

УДК 597.585.591.53

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ СЕВЕРНОГО ОДНОПЁРОГО ТЕРПУГА *PLEUROGRAMMUS MONOPTERYGIUS* В ВОДАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ КУРИЛЬСКОЙ ГРЯДЫ

© 2019 г. А. М. Орлов^{1,2,3,4,5,*}, С. Э. Френкель¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

³Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁴Томский государственный университет, Томск, Россия

⁵Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – ПИБР ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 19.02.2018 г.

После доработки 19.02.2018 г.

Принята в печать 25.02.2018 г.

Исследован состав пищи, накормленность и упитанность разных размерных групп северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в июне–июле 1996 г. в районе подводного плато, расположенного в тихоокеанских водах центральной части Курильской гряды к юго-востоку от о-ва Онекотан. В отличие от ранее опубликованных данных, согласно которым основу пищи терпуга в данном районе составляют мезопелагические рыбы, выявлена ведущая роль Copepoda и Appendicularia, что объясняется разными местами сбора материалов – соответственно на участках, прилегающих к краю плато, и в центральной его части. Предполагается, что существенно более низкие по сравнению с ранее опубликованными значения упитанности рыб при сопоставимых величинах индексов наполнения желудков обусловлены преимущественным потреблением терпугом низкокалорийной пищи (копепод и аппендикулярий).

Ключевые слова: северный однопёрый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*, объекты питания, накормленность, упитанность, подводное плато, хребет Витязь, центральные Курильские о-ва.

DOI: 10.1134/S0042875219010107

Северный однопёрый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* является одной из наиболее многочисленных придонно-пелагических рыб шельфа и верхней части материкового склона Северной Пацифики с весьма протяжённым ареалом от Приморья и Северо-Восточного Сахалина на западе (Таранец, 1941; Антоненко и др., 2003) до Юго-Восточной Аляски на востоке (Lauth et al., 2007) и Анадырского залива на севере (Рутенберг, 1962). Южной границей распространения взрослых особей служат воды Юго-Восточной Аляски и Алеутских о-вов на востоке и южных Курильских о-вов на западе, а пелагическая молодь может встречаться в открытом океане в пределах Западного субарктического круговорота вплоть до 45° с.ш. (Мельников, Ефимкин, 2003).

Северный однопёрый терпуг является важным объектом промышленного рыболовства России и США (Дудник и др., 1995; Lauth et al., 2007). Его численность в последние годы на большей части ареала находится на высоком уровне (McDermott

et al., 2005; Антонов и др., 2016). Ввиду широкого распространения и высокой численности терпуг играет важную роль в морских экосистемах Северной Пацифики, являясь важным пищевым компонентом некоторых хищных рыб, морских птиц и ластоногих (Hobson et al., 1997; Merrick, 1997; Merrick et al., 1997; Орлов, 1997а; Orlov, 1998; Kurlle, Worthy, 2001; Waite, Burkanov, 2006; Yang, 2007; Call, Ream, 2012; Waite et al., 2012; Geiger et al., 2013).

Имеются сведения о составе пищи взрослых особей в водах Алеутских о-вов (Yang, 1999; Rand et al., 2010; Rand, Lowe, 2011) и молоди в западной части Берингова моря (Zavolokin et al., 2007). Особенности питания в прибрежных водах проанализированы для восточного побережья Камчатки летом в период нереста (Золотов, Токранов, 1991) и северных Курильских о-вов в зимний (III декада января), преднерестовый (I декада апреля–I декада мая) и нерестовый (III декада июля) периоды 1969 г. (Золотов, Медведицина, 1978). Результаты

Таблица 1. Состав пищи и накормленность северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* разного размера в июне–июле 1996 г., % массы

Объект питания и другие показатели	Длина (FL), см			
	Июнь			Июль
	31–35	36–40	41–45	41–45
Crustacea, в том числе:	80.9	79.7	64.8	4.8
Calanoida	52.1	54.5	42.1	3.6
Euphausiacea	28.6	25.0	22.0	+
Hyperiidia	0.2	0.2	0.6	+
Gammaridea	+	+	0.1	1.2
Tunicata, в том числе:	16.3	14.5	29.8	49.1
Appendicularia	15.8	13.9	28.1	49.0
Salpae (?)	0.5	0.6	1.7	0.1
Polychaeta	1.1	1.8	2.6	7.5
Chaetognatha	1.2	1.6	1.7	0.1
Mollusca, в том числе:	0.4	1.2	1.0	2.2
Pteropoda	0.2	0.7	0.4	0.1
Gastropoda	0.1	0.4	0.4	0.8
Cephalopoda	0.1	0.1	0.2	1.3
Рыба				
молодь	0.1	–	0.1	0.3
икра своего вида	–	–	+	35.4
Прочие объекты	–	1.2	–	0.6
Индекс наполнения желудков, ‰	84.6	46.9	37.6	110.7
Доля пустых желудков, %	1.1	1.4	5.2	4.9
Коэффициент упитанности	1.04	1.11	0.91	0.92
Число рыб, экз.	25	50	25	50

исследований питания терпуга в мае–июне 1995 г. в районе подводного плато, расположенного на подводном хребте Витязь к юго-востоку от о-ва Онекотан, освещены в нескольких работах (Онищик, 1997; Орлов, 1997б; Orlov, 1997). Тем не менее изучение имеющихся в нашем распоряжении материалов по питанию терпуга, собранных в том же районе практически в те же сроки, но годом позже (июнь–июль 1996 г.), показали существенные отличия состава пищи от описанного в указанных выше работах. Описание и анализ обнаруженных различий и составляют предмет настоящего сообщения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали питание северного однопёрого терпуга, выловленного в июне–июле 1996 г. в центральной части поднятия (плато) подводного хребта Витязь к юго-востоку от о-ва Онекотан (тихоокеанские воды центральной части Куриль-

ской гряды), в районе, ограниченном координатами 48°18'–48°26' с.ш. и 154°28'–154°40' в.д., на глубинах 112–143 м. Рыб отбирали из уловов донного трала в период проведения научно-исследовательских и промысловых работ на борту японского траулера “Тора-Мару-58” (рыболовная компания “Мацуда Гёге”, Отару, Япония). У рыб измеряли длину тела по Смитту (FL) и вырезали желудки, которые фиксировали в 10%-ном растворе формальдегида для последующего анализа в камеральных условиях. Всего количественно-весовым методом обработано 150 желудков рыб. Вычисляли индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰), встречаемость пищевых объектов (% питающихся рыб), долю пищевых объектов (% массы пищи) и коэффициент упитанности по Кларк (Методическое пособие ..., 1974). Сходство состава пищи у разных размерных групп оценивали на основании индексов пищевого сходства, которые рассчитывали по формуле (Schoener, 1970): $C_{XY} = 100 - 0.5\sum(|p_X - p_Y|)$, где C_{XY} – индекс пищевого сходства группы X и Y, %; p_X и p_Y – весовая доля конкретного пищевого компонента в рационе группы X и Y, %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика рыб и состава пищи. В июне среди рыб FL 31–35, 36–40 и 41–45 см число ювенильных особей составляло соответственно 20, 13 и 2%; на долю самок пришлось 44, 36 и 63%, самцов – 36, 51 и 35%. С увеличением длины существенно возрастало число зрелых, преднерестовых, нерестовых и повторно-нерестующих особей с гонадами IV, IV–V, V и VI–IV стадий зрелости (т.е. тех, которые участвуют или примут участие в нересте текущего года), в рассматриваемых размерных группах их доля составила соответственно 3, 19 и 65%. В июле в проанализированной выборке рыб (FL 41–45 см) доминировали самки (72%); все самки и самцы находились в преднерестовом и нерестовом состоянии.

Терпуг в исследованном районе питался разнообразно (табл. 1). В июне основу его питания (как по частоте встречаемости, так и по массе) составляли Copepoda, Appendicularia и Euphausiacea. Копеподы (главным образом *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*, *Eucalanus bungii*, *Pareuchaeta japonica*) встречались в пище 87.3% рыб. Их доля у разных размерных групп составляла 42.1–54.5% массы. Аппендикулярии при почти 100%-ной встречаемости (99.3%) вносили 13.9–28.1% в общую массу съеденной пищи. Эвфаузииды (*Thysanoessa inermis*, *Th. inspinata*, *Th. raschii*, *Euphausia pacifica*) обнаружены в питании 62.7% рыб, при этом их доля по массе равнялась 22.0–28.6%. В июле основными компонентами пищи терпуга были аппендикулярии и собственная икра.

Таблица 2. Пищевое сходство разных размерных групп северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monoptygius* в июне–июле 1996 г.

Длина (FL), см (месяц)	31–35 (VI)	36–40 (VI)	41–45 (VI)	41–45 (VII)
31–35 (VI)		В	В	Н
36–40 (VI)	94.4		В	Н
41–45 (VI)	83.4	83.1		С
41–45 (VII)	21.1	20.7	35.4	

Примечание. Над диагональю – степень сходства (В – высокая, 67–100%, С – средняя, 34–66%, Н – низкая, 0–33%), под диагональю – величина индексов.

К обычным пищевым объектам, обнаруженным в желудках более половины исследованных рыб в июне–июле, относятся полихеты (Polychaeta), щетинкочелюстные (Chaetognata) и Pteropoda, хотя их доля в общей массе съеденной пищи была невелика – соответственно 1.1–2.6, 1.2–1.7 и 0.2–0.7%. Брюхоногие (*Margarites* sp.) и головоногие (Cranchiidae и командорский кальмар *Berryteuthis magister*) моллюски, гиперииды (*Parathemisto* sp., *Primno macropa*) и сальпы (?) отмечены в питании более 1/4 проанализированных рыб, составляя от 0.1 до 1.7% массы пищи. Регулярно в желудках встречались личинки Decapoda, гидроидные полипы (Hydrozoa), Caprellidea, молодь рыб (Cottidae, Liparidae и тихоокеанский морской окунь *Sebastes alutus*). Частота встречаемости этих пищевых объектов варировала в пределах 8.7–18.7%, а доля в пищевом коме – 0.1% и менее. Foraminifera, Ostracoda, Isopoda, Actinaria, Mysidacea, Cumacea, Spongia встречались в питании терпуга единично.

Состав пищи рыб разного размера и в разные месяцы. Основу питания рыб всех размерных групп в июне составляли копеподы, эвфаузииды и аппендикулярии (табл. 1). Суммарная доля этих трёх компонентов питания превышала 90% массы. Выявлены незначительные различия состава пищи у особей разных размерных групп: в желудках рыб FL 41–45 см по сравнению с более мелкими несколько выше доля аппендикулярий и полихет, а копепод, наоборот, меньше.

К сожалению, в июле удалось собрать пробы на питание только у рыб FL 41–45 см, в связи с чем мы не имеем возможности сравнить состав пищи рыб разного размера. Тем не менее у рыб FL 41–45 см в июле он существенно отличался от июньского. Основной пищей в этот период были аппендикулярии (49.0 против 28.1% в июне) и собственная икра (35.4% против практического отсутствия); значительно возросла в питании роль полихет как в относительных (7.5 против 2.6%), так и в абсолютных величинах (в среднем на одну рыбу 87 против 809 мг). Причём изменился и качественный состав этой группы. Если в июне терпуг потреблял пелагических полихет *Tomopteris renata*, представителей семейств Alciopidae и, пред-

положительно, пелагического Phyllodocidae, то в июле в его питании доминировали бентосные *Ne-reis* sp., отсутствовавшие в июньских пробах. В июле практически исчезли из питания эвфаузииды (против 22.0% в июне). Доля копепод снизилась на порядок (3.6 против 42.1%). Масса потреблённых веслоногих раков (в среднем на одну рыбу) уменьшилась не столь значительно – с 1416 до 388 мг. В целом в июльском питании терпуга заметно снизилось значение планктонных ракообразных.

Корректный анализ состава пищи рыб разного размера возможен только для июня, когда были проанализированы особи трёх размерных групп. В целом, говоря о потреблении терпугом основных групп пищевых организмов (табл. 1), следует отметить большое сходство состава пищи размерных классов 31–35 и 36–40 см, основу питания которых слагали ракообразные (79.7–80.9%) и оболочники (14.5–16.3%). Состав пищи наиболее крупных рыб (FL 41–45 см) существенно отличался: доля ракообразных была значительно меньше (64.8%), а оболочников, наоборот, больше (29.8%). Анализ состава пищи у особей терпуга разного размера и в разные месяцы (табл. 2) показывает, что в июне у всех размерных групп он различался не сильно, а степень сходства была высокой (83.1–94.4%). В июле состав пищи наиболее крупных особей (FL 41–45 см) существенно отличался от июньского всех размерных групп. Если степень их пищевого сходства с одноразмерными особями была средней (35.4%), то с более мелкими особями – низкой (20.7–21.1%).

Накормленность и упитанность. Накормленность терпуга в июне была в среднем не слишком высокой – 54.0‰ при колебаниях в пределах 37.6–84.6‰. Более интенсивно питались самые мелкие рыбы; среди них число непитавшихся особей было минимальным – 1.1 против 1.4–5.2% у более крупных рыб (табл. 1). Через месяц у рыб FL 41–45 см значение ИНЖ повысилось почти в три раза (110.7‰), а число особей с пустыми желудками осталось практически на июньском уровне (4.9%).

Коэффициент упитанности рыб разного размера различался несущественно и находился в

пределах 0.91–1.11. Наиболее упитанными были самые мелкие особи, упитанность наиболее крупного терпуга от июня к июлю практически не изменилась.

ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика питания. Характерной особенностью питания терпуга в разных районах обитания является потребление преимущественно копепод и эвфаузиид (Золотов, 1975; Золотов, Медведицина, 1978; Yang, 1999; Золотов, Орлов, 2009; Rand et al., 2010), что подтверждают и наши данные. Сведения о том, что в питании терпуга значительна роль аппендикулярий, в литературе единичны. По данным Енга (Yang, 1999), в июле–сентябре 1991 г. в районе Алеутских о-вов доля аппендикулярий в пище терпуга составляла 9.1%. На питание аппендикуляриями молоди терпуга в эпипелагиали Берингова моря указывают Мельников и Ефимкин (2003). Данные о том, что в водах Курильских о-вов аппендикулярии являются одним из основных пищевых компонентов терпуга, до сих пор отсутствовали.

Наши данные по составу пищи терпуга в районе подводного хребта Витязь к юго-востоку от о-ва Онекотан существенно отличаются от полученных ранее в этом районе (Онищик, 1997; Орлов, 1997б; Orlov, 1997; Ким и др., 2003). Согласно данным первых трёх публикаций, основу пищи терпуга в мае–июне 1995 г. здесь составляли (% массы/частота встречаемости) копеподы (25.3/51.4%), Cirripedia (6.5/4.0%), Amphipoda (2.4/0.2%), эвфаузииды (6.4/9.9%) и рыбы (56.5/25.8%). В июне–августе 2001 г. в этом же районе в питании терпуга по частоте встречаемости преобладали гиперииды (59.1%) и копеподы (91.2%) (Ким и др., 2003). Летом 1996 г., по нашим данным, значение копепод в пище было выше почти в два раза, эвфаузиид – более чем в три раза, а доля бокоплавов, гипериид, усоногих раков и рыбной пищи (за исключением икры) была ничтожна. Следует отметить, что гиперииды считаются одним из основных пищевых компонентов в питании терпуга, например, в водах северных Курильских о-вов (Золотов, 1975; Ким и др., 2003) и западной части Берингова моря (Zavolokin et al., 2007).

Важно также заметить, что рыбная пища является важной составляющей рациона терпуга в разных районах его обитания. Расс и Кармовская (1973) указывали, что данный вид потребляет мелкую рыбу – керчаков (Cottidae), стихеев (Stichaeidae), мелких камбал (Pleuronectidae). В районе Алеутских о-вов в его пище присутствуют как хрящевые, так и костистые рыбы: мезопелагические батилаги (Bathylagidae) и светящиеся анчоусы (Mystophidae), бенто-пелагические минтай *Theragra chalcogramma* и макрусусы *Coryphaenoides* sp., донные бельдюговые (Zoarcidae), керчаковые,

стихеевые и камбаловые (Золотов, 1975; Yang, 1999; Rand, Lowe, 2011). В мае–июне 1995 г. в пище терпуга в районе подводного хребта Витязь к юго-востоку от о-ва Онекотан был отмечен целый ряд мезопелагических рыб из семейств Mystophidae, Gonostomatidae, Chauliodontidae и Bathylagidae (Онищик, 1997; Орлов, 1997б; Orlov, 1997), которые в наших пробах отсутствовали. Питание терпуга мезопелагическими рыбами в районе плато объясняют их подъёмом в тёмное время суток из близлежащих желобов, когда они становятся доступными для нагуливающих на нём особей, которые в светлое время суток совершают вертикальные перемещения в толщу воды (Nichol, Somerton, 2002). Отсутствие в наших пробах мезопелагических рыб, вероятнее всего, обусловлено отбором проб в центральной части плато, удалённой от его склонов, в отличие от предыдущих исследований (Онищик, 1997; Орлов, 1997б; Orlov, 1997), в которых терпуга отлавливали на участках, граничащих со склонами рассматриваемого подводного поднятия.

О питании терпуга собственной икрой хорошо известно (Золотов, 1975, 1992; Золотов, Медведицина, 1978; Yang, 1999; Ким и др., 2003; Rand, Lowe, 2011). В целом доля основных компонентов пищи терпуга, к которым относится и собственная икра, может сильно варьировать и составлять на нерестилищах 38.7–71.3% (Золотов, Токранов, 1991). В июле–сентябре 1991 г. в районе Алеутских о-вов на икру в пище терпуга приходилось 5.5% (Yang, 1999), в июне–августе 2001 г. в районе о-вов Парамушир и Шумшу – 0.4% (Ким и др., 2003), в июле 1969 г. в прибрежных водах северных Курильских о-вов – 3% (Золотов, Медведицина, 1978), в августе 1985 г. в прикамчатских водах – 71.3% (Золотов, 1992), в августе 1999 г. в районе подводного плато – 39.4% (Ким и др., 2003). При этом в предшествующих исследованиях (Онищик, 1997; Орлов, 1997б; Orlov, 1997), проведённых в мае–июне 1995 г., в желудках терпуга собственная икра не была обнаружена, как и в наших пробах в июне 1996 г., что объясняется отсутствием нереста рассматриваемого вида в данный период. В июле 1996 г. доля собственной икры в желудках терпуга составила 35.4%, что обусловлено началом его нереста в районе исследований и в целом соответствует полученным Кимом с соавторами (2003) данным для августа 1999 г.

Состав пищи рыб разного размера и в разные месяцы. На существенные изменения состава пищи терпуга в разные годы указывают многие авторы (Золотов, 1975; Золотов, Токранов, 1991; Zavolokin et al., 2007; Rand, Lowe, 2011), что характеризует пластичность его питания и лёгкий переход с одного пищевого компонента на другой в зависимости от состояния кормовой базы. Золотов (1975) указывал, что массовая доля копепод в питании терпуга обычно невелика, но в отдельные

годы он может питаться исключительно веслоногими раками, что подтверждается и нашими данными — в июне 1996 г. они были доминирующим пищевым компонентом терпуга в районе исследований.

Сезонные изменения состава пищи терпуга характерны для большинства районов его обитания. При этом они могут носить противоположный характер. В районе Алеутских о-вов с июня по октябрь 2002 г. в пище терпуга доля кальмаров, копепод и рыб сокращалась, а эвфаузиид и щетинкочелюстных — возрастала, в тот же период 2003 г. наблюдалась практически обратная картина: доля кальмаров, эвфаузиид и рыб возрастала, а копепод и щетинкочелюстных сокращалась (Rand, Lowe, 2011). Золотов и Токранов (1991) обращали внимание на то, что с марта—мая по август—сентябрь в прибрежных водах Камчатки в пище терпуга сокращается доля эвфаузиид и растёт значение водорослей, декапод, амфипод и икры. В районе подводного плато от мая к июню в питании терпуга значение копепод и эвфаузиид сокращалось, а рыб — возрастало (Орлов, 1997б; Orlov, 1997). Похожая тенденция выявлена и нашими исследованиями, показавшими снижение от июня к июлю значения в питании наиболее крупных особей (*FL* 41–45 см) веслоногих раков и эвфаузиид и рост потребления аппендикулярий, полихет и собственной икры.

Данные по изменению состава пищи терпуга по мере увеличения размеров (возраста) приведены в ряде работ. В районе Алеутских о-вов в октябре 2002–2004 гг. рыбы 3–4-летнего возраста питались в основном эвфаузидами, 5–6-летки — собственной икрой, а особи более старшего возраста — рыбой (Rand, Lowe, 2011). В июле—сентябре 1991 г. в этом районе увеличение размеров терпуга сопровождалось ростом потребления эвфаузиид, головоногих моллюсков, рыбы и собственной икры и снижением значения копепод и аппендикулярий (Yang, 1999). Золотов (1992) отмечал в пять раз большие объёмы потребления собственной икры на нерестилищах в августе 1985 г. особями *FL* 38–40 см в сравнении с рыбами *FL* 32–34 см. В районе подводного плато ранее Онищик (1997) указывала, что по мере роста терпуга в его рационе увеличивается доля рыб и бентоса, но снижается значение головоногих, эвфаузиид и копепод. Обнаруженные нами различия состава пищи у рыб разных размеров в целом соответствуют опубликованным ранее сведениям (Онищик, 1997; Yang, 1999) в отношении веслоногих раков, но не подтверждают тенденций, выявленных для Алеутских о-вов Енгом (Yang, 1999) в отношении эвфаузиид и аппендикулярий.

Накормленность и упитанность. Данных по накормленности терпуга в литературе немного. Наибольшая величина ИНЖ для данного вида ха-

рактерна для осени, когда его среднее значение составляло 120‰ (Золотов, 1986). В прикамчатских водах ИНЖ терпуга в среднем составляет 135‰ с марта по май, 123‰ — в июне—июле и 47‰ — в августе—сентябре (Золотов, Токранов, 1991). Весной в прибрежных водах северных Курильских о-вов в преднерестовый период (апрель—май) в разные годы величина ИНЖ варьирует в пределах 59–108‰, достигая 123‰ в июле (доля пустых желудков в этот период 4%) и снижаясь зимой на материковом склоне до 3‰ (Золотов, Медведицына, 1978). В июне 1995 г. в районе подводного плато, по одним данным (Орлов, 1997б), значения ИНЖ у отдельных рыб варьировали в пределах 19.1–139.7 (в среднем 50.3)‰, по другим (Онищик, 1997) — 92.8–213.7 (173.6)‰. Полученные нами данные для июня 1996 г. в целом соответствует уровню апреля—мая 1969 г. для прибрежных вод северных Курильских о-вов (Золотов, Медведицына, 1978) и июня—июля первой половины 1980-х гг. для прикамчатских вод (Золотов, Токранов, 1991). Значительные отличия наших и ранее опубликованных сведений (Орлов, 1997б) от данных Онищик (1997) связаны с тем, что она анализировала пробы на питание, собранные на окраинных участках плато в светлое время суток (с 04:30 до 14:00), когда терпуг активно питается мезопелагическими рыбами. Интенсивность питания (накормленность и доля пустых желудков) терпуга в июле 1996 г. (110.7‰ и 4.9%) в целом соответствуют ранее полученным данным для аналогичного периода из прибрежных вод северных Курильских о-вов (Золотов, Медведицына, 1978) и восточного побережья Камчатки (Золотов, Токранов, 1991).

Золотов (1975) отмечает, что упитанность терпуга в прибрежных районах в апреле характеризуется низкими величинами — среднее значение коэффициента упитанности ($K_{уп.}$) 1.30–1.35. В марте—мае в прибрежных водах северных Курильских о-вов его величины составляли 1.30–1.45 (Золотов, Медведицына, 1978). К концу нереста, в августе, на нерестилищах упитанность самцов снижается до 1.25–1.32 (Золотов, 1992). В июне 1995 г. в районе подводного плато средние значения $K_{уп.}$ составили 1.24 (Орлов, 1997б). В июне 1996 г. упитанность терпуга в районе исследований была заметно ниже (0.91–1.11) в сравнении с ранее опубликованными данными. Основной причиной данных различий может быть состав пищи. В этот период преобладали копеподы и аппендикулярии, считающиеся низкокалорийной пищей, потребление которых является определяющим фактором снижения линейных размеров терпуга в разных районах (Rand et al., 2010). В июле у крупных рыб, несмотря на потребление ими большого количества собственной икры, упитанность не изменилась, вероятно, по причине почти двукратного увеличения потребления аппендикулярий.

По данным Золотова (1992), чёткая зависимость между длиной терпуга и его упитанностью отсутствует: в апреле—мае упитанность мелких рыб по сравнению с крупными ниже, в августе—сентябре — наоборот. Наши исследования показывают, что для июня—июля характерна тенденция, выявленная Золотовым (1992) для летне-осеннего периода, т.е. снижение упитанности с увеличением размеров терпуга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основу пищи северного одноперого терпуга в июне 1996 г. в районе подводного плато, расположенного в тихоокеанских водах центральной части Курильской гряды к юго-востоку от о-ва Онекотан, составляли (по массе в порядке убывания) копеподы, эвфаузииды и аппендикулярии. Месяцем позже состав его пищи существенно изменился: доля копепод и эвфаузиид резко сократилась, а ведущую роль в питании начали играть аппендикулярии, собственная икра и полихеты. Различия наших и опубликованных ранее данных, согласно которым основу пищи в этом районе составляют мезопелагические рыбы, можно объяснить разными местами сбора материалов: на участках, прилегающих к краю плато (в прошлых исследованиях), и в центральной его части (настоящая работа). Анализ собственных и ранее опубликованных данных позволяет сделать вывод о высокой пластичности и отсутствии избирательности питания терпуга, а также о его способности легко переходить с одних пищевых компонентов на другие, быстро приспосабливаясь к изменениям кормовой базы. Выявленные существенно более низкие значения упитанности рыб в сравнении с ранее опубликованными, несмотря на сопоставимые величины индексов наполнения желудков, могут быть обусловлены преимущественным потреблением терпугом низкокалорийной пищи (копепод и аппендикулярий).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В., Соломатов С.Ф., Калчугин П.В. 2003. Об обнаружении северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и окуня-бараменуки *Sebastes baramenuke* в водах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 2. С. 281—282.
- Антонов Н.П., Кловач Н.В., Орлов А.М. и др. 2016. Рыболовство в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2013 г. // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 133—211.
- Дудник Ю.И., Орлов А.М., Ким Сен Ток, Тарасюк С.Н. 1995. Сырьевые ресурсы рыб материкового склона северных Курильских островов // Рыб. хоз-во. № 1. С. 24—28.
- Золотов О.Г. 1975. Некоторые черты биологии и распределение северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) в водах западной части Командоро-Алеутской гряды // Изв. ТИНРО. Т. 98. С. 89—98.
- Золотов О.Г. 1986. Северный одноперый терпуг // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 310—319.
- Золотов О.Г. 1992. Некоторые черты биологии размножения северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в прикамчатских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 6. С. 110—119.
- Золотов О.Г., Медведицына А.В. 1978. Питание одноперого терпуга в прибрежных водах северных Курильских островов // Биология моря. Т. 4. С. 84—86.
- Золотов О.Г., Орлов А.М. 2009. Роль подводных поднятий в структуре ареала северного одноперого терпуга // Рыб. хоз-во. № 6. С. 53—57.
- Золотов О.Г., Токранов А.М. 1991. Особенности питания терпугов и получешуйников в период нереста в верхней сублиторали восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 21. Вып. 1. С. 130—137.
- Ким Сен Ток, Бирюков И.А., Фатыхов Р.И. 2003. Пространственная дифференциация и структура скоплений северного одноперого терпуга в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 2. С. 228—245.
- Мельников И.В., Ефимкин А.Я. 2003. Молодь северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в эпипелагиали глубоководных районов северной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 469—482.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Онищик Н.А. 1997. О питании северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Hexagrammidae) в районе подводного хребта Витязя // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 647—652.
- Орлов А.М. 1997а. Качественная характеристика питания угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* и замечания о ее встречаемости в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Там же. Т. 37. № 1. С. 39—46.
- Орлов А.М. 1997б. О питании северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Там же. Т. 37. № 2. С. 196—201.
- Расс Т.С., Кармовская Э.С. 1973. Северный одноперый терпуг и возможности его акклиматизации // Рыб. хоз-во. № 9. С. 14—15.
- Рутенберг Е.П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 3—100.
- Таранец А. О. 1941. О нахождении морского ленка *Pleurogrammus monopterygius* у северо-восточного Сахалина // Сб. тр. госзоо музея МГУ. Т. 6. С. 306.
- Call K.A., Ream R.R. 2012. Prey selection of subadult male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and evidence of dietary niche overlap with adult females during the breeding season // Mar. Mam. Sci. V. 28. № 1. P. 1—15.
- Geiger G.L., Atkinson S., Waite J.N. et al. 2013. A new method to evaluate the nutritional composition of marine mammal diets from scats applied to harbor seals in the Gulf of Alaska // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 449. P. 118—128.
- Hobson K.A., Sease J.L., Merrick R.L., Piatt J.F. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon // Mar. Mam. Sci. V. 13. № 1. P. 114—132.

- Kurle C.M., Worthy A.J.* 2001. Stable isotope assessment of temporal and geographic differences in feeding ecology of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their prey // *Oecologia*. V. 126. № 2. P. 254–265.
- Lauth R.L., McEntire S.W., Zenger H.H., Jr.* 2007. Geographic distribution, depth range, and description of Atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius* nesting habitat in Alaska // *Alaska Fish. Res. Bull.* V. 12. № 2. P. 165–186.
- McDermott S.F., Fritz L.W., Haist V.* 2005. Estimating movement and abundance of Atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*) with tag–release–recapture data // *Fish. Oceanog.* V. 14. Suppl. 1. P. 113–130.
- Merrick R.L.* 1997. Current and historical roles of apex predators in the Bering Sea ecosystem // *J. Nortw. Atl. Fish. Sci.* V. 22. P. 343–355.
- Merrick R.L., Chumbley M.K., Byrd G.V.* 1997. Diet diversity of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) and their population decline in Alaska: a potential relationship // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 54. P. 1342–1348.
- Nichol D.G., Somerton D.A.* 2002. Diurnal vertical migration of the Atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius* as shown by archival tags // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 239. P. 193–207.
- Orlov A.M.* 1997. Mesopelagic fishes as prey of Atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*, Hexagrammidae, Scorpaeniformes) off the northern Kuril Islands // *Forage fishes in marine ecosystems. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-97-01.* Fairbanks: Univ. Alaska. P. 323–335.
- Orlov A.M.* 1998. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // *Alaska Fish. Res. Bull.* V. 5. № 1. P. 1–17.
- Rand K.M., Lowe S.A.* 2011. Defining essential fish habitat for Atka mackerel with respect to feeding within and adjacent to Aleutian Islands trawl exclusion zones // *Mar. Coastal Fish.* V. 3. P. 21–31.
- Rand K.M., Beauchamp D.A., Lowe S.A.* 2010. Longitudinal growth and influence of diet quality on Atka mackerel of the Aleutian Islands, Alaska: using a bioenergetics model to explore underlying mechanisms // *Ibid.* V. 2. P. 362–374.
- Schoener T.W.* 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats // *Ecology*. V. 51. P. 408–418.
- Waite J.N., Burkanov V.N.* 2006. Steller sea lion feeding habits in the Russian Far East, 2000–2003 // *Sea Lions in the World. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-06-01.* Fairbanks: Univ. Alaska. P. 1–12.
- Waite J.N., Burkanov V.N., Andrews R.D.* 2012. Prey competition between sympatric Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) and northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) on Lovushki Island, Russia // *Can. J. Zool.* V. 90. P. 110–127.
- Yang M.-S.* 1999. The trophic role of Atka mackerel, *Pleurogrammus monopterygius*, in the Aleutian Islands area // *Fish. Bull.* V. 97. № 4. P. 1047–1057.
- Yang M.-S.* 2007. Food habits and diet overlap of seven skate species in the Aleutian Islands // *NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-177.* 46 p.
- Zavolokin A.V., Efimkin A.Ya., Slabinskiy A.M., Kosenok N.S.* 2007. Food supply and trophic relationships of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) and Atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*) in the western Bering Sea in fall 2002–2004 // *N. Pacif. Anadromous Fish. Comm. Bull.* № 4. P. 127–131.