склона островов Шумшу и Парамушир, независимо от характера рельефа дна, его запас здесь был оп-

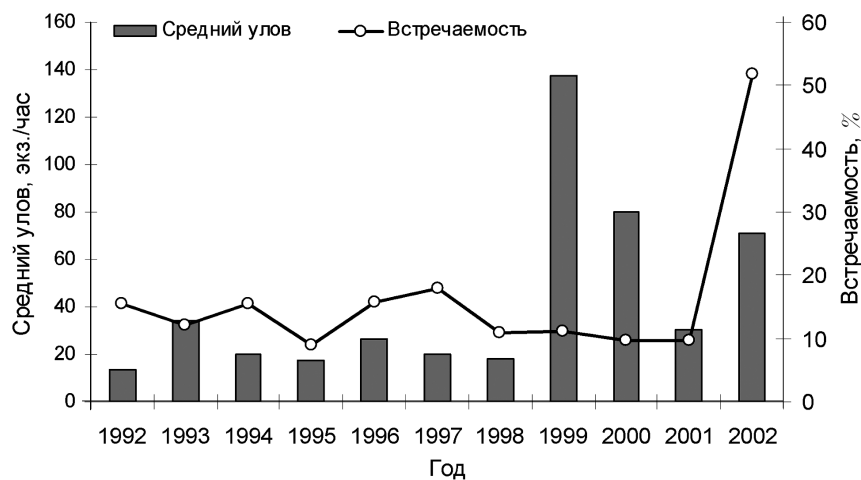


Рис. 11. Многолетняя динамика уловов зайцеголового терпуга на усилие (кг/час траления) и частота его встречаемости при промысле донных рыб в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки (1992–2002 гг.)

ределен в 13, 1 тыс. т, что видится более адекватной оценкой.

Говоря о многолетней динамике численности зайцеголового терпуга, есть некоторые основания предполагать, что она в общих чертах может быть сходна с таковой у северного одноперого терпуга, поскольку многие черты экологии обоих видов близки, начиная от личиночного обитания в нейстали на первом году жизни, вплоть до обитания в сходных биотопах во взрослом состоянии. Во всяком случае, рост уловов зайцеголового терпуга на усилии на рубеже 1990–2000-х гг. (рис. 11) в общем соответствует подъему запасов северного одноперого терпуга в этот же период. Учитывая современный исторический максимальный уровень численности последнего, можно предполагать, что и запасы зайцеголового терпуга в настоящее время значительны.

Сведений о численности литоральных бровастых терпугов — пятнистого и бурого — еще меньше, нежели о запасах зайцеголового терпуга. До настоящего времени отсутствуют даже приблизительные сведения о ресурсах *H. octogrammus* в прикамчатских и смежных водах. В сводках по фаунистике северной части Тихого океана его относят к категории видов, «многочисленных» для берегов Камчатки (основываясь, по всей вероятности, на встречаемости его в Авачинской губе), хотя никаких практических оснований для этого нет. Напротив, судя по низкой частоте встречаемости его даже в литорали, не говоря уже об отсутствии при тралениях в сублиторали, его следовало бы отнести к категории «малочисленных» видов.

Единственным районом в пределах ареала бурого терпуга, где на протяжении ряда лет выполнялись исследования по определению численности и биомассы вида, является залив Петра Великого. С этой целью здесь, учитывая его частичное обитание на малых (<5 м) глубинах, недоступных для донного трала, были использованы комбинированные данные уловов малькового невода, водолазных погружений и донного трала (Антоненко, 2000). По расчетам, средняя плотность этого вида выше глубины 5 м составляет в летнее время в среднем 112 тыс. экз./км² (т. е. 1 особь занимает территорию площадью около 10 м²). На всей акватории залива Петра Великого автор экспертно оценивает общий запас бурого терпуга в 50 млн рыб и 3,3 тыс. т.

Несколько больше известно о запасах пятнистого терпуга — наиболее холодолюбивого вида семейства *Hexagrammidae*, тем не менее даже в водах Приморья, на южной периферии области обитания, превышающего по уровню запасов бурого

терпуга (Вдовин, Антоненко, 1998а; Антоненко, 2000). Численность и биомасса этого вида в заливе Петра Великого, рассчитанные по результатам донных траловых съемок, оцениваются в среднем в 14,5 млн рыб и 4,2 тыс. т, соответственно.

Имеются количественные оценки запасов и в отношении пятнистого терпуга, обитающего в прикамчатских водах (Четвергов, 2000), хотя и полученные только по одному району — западнокамчатскому шельфу. Благоприятным обстоятельством для этого служат, во-первых, относительно спокойный, выровненный рельеф дна, позволяющий выполнять донные траления практически на всей акватории побережья Западной Камчатки, и во-вторых — хорошо отлаженная практика проведения ежегодных учетных траловых съемок, причем в широком диапазоне глубин, в том числе и на прибрежном мелководье. Хотя обычными местами обитания пятнистого терпуга являются скалистые участки побережья, но населяет он и песчаные грунты, которыми изобилует побережье Западной Камчатки. Все же, учитывая, что верхние горизонты сублиторали, где этот вид обитает в летнее время, тралениями при съемках не охватываются, получаемые расчетные оценки запасов представляются существенно заниженными и могут рассматриваться в качестве минимальных значений.

Динамика численности и биомассы пятнистого терпуга в 1980–1990 годах (Четвергов, 2000) приведена на рис. 12. В целом, на протяжении рассмотренного периода, их значения не превышали 7 млн рыб и 2 тыс. т, за исключением одного случая: при съемке в июле–августе 1997 г. было учтено 19,3 млн рыб при биомассе 5,6 тыс. т. Если учесть, что указанная съемка выделялась из общего ряда тем, что минимальная глубина станции в тот год была сдвинута с обычных 20 м до 12 м, то факт повышенной биомассы находит объяснение в более полном охвате батиметрического диапазона обитания тралениями. Следует отметить также, что на батиметрическое распределение и, соответственно, доступность этого вида учету определенное влияние оказывает температурный режим: при высоком теплосодержании вод и распространении прогрева на большие изобаты рыбы смещаются глубже, попадая, таким образом, в облавливаемую тралами зону. Именно такая ситуация сложилась в 1997 г. Согласно экспертной оценке (Четвергов, 2000), реальная биомасса пятнистого терпуга у Западной Камчатки составляет 5–10 тыс. т, что существенно выше, нежели в заливе Петра Великого.

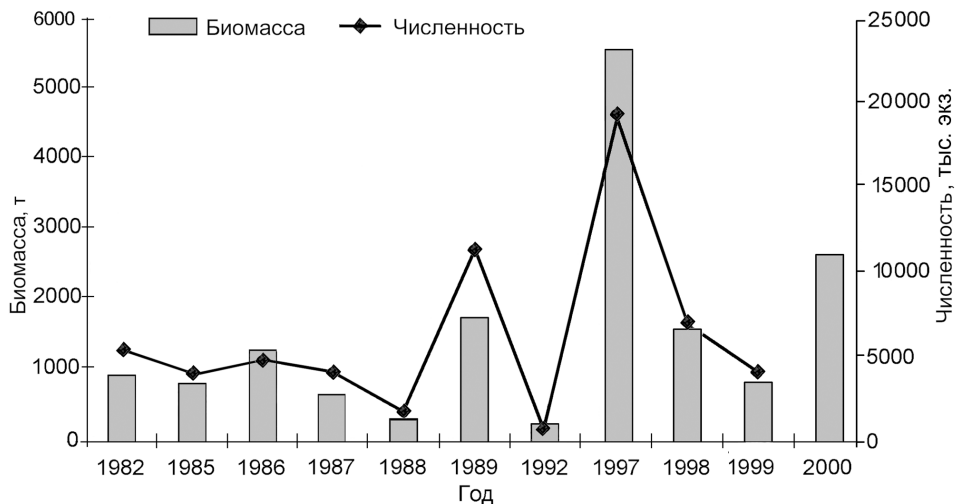


Рис. 12. Динамика численности и биомассы пятнистого терпуга на шельфе Западной Камчатки, по данным траловых съемок в 1982–2000 гг. (по Четвергов, 2000)

Значительно более высокими оценками биомассы пятнистого терпуга у побережья Западной Камчатки характеризуются результаты траловых съемок последних лет (табл. 15), хотя в целом они укладываются в приведенные выше рамки. Особняком стоит 2009 г., который по показателям запаса ближе к минимальным оценкам 1980-х годов. Маловероятно, чтобы экстремально резкое сокращение количества учтенных рыб в 2009 г. было связано непосредственно со снижением численности пятнистого терпуга, вероятно, здесь сказались какие-то иные причины. Возможно, на результаты съемки повлияли аномально холодные температурные условия в прибрежье Западной Камчатки в 2009 г. Придонная температуры воды на изобате 15 м к северу от 54-й параллели летом составила в среднем 3,37 °С, против 7,21 °С в 2008 г. В этих условиях рыбы, вероятно, держались ближе к берегу в зоне максимального прогрева, т. е. были не доступны облову тралами.

Таблица 15. Биомасса пятнистого терпуга на шельфе Западной Камчатки, по результатам учетных траловых съемок в 2005–2010 гг.

Годы	Биомасса, тыс. т
2005	8,147
2007	4,151
2008	6,468
2009	0,909
2010	6,482

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В прибрежных водах Камчатки и в смежных районах обитают 4 вида бровастых терпугов (род *Hexagrammidae*) — чрезвычайно интересной груп-

пы морских костистых рыб, морфологически и биологически стоящей особняком от других обитателей прикамчатских вод. Жизненный цикл терпуговых рыб состоит из двух фаз — пелагической (ранней) и донной (у взрослых рыб). На стадии личинки и малька они обитают в нейстонном слое, в возрасте сеголетка — в эпипелагиали, в возрасте примерно одного года или старше оседают на грунт. Бровастые терпуги являются типично донными рыбами, в своем распределении придерживающимися прибрежья, хотя возраст перехода к донному образу жизни, преобладающие глубины обитания, характер предпочитаемого субстрата, миграционная активность у них неодинаковы.

Из четырех видов бровастых терпугов, встречающихся у берегов Камчатки, три вида — зайцеголовый, бурый и пятнистый — являются характерными представителями приазиатской высокобореальной ихтиофауны, хотя и не высокочисленными, но в узком диапазоне прибрежных глубин способными в определенных биотопах быть видами-доминантами. Ареал длиннобрового терпуга расположен вдоль американского побережья, а в дальневосточных водах этот вид обычен только для шельфа Командорских островов. Основные особенности биологии и экологии наиболее обычных для прикамчатских вод терпугов — *H. lagocephalus*, *H. octogrammus*, *H. stelleri* в сравнительной форме можно видеть в прилагаемой таблице (табл. 16). Длиннобровый терпуг в силу особого статуса в ней не приведен; представляется, что он достаточно близок к зайцеголовому терпугу.

Суммируя представленные данные, можно отметить, что все три вида бровастых терпугов прикамчатских вод отличаются как по отношению к

Таблица 16. Сравнительная биологическая характеристика трех массовых видов бровастых терпугов прикамчатских вод

	Зайцеголовый терпуг	Бурый терпуг	Пятнистый терпуг
Распространение	Преимущественно вдоль азиатского побережья от Японского моря и Хоккайдо до западной части Берингова моря; у американского — в Беринговом море. Редок в Японском и Охотском морях. Многочисленный вид в собственно тихоокеанских водах вдоль побережья Камчатки, Курильских о-вов. Неизвестна. Не менее года.	Широкое распространение вдоль американского и азиатского берегов от Японского моря и Хоккайдо до Берингова моря.	Наиболее широкое распространение: от Чукотского до Японского моря по азиатскому побережью, от моря Бофорга до зал. Пьюджет-Саунд — по американскому. Многочислен в Охотском море.
Продолжительность пелагической фазы	Неизвестна. Не менее года.	7–8 месяцев.	11–12 месяцев.
Образ жизни взрослых рыб	Донный, в нерестовый период у самцов — территориальный.	Донный, территориальный в течение всего года.	Наддонный (до 7 м от дна), в нерестовый период у самцов — территориальный.
Характеристика вида	Элиторальный, широкомигрирующий. Глубины от 0,25 м до 0,25 м летом (предпочитаемые 5–20 м) до 665 (300–400) м зимой. Обитает летом в слое прогретых поверхностных вод, зимой — в верхней батии в пределах теплового промежуточного слоя (ТПС).	Верхне-сублиторальный. Глубины от 0,25 до 20 м, предпочитаемые — 2–3 м. Сезонные миграции отсутствуют или очень слабо выражены. На зимовку перемещается к берегу. Зимовка при отрицательных температурах (поверхностная водная масса зимней модификации).	Сублиторальный. Глубины от 0,5 до 15 м (обычно 5–8 м) летом до 100–200 м зимой, обычно не глубже 70 м. Зимовка в прикамчатских водах на шельфе при отрицательных температурах (однородный перемешанный слой).
Предпочитаемые условия обитания	Наиболее стенобионтный из бровастых терпугов. Относительно повышенная температура, соленость, активная динамика вод, высокие скорости течений. Грунты — каменистые, скалистые, валунные осыпи с зарослями водорослей. Рельеф дна — сильнопересеченный.	Прибрежные заросли водорослей на каменистых, галечных грунтах, ракушечниковые грунты, мидиевые банки с зарослями zostеры; рельеф пересеченный, наличие укрытий.	Наиболее политопный вид. Толерантен к широкому диапазону температуры и солёности. Холодноводный вид, выдерживающий сильное распреснение. Грунты разнообразные, включая каменистые, песчаногалечные, илистые.
Длина и вес	Наиболее крупный представитель рода <i>Hexagrammos</i> . Максимальная длина 61 см, преобладающие размеры 35–50 см. Средняя длина самок Камчатки и Северных Курил — 43,6 см, самцов — 40,6 см. Масса тела — 0,16–2,63 (1,257) кг.	Самый мелкий из бровастых терпугов. Максимальный размер в заливе Петра Великого 32 см, у о. Беринга — 28 см. Модальные размеры (о. Беринга) — 19–21 см, $M^{\text{♀}}$ — 19,93; $M^{\text{♂}}$ — 20,5 см. Масса — 0,06–0,284 кг ($M = 0,127$ кг).	Небольшая по размерам рыба длиной до 42 см, в Тайской губе — 32 см. Преобладающие размеры — 17–25 см. Средняя длина в Тайской губе — 19,5 см.
Возраст и рост	От 2 до 14 лет (определение по чешуе). Преобладающие группы — 5–8 лет. Средний возраст самок — 7,7 лет; самцов — 6,4.	Возраст до 12 лет, обычно — 1–5 лет (по чешуе). Модальные группы 2 (32%) и 3 (40%) года (Тайская губа).	Возраст — 1–6 лет (по чешуе).

Окончание таблицы 16

	Зайцеголовый терпуг	Бурый терпуг	Пятнистый терпуг
Половое созревание и плодовитость	Минимальные размеры половозрелых рыб — 25,5 см у самцов, 30,5 — у самок. Оогенез прерывистый, три размерные группы ооцитов: 2,0–2,5; 1,0–2,0 и <1,0 мм. Плодовитость 10–103 тыс. икринок. Икрометание порционное, не менее трех порций икры. Размеры зрелых икринок 2,0–2,5 мм.	Очень раннее созревание. В водах Приморья впервые достигают половозрелости в возрасте 0+ (17%♀ и 86%♂), созревание самок на втором году. В Тайгуйской губе — в возрасте 3 года при длине 15–17 см и массе 60–70 г. Прерывистый тип созревания ооцитов. Размерные группы ооцитов: 1,5–2,0; 1,0–1,5; <1,0 мм. АИП — 5–9 тыс. икринок. В одной порции — 1,1–3,7 тыс. икринок. Икрометание порционное, не менее 3-х порций икры. Диаметр зрелых икринок — 1,75–2,1 мм.	Самцы в Тайгуйской губе впервые достигают половозрелости на втором году жизни. Массовое созревание происходит на третьем году при достижении самцами длины 17–18 см и массы 65–70 г, а самками — длины 18–19 см и массы 70–75 г. Прерывистый тип созревания ооцитов. Размерные группы ооцитов: <0,9; 0,9–1,5 и 1,6–1,9 мм. АИП — от 1,1 до 12,4 тыс. икринок. Икрометание порционное, не менее 3-х порций икры. Диаметр зрелых икринок от 1,8–2,0 мм (зал. Петра Великого) до 2,0–2,5 мм (Пыоджент-Саунд).
Нерест. Экология размножения	Нерестовый период — с середины июня по октябрь (Камчатка); ноябрь–декабрь (Хоккайдо). Икра откладывается на основании ламинариевых, на глубинах 5–10 м. Самцы охраняют кладки, выметанные несколькими самками.	Нерест в июле–августе (Тайгуйская губа), в сентябре–октябре (залив Петра Великого) на глубинах до 5–6 м. Нерестовый субстрат — основания стеблей бурых водорослей, валуны с известковыми водорослями. В гнезде, охраняемом самцом, — от 2 до 6 кладок.	В Тайгуйской губе нерест с середины июля до конца сентября; в заливе Петра Великого — в сентябре–октябре. Икра откладывается на бурые или красные водоросли на глубинах до 7–8 м. В каждом гнезде, охраняемом самцом, от 3 до 7 кладок, выметанных разными самками. Самцы характеризуются наиболее агрессивным поведением среди прочих терпугов.
Питание. Трофический статус	Бентофаг-полифаг с широким спектром питания. Разнообразная бентосная пища от мелких амфипод и креветок у молоди, до крупных крабов, двустворчатых, брюхоногих и головоногих (осьминогов) моллюсков у взрослых. Оофаг. В период нереста северного одноперого терпуга (Камчатка) до 80% пищи составляла его икра.	Бентофаг-полифаг с широким спектром питания. Разнообразные бентосные организмы, преимущественно ракообразные, моллюски. Питается только у дна, не поднимаясь в толщу воды.	На первом году жизни пятнистый терпуг является явно выраженным планктофагом, потребляющим зоопланктеров, обитающих в верхней эпипелагиали. Взрослый <i>H. stelleri</i> питается ракообразными, моллюсками и рыбой, охотясь как у дна, так и в придонном слое, и имеет трофический статус бентофага-ихтиофага.
Численность	Наибольшая среди всех бровастых терпугов. В прикамчатских водах не менее 10–15 тыс. т. Промысловый вид. Добывается в качестве прилова. Статистика промысла не ведется.	Малочисленный вид, но в узкой прибрежной полосе может быть одним из доминантов. В прикамчатских водах ресурсы неизвестны. В заливе Петра Великого запасы оцениваются в 3,3 тыс. т.	Достаточно многочислен в Западно-Камчатской подзоне (биомасса в 2000-е годы до 8,1 тыс. т). В заливе Петра Великого запас оценен в 4,2 тыс. т.

условиям среды, так и по своим биологическим характеристикам, причем бурый терпуг занимает как бы промежуточное положение между двумя другими терпугами. Если зайцеголовый терпуг адаптирован к комплексу условий, характерных для собственно тихоокеанских субарктических вод (относительно повышенные температура и соленость, избегание отрицательных температур и т. д.), то пятнистый терпуг, напротив, более многочислен в субарктических водах окраинных морей при минимальной солености и температуре. Существенны отличия в образе жизни, в характеристике населенных биотопов, трофическом статусе. Если обратиться к системе взаимосвязей в структуре рода *Hexagrammos* (рис. 1), то, как мы видим, по морфологическим признакам самым обособленным от остальных видов является пятнистый терпуг; точно так же и по эколого-биологическим особенностям он стоит несколько особняком от других бровастых терпугов. В то же время, хотя бурый и зайцеголовый терпуги морфологически наиболее близки друг другу, но, судя по экологическим характеристикам, эта близость не так очевидна, хотя, конечно, общие черты у них имеются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В. 1999. О размножении бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. Т. 25. № 2. С. 90–91.
- Антоненко Д.В. 2000. Пространственно-возрастная структура и некоторые черты биологии терпугов рода *Hexagrammos* залива Петра Великого (Японское море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Ин-т биол. моря ДВО РАН, 24 с.
- Антоненко Д.В. 2010. Первое обнаружение пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) в российских водах Чукотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 266–269.
- Антоненко Д.В., Вдовин А.Н. 2001. Сезонное распределение пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Scorpaeniformes, Hexagrammidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 490–494.
- Антоненко Д.В., Гнубкина В.П. 2001. Некоторые особенности раннего онтогенеза залива бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* и пятнистого *H. stelleri* терпугов из залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 6. С. 799–803.
- Антоненко Д.В., Пущина О.И. 2002. Основные черты биологии терпуговых рыб рода *Hexagrammos* в заливе Петра Великого (Японское море) // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 131. С. 164–178.
- Андреева Е.Н., Шебанова М.А. 2010. Видовой состав, распределение и особенности питания личинок и мальков рыб в Охотском море в октябре–декабре 2007 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 109–119.
- Бабанина Л.Д., Седлецкая И.В., Матвеевский О.В. 1990. Особенности ухода за икрой в естественных условиях у бурого терпуга в Дальневосточном морском заповеднике // Заповедники СССР — их настоящее и будущее. Тез. докл. Всес. конф. Новгород: Гос. пед. ин-т. Ч. 3. С. 194–195.
- Берг Л.С. 1940. Система рыбообразных и рыб // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 5. С. 85–517.
- Борец Л.А. 1985. Состав донных рыб на шельфе Охотского моря // Биол. моря. № 4. С. 54–59.
- Василец П.М., Карпенко В.И., Максименков В.В. 1998. Некоторые сведения об ихтиофауне Авачинской губы // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский: Госкомэкология. С. 65–70.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В. 1998а. Распределение бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в заливе Петра Великого // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 123. С. 112–117.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В. 1998б. Вертикальное распределение бурого терпуга (*Hexagrammos octogrammus*) в заливе Петра Великого // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 123. С. 46–52.
- Виноградов К.А. 1949. О сезонных изменениях ихтиофауны Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Зоол. журн. Т. 28. Вып. 6. С. 573–574.
- Гомелюк В.Е. 2000. Сравнительный анализ повседневного поведения и образа жизни трех видов терпугов рода *Hexagrammos* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 79–90.
- Гомелюк В.Е., Леунов В.П. 1988. Связь особенностей пищевого поведения и этологической структуры группировок у разновозрастных бурых терпугов, обитающих в различных биотопах залива Петра Великого (Японское море) // Тез. докл. Всес. конф. «Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования» (Мурманск, 12–14 апр. 1988 г.). Мурманск: ПИНРО. С. 14–15.

- Гомелюк В.Е., Щетков С.Ю. 1992. Распределение рыб в прибрежных биотопах залива Петра Великого Японского моря в летний период // Биол. моря. № 3–4. С. 26–32.
- Горбунова Н.Н. 1962. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ин-та океанологии АН СССР. Т. 59. С. 111–182.
- Енур И.В. 2002. Максимальные размеры некоторых рыб из дальневосточного государственного морского заповедника (залив Петра Великого Японского моря) // Биол. моря. Т. 28. № 6. С. 454–457.
- Золотов О.Г. 1985. О распределении зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas) в Курило-Камчатских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 4. С. 603–609.
- Золотов О.Г. 1986. Северный одноперый терпуг // Биол. ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 310–319.
- Золотов О.Г. 1992. Некоторые черты биологии размножения северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monoptyerygius* (Pallas) в прикамчатских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 6. С. 110–119.
- Золотов О.Г. 1993. Некоторые черты экологии зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas) в прибрежных водах Камчатки и Северных Курильских островов // Исслед. биол. и динамики числ. промысл. рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КОТИНРО. Вып. 2. С. 190–201.
- Золотов О.Г., Буслов А.В., Спирин И.Ю. 2006. К методике определения возраста северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monoptyerygius* (Pallas) по различным регистрирующим структурам // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 8. С. 188–197.
- Золотов О.Г., Токранов А.М. 1989. Экологические особенности репродуктивного периода терпугов (Hexagrammidae) и получешуйников (Cottidae) в тихоокеанских водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 430–438.
- Золотов О.Г., Токранов А.М. 1991. Особенности питания терпугов (Hexagrammidae) и получешуйников (Cottidae) в период нереста в верхней сублиторали Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 1. С. 130–137.
- Кантаков Г.А. 2000. Океанографический режим тихоокеанского шельфа и материкового склона Северных Курил и его влияние на распределение промысловых объектов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг.: Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. С. 54–64.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 165 с.
- Клюканов В.А. 1984. Особенности распределения терпугов в водах Татарского пролива // Итоги исслед. по вопр. рацион. использ. и охраны биол. ресурсов Сахалина и Курильских о-вов. Тез. докл. II науч.-практ. конф. Южно-Сахалинск: Сахалинское отделение Географич. об-ва СССР. С. 81–83.
- Кляшторин Л.Б. 1962. Наблюдения над терпугами Курильских островов // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 59. С. 104–109.
- Крашенинников С.П. 1949. Описание земли Камчатки. М.-Л.: Изд-во Главсевморпути. 3-е изд., 821 с.
- Левин А.В. 1986. Экология и распределение терпуговых рыб (Hexagrammidae, Pisces) // Владивосток. Ин-т биол. моря ДВНЦ АН СССР, 35 с. (Рукопись деп. во ВНИИТИ. 29.09.08, № 6853-В).
- Леонтьева В.В., Гамутилов А.Е. 1959. Влияние вод Тихого океана на гидрологические условия в Кроноцком заливе // Тр. ин-та океанологии АН СССР. Т. 36. С. 59–72.
- Леунов В.П. 1988. Связь различных показателей активности и характера питания *Hexagrammos octogrammus*, *H. stelleri* при симпатричном обитании // Тез. докл. Всес. конф. «Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования» (Мурманск, 12–14 апреля 1988 г.). Мурманск: ПИНРО. С. 19–21.
- Линдберг Г.У. 1971. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л.: Наука, 470 с.
- Линдберг Г.У., Герд А.С., Расс Т.С. 1980. Словарь названий морских промысловых рыб мировой фауны. Ленинград: Наука, 562 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Часть 5. XXX. Scorpaeniformes (CLXXVI. Сем. Scorpaenidae — CXCV. Сем. Liparididae). Ленинград: Наука, 526 с.
- Маркевич А.И. 2004. Родительское поведение самцов японского *Hexagrammos otakii* и бурого *H. octogrammus* терпугов (Hexagrammidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 538–543.
- Матюшин В.М. 1982. К ихтиофауне литорали Восточной Камчатки // Биол. моря. № 4. С. 60–62.

- Матюшин В.М. 1991. Рост и продукция восьмилинейного терпуга в сообществе морской травы в бухте Витязь (Японское море) // Биол. моря. № 6. С. 33–37.
- Матюшин В.М., Федотов П.А. 1992. Питание восьмилинейного терпуга в сообществе zostеры бухты Витязь Японского моря // Биол. моря. № 3–4. С. 33–37.
- Микулич Л.В. 1965. Питание южного одноперого терпуга в водах северной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 4. С. 680–694.
- Напазаков В.В. 2010. Питание пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) на западнокамчатском шельфе // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 104–108.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа, 357 с.
- Орлов А.М., Золотов О.Г. 2010. Распределение и некоторые черты биологии зайцеголового терпуга в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 216–230.
- Пинчук В.И. 1976а. Ихтиофауна литорали Командорских островов // Биол. моря. № 5. С. 28–37.
- Пинчук В.И. 1976б. Ихтиофауна литорали Курильских островов // Биол. моря. № 2. С. 49–55.
- Пущина О.И., Антоненко Д.В. 2000. Питание бурого терпуга (*Hexagrammos octogrammus*) в Амурском заливе (Японское море) // Биол. моря. Т. 26. № 3. С. 37–41.
- Рутенберг Е.П. 1954. Система рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Вопр. ихтиологии. Вып. 2, 151 с.
- Рутенберг Е.П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ин-та океанологии АН СССР. Т. 59. С. 3–100.
- Спасский Н.Н. 1961. Литораль юго-восточного побережья Камчатки // Исследования дальневосточных морей. М.-Л.: АН СССР. Вып. 7. С. 261–311.
- Стеллер Г.В. 1999. Описание Земли Камчатки // Петропавловск-Камчатский: ОАО «Камчат. печат. двор», 287 с.
- Токранов А.М. 2007. О находке длиннобрового терпуга *Hexagrammos superciliosus* (Pallas) (Hexagrammidae) в водах Юго-Восточной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VIII науч. конф., посвященной 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 103–106.
- Токранов А.М., Сафронов С.Г. 2004. Ихтионейстон прикамчатских вод Охотского моря // Тр. Камчат. ф-ла Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН. Вып. V. С. 273–286.
- Фадеев Н.С. 1970. Данные о плодовитости некоторых донных и придонных рыб юго-восточной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 74. С. 47–53.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр, 366 с.
- Четвергов А.В. 2000. Состояние запасов пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* на западнокамчатском шельфе // Тез. докл. II-й науч.-практич. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г.). Петропавловск-Камчатский: КГТУ. С. 109–110.
- Четвергов А.В., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н. 2003. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Тр. Камчат. ф-ла Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН. Вып. IV. С. 227–256.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-Центр, 484 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Рыбообразные и рыбы. В кн.: Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шестаков А.В., Назаркин М.В. 2005. Некоторые данные по биологии терпугов *Hexagrammos stelleri* и *H. octogrammus* Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат-лы VI науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 272–275.
- Шестаков А.В., Назаркин М.В. 2006. Данные по биологии пятнистого *Hexagrammos stelleri* и бурого *H. octogrammus* терпугов (Hexagrammidae) Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 46. Вып. 5. С. 711–714.
- Атаока К., Накая К., Ябе М. 1995. The fishes of northern Japan // Fac. Fish. Hokkaido Univ. Sapporo, 390 p.

- Crow K.D., Kanamoto Z., Bernardi G.* 2004. Molecular phylogeny of the hexagrammid fishes using a multi-locus approach // *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 32. P. 986–997.
- DeMartini E.E.* Reproductive colorations, paternal behavior and egg masses of kelp greenling, *Hexagrammos decagrammus* and whitespotted greenling, *H. stelleri* // *Northwest. Sci.* 1985. V. 60. № 1. P. 32–35.
- Eschmeyer W.N., Herald E.S., Hammann H.* 1983. A field guide to Pacific Coast fishes of North America // Boston: Houghton Mifflin Company, 336 p.
- Hart J.L.* 1973. Pacific fishes of Canada // *Fish. Res. Board Can. Bull.* 180, 740 p.
- Kendall A.W., Vinter B.* 1984. Development of hexagrammids (Pisces, Scorpaeniformes) in the northeastern Pacific Ocean // *U.S. Nat. Mar. Fish. Ser. NOAA Tech. Rep.* № 2, 44 p.
- Kessler D.W.* 1985. Alaska's saltwater fishes and other sealife. Alaska northwest publishing company. Anchorage. Alaska, 358 p.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C., Ueno T., Yoshino T.* 1992. The fishes of Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press. 3rd ed. English text. xx + 473 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2002. Fishes of Alaska. American Fisheries Society. Bethesda. Maryland.
- Munehara H., Kanamoto Z., Miura T.* 2000. Spawning behavior and interspecific breeding in three Japanese greenlings (Hexagrammidae) // *Ichthyol. Res.*, V. 47. № 3. P. 287–292.
- Orlov A.M.* 1999. Trophic relationships of commercial fishes in the Pacific waters off Southeastern Kamchatka and the Northern Kuril Islands // Ecosystem approaches for fisheries management. Univ. Alaska Sea Grant. AK-SG-99-01. Fairbanks. P. 231–263.
- Quast J.C.* 1960. The fishes of the family hexagrammidae: their classification, variation and osteology // Ph. D. Thesis. University of California. Los Angeles, 380 p.
- Quast J.C.* 1964. Meristic variation in the hexagrammid fishes. *Fish. Bull.* V. 63. P. 589–609.
- Quast J.C.* 1965. Osteological characteristics and affinities of the hexagrammid fishes, with a synopsis // *Calif. Acad. Sci. Ser. 4.* V. 31 (21). P. 563–600.
- Rooper C.N., Haldorson L.J.* 2000. Consumption of Pacific herring (*Clupea pallasii*) eggs by greenling (Hexagrammidae) in Prince William Sound, Alaska // *Fisheries Bulletin.* V. 98. № 3. P. 655–659.
- Shinohara G.* 1994. Comparative morphology and phylogeny of the suborder Hexagrammoidei and related taxa (Pisces: Scorpaeniformes) // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* V. 41. № 1. P. 1–97.
- Simenstad C.A.* 1971. The feeding ecology of the rock greenling, *Hexagrammos lagocephalus*, in the inshore waters of Amchitka Island // Seattle, WA, 98195: Univ. Wash., MS thesis, 131 p.
- Ueno T.* 1965. Fishes around Hokkaido. III. Hexagrammidae and Anoplopomidae // *J. Hokkaido. Exp. Fish. Stat. Month. Rep.*, 22 (3). P. 108–116.