

КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
Мурманский морской биологический институт

Министерство промышленности, науки и технологий  
Российской Федерации

---

**ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ  
В ЕВРОПЕЙСКИХ МОРЯХ  
РОССИИ**

---

Сборник научных трудов

Апатиты  
2000

Печатается по постановлению  
Президиума Кольского научного центра Российской академии наук

УДК 591.152 (261.24–268.81)

Сборник научных трудов  
**ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ЕВРОПЕЙСКИХ МОРЯХ РОССИИ**

- Апатиты: изд. Кольского научного центра РАН, 2000. - 312 с.

В сборник вошли статьи, посвященные различным аспектам биологии видов-вселенцев в европейских морях России: Каспийском, Черном, Азовском, Белом и Баренцевом. Рассматривается расселение видов в процессе эволюции и в результате климатических изменений, искусственная интродукция гидробионтов и ее результаты, влияние видов-вселенцев на функционирование морских экосистем, особенности биологии интродуцированных видов в местах расселения.

Сборник рассчитан на гидробиологов, экологов, специалистов рыбного хозяйства и в области охраны природы.

Редколлегия

академик РАН Г.Г.Матишов (отв. редактор)  
д.г.н. В.В.Денисов, к.б.н. А.Д.Чинарина,  
к.м.н. В.С.Зензеров, к.б.н. Е.Г.Берестовский

Рецензенты:

О.В.Карамушко, Е.Г.Митина

© Коллектив авторов. 2000  
© Мурманский морской биологический институт  
КНЦ РАН. 2000  
© Кольский научный центр РАН. 2000

Шмидт П. Ю. Рыбы Охотского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 411 с.

Smith G. R., Stearley R. F. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts // Fisheries. 1989. V.14, № 1. P.4–10.

Т. С. Расс<sup>1</sup>, Н. Г. Журавлева<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П. П. Шишова РАН, г. Москва

<sup>2</sup>Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН,  
г. Мурманск

## ПРОБЛЕМЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ СЕВЕРНОГО ОДНОПЕРОГО ТЕРПУГА *PLEUROGRAMMUS MONOPTERYGIUS* (PALLAS) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

### Баренцево море и особенности его ихтиофауны

Баренцево море представляет большой интерес в отношении его ихтиофауны и практического ее использования.

В ихтиофауне Баренцева моря насчитывается сейчас около 150 видов рыб, из которых постоянно встречаются в его водах 100–104 вида (Андрияшев, 1954; Расс, 1965; FNAME 1984–1986; Чернова, 1988). В составе ихтиофауны выделяются различные экологические и биогеографические группы: 55 постоянно встречающихся видов северно-бореальные и бореальные; 33 собственно арктические, 4–5 субарктические, 11 нижне-арктические.

Промысловое значение имеют примерно 35 видов, они и образуют промыслово-географический комплекс Баренцева моря (Расс, 1990), 17 из них принадлежат к северно-бореальной группе, в которую входят важнейшие промысловые рыбы: треска (*Gadus morhua*), пикша (*Melanogrammus aeglefinus*) и сайда (*Pollachius virens*) из тресковых, морская камбала (*Pleuronectes platessa*), палтус (*Hippoglossus hippoglossus*) и другие из камбаловых, морские окуни (*Sebastes* spp.), полосатая зубатка (*Anarhichas lupus*), сельдь (*Clupea harengus*), лососи (*Salmo* spp.) и др. Нерест морских видов этой группы происходит в основном в умеренных водах у берегов Норвегии, а в Баренцево море вносятся личинки и молодь. Численность

представителей северно-бореальной группы, заходящих в Баренцево море и здесь промышляемых, связана с температурным режимом и колебаниями напряженности Нордкапской ветви Северо-Атлантического течения. Она повышается в теплые годы и уменьшается в холодные. Будучи прямо связанными с распространением атлантических вод по акватории Баренцева моря, виды этой группы не используют полностью кормовые ресурсы водоема.

Холодноводные ледовитоморско-арктические виды распространены на севере, северо-востоке и востоке Баренцева моря. Большинство из них не формируют стай, это мелкие непромысловые виды бельдюговых (Zoarcidae), рогатковых (Cottidae), липаровых (Liparididae), лумпенных (Lumpenidae). Только три вида этой группы: черный палтус (*Reinhardtius hippoglossoides*), сайка (*Boreogadus saida*), полярная акула (*Somniosus microcephalus*) – имеют промысловое значение. Они не достигают, однако, значительной численности.

Область обитания нижнеарктической группы видов ограничена водами вокруг п-ова Канин и о. Колгуев, распресняемыми стоком рек (главным образом Индиги и Печоры). В состав этой группы входят 11 видов, не имеющих большой численности: малоизвестная сельдь (*Clupea pallasii suworowi*), анадромные лососевые и сиговые (5 видов из сем. Salmonidae и Coregonidae), корюшки (*Osmerus* spp.), навага (*Eleginus navaga*), полярная камбала (*Liopsetta glacialis*).

Группу субарктических (частично арктическо-бореальных) видов образуют широко распространенные в Баренцевом море 4 вида: звездчатый скат (*Raja radiata*), мойва (*Mallotus villosus*), пятнистая зубатка (*Anarhichas minor*), камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*). Они хорошо адаптированы к диапазону температур основных баренцевоморских фронтальных зон, используют кормовые ресурсы умеренно холодных и холодных вод и достигают здесь большой численности. Малое число субарктических видов рыб не соответствует особо благоприятным условиям жизни здесь именно для этой экологической группы и объясняется историей формирования ихтиофауны Баренцева моря.

Фауна Баренцева моря формировалась преимущественно за счет элементов ранее развившейся фауны Тихого океана, распространявшихся вдоль северных берегов Азии и Америки в периоды плиоценового (доледникового) и литоринового (последледникового) потеплений. Миграции собственно арктических видов шли в основном через прибрежные воды арктической Америки, а более эвригалинных нижнеарктических видов – преимущественно вдоль азиатских берегов (Андряшев, 1944). В водах, переходных между арктическими и бореальными, развивалась собственно субарктическая ихтиофауна, значительно богаче представленная в морях

Тихого океана. Так, в Беринговом море, по данным А. П. Андрияшева (1935, 1937), В. В. Федорова (1973), обитает не менее 30 субарктических видов, к которым добавляется еще несколько видов, населяющих воды восточной Камчатки и Британской Колумбии. Имеются группы близких видов и целые семейства, отсутствующие в морях Атлантического океана (Шмидт, 1950). Таковы, например, имеющие промысловое значение терпуговые (Hexagrammidae), и волосозубые (Trichodontidae), полчешуйные бычки-рогатки и некоторые виды преимущественно арктических подсемейств рогаток (Hemilepidotinae, Gymnacanthinae, Hemitripterae), двухлинейные камбалы (*Lepidopsetta* spp.) и др.

Сравнительный анализ состава бедной субарктической ихтиофауны Баренцева моря и северных вод Тихого океана указывает на возможность расширения видового разнообразия Баренцева моря за счет интродукции и акклиматизации некоторых ценных тихоокеанских представителей этой группы.

Вселение и акклиматизация (натурализация) чужеродного организма в новом для него водоеме является проблемой как биогеографической, так и экологической. Возможность его внедрения в качестве компонента в состав новой для него биоты определяется, прежде всего, достаточным соответствием климатических характеристик водоема-реципиента такому водоему-донору, при условии наличия в новом водоеме соответствующей незанятой экологической ниши, необходимой для осуществления его нормальной жизнедеятельности. Такое соответствие принципиально важно для наиболее стенобионтных, наиболее лабильных периодов жизненного цикла, момента нереста и ранних фаз развития.

Для решения вопроса о целесообразности интродукции в водоем не представленного в нем вида необходимо детально проанализировать аутоэкологические и синэкологические характеристики обитания и размножения данного вида в его естественном ареале. С учетом изложенного были организованы и проведены соответствующие экспедиционные, экспериментальные, эмбриологические и технические исследования в дальневосточных морях и на Мурмане (Горбунова, 1962; Шиганова и др., 1984).

Особое внимание в этой связи было уделено одноперому терпугу, являющемуся наиболее интересным и перспективным объектом (Журавлева, 1984; Расс и др., 1985а,б; Журавлева, Расс, 1990). Одноперый терпуг – типичный субарктический умеренно холодноводный вид, приспособленный к жизни в условиях значительных изменений температуры воды. В составе ихтиофауны Баренцева моря отсутствуют формы, сходные с терпугом по биологии. Экологическая ниша для терпуга в Баренцевом море свободна (Расс, 1958, 1962, 1965). Этот вид, обитающий в даль-

невосточных морях на стыке умеренных и холодных вод и в районах зимнего ледостава, может найти в Баренцевом море подходящие для жизни условия у берегов Восточного Мурмана и в прилежащих переходных субарктических водах. Терпуг был рекомендован (Расс, 1958) в качестве объекта акклиматизации в Баренцевом море, и поэтому сведения о биологии в нативном ареале крайне важны для обоснования целесообразности его акклиматизации.

### **Систематическое положение, географическое распространение и особенности биологии северного одноперого терпуга**

Северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) принадлежит к семейству терпуговых (Hexagrammidae) отряда скорпенообразных Scorpaeniformes. Терпуговые рыбы – чисто тихоокеанское семейство, представители которого отсутствуют в бассейне Атлантического океана (Рутенберг, 1954, 1962). Они обитают в холодных и умеренных водах окраинных морей и прибрежных зон Тихого океана от Восточно-Китайского моря на западе и Калифорнии на востоке до Берингова пролива на севере, не заходя в воды Северного Ледовитого океана.

Характер распространения позволяет заключить, что эволюционно семейство терпуговых сформировалось у северо-восточных берегов Тихого океана, где представлены все его 5 подсемейств (Рутенберг, 1962). Расширение ареала распространения в западном направлении дало вспышку видообразования в пределах семейства у северо-западных берегов Тихого океана. Именно здесь его представители достигают наибольшей численности. Для северной части Тихого океана характерна огромная изменчивость населяющих ее форм. Это связывают с имеющимся там очагом или очагами усиленного видообразования и считают, что эти процессы происходят и в настоящее время (Дьяконов, 1945).

Северный одноперый терпуг обитает в восточных водах Камчатки и в южной части Берингова моря: у мыса Пирамидного, в Авачинском, Кроноцком и Олюторском заливах, далее на север до бухты Провидения на Чукотке, а также у берегов юго-западной Камчатки в Охотском море (Рутенберг, 1955а,б). Многочисленные скопления отмечены у Командорских и западных Алеутских островов (острова Атту, Атка, Киска, Канага, Танага, Амчитка). Реже вид встречается в восточной части Берингова моря: у о. Уналашки, Шумагинских островов и у самой западной оконечности п-ова Аляски, у Прибыловых островов (Рутенберг, 1962). Терпуг обилен в заливе Аляска (Борец, 1973), но на востоке к югу от Аляски до Калифорнии – очень редок (Eschmeyer, Herald, 1983). В пределах ареала

выделяются три зоны высокой концентрации терпуга: Курило-Камчатская зона (с центром у о. Парамушир), акватория у западной группы Алеутских островов и залив Аляска (Золотов, 1984).

**Морфологические особенности терпуга.** Представители рода *Pleurogrammus* являются полупелагическими, многопозвоноковыми видами семейства, обладающими характерным для быстроплавающих пелагических рыб стройным телом и сильным вильчатым хвостом. Сложная сеть каналов боковой линии, длинные непарные плавники, надглазничные мочки и ктеноидная чешуя унаследованы ими от предков, обитавших в прибрежной зоне (Рутенберг, 1962). Тело одноперого терпуга стройное, удлинненное, несколько сжатое с боков; спинной плавник один, длинный, сплошной; голова заостренная, без шипов и выступающих костных гребней. Зубы имеются на челюстях, сошнике и в глотке. В спинном плавнике 47–51 жестких лучей, в анальном 24–30 лучей, в грудном 23–26 лучей. Брюшные плавники сдвинуты к заднему концу тела и располагаются заметно дальше оснований грудных плавников. Чешуя у терпуга мелкая, ктеноидная, частично покрывает голову. Позвонок 59–61; боковых линий 5, во второй из них, основной, 143–162 поры. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге 22–26. У заднего края глаза вверху расположены короткие кожистые мочки. Нижняя часть головы, рыло, челюсти, подглазничный район и полоска по заднему краю предкрышки голые. Боковые линии сильно различаются по длине, формируют анастомозы, дополнительные ветки и перемычки.

Особенности строения органов пищеварения обусловлены характером питания. Желудок мешковидный, кардиальная часть короткая. Кишечник занимает около 3/4 всей длины тела. Яичники – парные, имеют широкий общий яйцевод. Плавательного пузыря нет (Рутенберг, 1962). У одноперого терпуга хорошо развито зрение и координация движений, слабо – обоняние и осязание.

Два близких вида из рода *Pleurogrammus* имеют совершенно разную окраску. У северного одноперого терпуга (*P. monopterygius*) на боках имеется пять широких темных поперечных полос такого же цвета, как спина. Ширина этих полос и интенсивность их окраски значительно варьируют; встречаются особи, имеющие грязновато-серый цвет с нерезкими поперечными полосами. Окраска самцов большую часть года бледная, однако, во время нереста они окрашены в очень яркие тона и полосы на их теле становятся хорошо различимыми. Промежутки между темными полосами окрашены в тона от золотисто-желтого до красновато-оранжевого, соломенного и лимонно-желтого с медным отливом. Жаберная перепонка светло-желтого цвета с сероватым оттенком по внешнему

краю. Спинной плавник светлый, желтовато-серый, с очень узкой черной каймой по краю. У южного вида (*P. azotus*) окраска однотонная, спина темная, бока и брюхо серовато-белые (Рутенберг, 1932, 1962). Снулая рыба быстро теряет характерную окраску.

**Экология в пределах нативного ареала.** Взрослые особи терпуга держатся в естественных местообитаниях вблизи скалистых берегов, заросших водорослями, в водах материковой отмели (до глубин порядка 150–200 м), в редких случаях встречаются на глубине 400 м. Область их распространения охватывает весь шельф и верхнюю часть материкового склона с нижней границей по 500-метровой изобате (Золотов, 1984). Взрослый терпуг – типичный представитель сублиторального ихтиоценоза. Места обитания молоди и половозрелых рыб существенно различаются. Молодь терпуга выносятся течениями в открытое море, где держится в пелагиали. Впоследствии она мигрирует к берегам и переходит к придонному образу жизни при достижении длины около 20 см. Взрослые особи зимуют недалеко от берегов, обычно на глубине от нескольких десятков до 100–150 м. Отмечены суточные вертикальные миграции. Взрослый терпуг днем обычно держится в пелагиали, а ночью опускается на дно. Сезонные миграции связаны с откормом и нерестом: весенняя миграция является кормовой, а осенью терпуг подходит к берегам на нерест. Весной, в марте–мае, стаи терпуга направляются с мест зимовки к берегу для откорма. Летом и осенью (с июня–июля по октябрь–ноябрь) плотные скопления терпуга подходят к берегам на нерестилища, расположенные на глубине от 3–5 до 15 м.

**Условия нереста и рост молоди.** Терпугу свойственна значительная эвритермность. Половозрелые рыбы в Курило-Камчатском районе встречаются в водах с температурой от  $-0.7$  до  $12$  °С. Молодь встречается при температуре от  $-1$  до  $16$  °С (Золотов, 1984). Наблюдается выраженная зависимость сезонного распределения терпуга от температуры. Наибольшие уловы терпуга приурочены к водам с температурой  $0.5$ – $1.0$  °С, где отмечаются его наиболее плотные промысловые скопления. Массовые скопления терпуга обнаруживаются весной в присваловой части шельфа (Золотов, 1984).

Терпуг мигрирует к берегу по мере прогревания мелководных районов. Летом, в нерестовый период, терпуг держится в нижних горизонтах хорошо прогретых прибрежных вод. В течение нерестового сезона температура воды на нерестилищах понижается с  $15$ – $17$  до  $7$ – $9$  °С. Личинки терпуга вылупляются из икры, когда температура воды понижается до  $3$  °С. Система течений обеспечивает относ. личинок от замерзающих прибрежных вод в открытое море и облегчает обратную миграцию подрас-



тающих мальков к берегам (Расс, 1962). По окончании нереста стада терпуга рассеиваются на шельфе. Зимуют взрослые особи на горизонтах, занятых теплыми водными массами (Золотов, 1984).

В прибрежные воды терпуг, как указывалось, мигрирует для нереста. По наблюдениям М. Ф. Вернидуб (цит. по: Андрияшев, 1937), во время нереста (в июне) в Олюторском заливе за 1 ч траления вылавливали свыше 1 т одноперого терпуга. А. П. Андрияшев (1935) сообщает, что во время нереста в июле за 1 ч траления с глубины 50 м отлавливалось до 300 экз. терпуга размером до 50 см. У мыса Пирамидного, южнее Авачинского залива, терпуга добывали в июле оттертралом с глубины 96 м (температура у дна 0.2 °С) (Андрияшев, 1937). В Авачинском и Кроноцком заливах терпуг нерестится у самого берега. В этот период он в изобилии встречается у Командорских островов, в проливе между островами Беринга и Топорков. В начале июня терпуг мигрирует к о. Атка с юго-запада, со стороны Тихого океана. Первыми на нерестилищах оказываются крупные самцы в ярком брачном наряде, спустя несколько дней появляются самки и неполовозрелые самцы (Рутенберг, 1962). Нерест происходит на глубине 5 м, на каменистом грунте в проливе между островами Атка и Амлия, на очень сильном течении. Период нереста продолжительный – с середины июня до 15–20 июля. Терпуг держится в это время на глубине от 5 до 75 м, икра откладывается на водоросли. После нереста, в августе, терпуг мигрирует обратно в открытый океан (Turner, 1886). К острову Атту в наибольшем количестве терпуг подходит к 10 мая, и встречается здесь в изобилии в начале июня на глубине 3–15 м. В конце июля–начале августа отнерестившаяся рыба отходит от берегов.

В июне у тихоокеанских берегов северных Курильских островов отмечены мальки размерами 22.1–37.9 мм (Горбунова, 1962). В Камчатском заливе в конце сентября молодь имела длину 53–54 мм (Андрияшев, 1954). Годовичок в возрасте 1+ длиной около 5 см был встречен в октябре у о. Атту (Turner, 1886).

В дальневосточных морях предличинки терпуга выносятся течениями из прибрежной зоны в открытое море на расстояние до 200–500 миль от берега (Расс, 1958, 1962; Горбунова, 1962). Будучи хорошо приспособленной к пелагическому образу жизни, молодь проводит в открытом море всю зиму, обитая в подповерхностном слое воды. Прибрежные воды в это время покрыты льдом. Таким образом, в жизненном цикле терпуга имеется зимняя океаническая личиночная фаза. Мальки терпуга также первоначально ведут пелагический образ жизни в открытом море (Расс, 1961).

Питается молодь терпуга планктоном (Сафронов, Золотов, 1980). В дальневосточных морях большое количество личинок встречается у восточного побережья Камчатки, в южной части Берингова моря,

у Командорских островов, а также в северо-западных водах Тихого океана (Горбунова, 1962). Личинки терпуга, по-видимому, совершают суточные миграции. В ночное время они мигрируют к поверхности, а в дневное время держатся, как правило, на глубине от 2 до 30 м.

На первом году жизни личинки достигают следующей длины, мм: в сентябре – 10.0–10.5, в декабре – 12.0–46.5, в июле – 25.5–73.1 (Горбунова, 1962). В возрасте около года мальки имеют длину 60–70 мм, в возрасте двух лет – до 20 см. С двухлетнего возраста терпуг держится вблизи берегов, не выходя далеко в открытую часть моря.

**Возрастная и размерная структура популяции.** Средняя продолжительность жизни терпуга составляет 11 лет. Половой зрелости особи достигают на третьем–четвертом году жизни (Горбунова, 1962). В районе западных Алеутских островов, как и в прикамчатских водах, терпуг становится половозрелым в основном в возрасте 5 лет (Золотов, 1975а,б). Сроки массового созревания варьируют от 4 до 5 лет в зависимости от темпа роста и численности разных поколений (Золотов, 1984). Нерестовое стадо терпуга состоит из особей в возрасте 3–11 лет, преобладают шести- и семилетки (Горбунова, 1962). В 1969–1978 годах основу уловов составляли особи в возрасте от 2 до 10 лет, причем доля 4–6-летних особей превышала 80 % (Золотов, 1984). Численность молодых рыб невелика, двухлетки встречались в уловах не каждый год (Золотов, 1981б, 1984).

Взрослые особи достигают длины 49–50 см (в среднем 38–44 см) и массы 1–1.8 кг (Рутенберг, 1955а, 1962; Горбунова, 1962). Средний размер в разные годы варьирует в диапазоне от 32.5 до 35.8 см в зависимости от интенсивности пополнения популяции (Золотов, 1984). Темпы линейного роста быстро увеличиваются в первые 2 года жизни, далее постепенно снижаясь. К концу первого года жизни терпуг достигает длины 13–15 см, к концу второго – 21 см, начиная с третьего года, приросты снижаются до 5–6 см в год. По другим данным (Горбунова, 1962), к концу первого года жизни терпуг достигает 9–14 см длины (в среднем 11.65 см), к концу второго года – 18.5 см (Горбунова, 1962). Наибольшие годовые приросты отмечаются на 5–8-м годах жизни. В возрасте, близком к предельному, годовые приросты снижаются до 1.5–2 см (Золотов, 1984). У взрослых самок темпы роста выше, чем у самцов. Длина одновозрастных рыб в разных поколениях заметно варьирует, причем ускоренный рост отмечается в бедных поколениях.

**Питание.** Одноперый терпуг – планктофаг. Основу его рациона в течение всего года составляют организмы макропланктона – эвфаузииды. Частичный переход на питание бентосными или нектонными организмами наблюдается при их доступности и обилии летом, а зимой из-за уменьшения запасов кормового зоопланктона. Таким образом, у терпуга

может встречаться вынужденное смешанное питание с преобладанием в рационе планктонных компонентов (калянус, эвфаузиевые) (Золотов, 1984).

Личинки терпуга питаются мелкими ракообразными, молодь длиной 10 см – преимущественно копеподами. При длине более 10 см основу питания, наряду с копеподами, составляют личинки краба, мизиды и мелкая рыба. Пищевой спектр молоди терпуга длиной 17–22 см довольно однообразен: в Охотском море – планктонные ракообразные (в основном эвфаузииды).

Весной в преднерестовых скоплениях терпуг питается наиболее интенсивно, потребляя исключительно эвфаузиид (до 100 % состава пищевого комка). В июле–сентябре они замещаются частично или полностью бентосными либо нектонными организмами. Летом в пище терпуга резко снижается значение макропланктона и возрастает роль бентоса. Интенсивность питания взрослых особей достигает максимальных значений летом (Золотов, Медведицына, 1978; Золотов, 1984). Зимой на материковом склоне встречается большой процент непитающихся рыб, а также рыб, в желудках которых присутствует малокалорийная случайная пища.

**Половое созревание, плодовитость и половой диморфизм.** Одноперый терпуг может достигать половой зрелости при длине 29–30 см, но массовое созревание наблюдается только при длине 32–34 см, у представителей богатых поколений половая зрелость достигается, как правило, в пятилетнем возрасте. В неурожайных поколениях массовое созревание происходит на четвертом году жизни (Золотов, 1984).

Для одноперого терпуга характерны непрерывный тип созревания ооцитов и порционное икротетание. В течение нерестового сезона терпуг выметывает три порции икры. Суммарная индивидуальная плодовитость составляет в среднем 31.8 тыс. икринок. В первой порции выметывается от 3.50 до 13.14, в среднем – 6.9 тыс. икринок (Золотов, 1984). Средняя плодовитость самки составляет около 10.0 тыс. икринок, с увеличением длины, массы и возраста количество икры в ястыках увеличивается (Полутов, 1960). По данным А. В. Медведицыной (1962), средняя плодовитость терпуга – около 9 тыс. икринок (4.5–20 тыс. шт.).

Для северного одноперого терпуга свойствен половой диморфизм (Полутов, 1960; Медведицына, 1962; Медников, 1962; Рутенберг, 1962). Хотя существенных различий между самками и самцами по меристическим признакам не обнаруживается, по морфометрическим признакам половой диморфизм проявляется достаточно четко (Золотов, 1981a). Самки обладают более прогонистым телом, плавниками меньших размеров и менее крупной головой.

**Размножение.** Преднерестовый период длится с конца марта до середины июня, когда окончательно созревают половые продукты и терпуг мигрирует на нерест в прибрежную зону. Массовое появление терпуга у юго-восточных берегов Камчатки в летнее время связано с нерестом, и подавляющее большинство рыб имеет зрелые половые продукты (Полутов, 1960).

В прибрежных водах островов Парамушир и Онекотан нерест терпуга продолжается с середины июня до середины сентября и протекает в узкой прибрежной полосе с глубиной 5–30 м, каменистыми грунтами и сильными течениями (Орлов, Поликашин, 1962). Нерест терпуга у островов Командорско-Алеутской гряды начинается несколько раньше, чем у Северных Курил и Восточной Камчатки. По наблюдениям Н. Н. Горбуновой (1959, 1962), нерест терпуга происходит у берегов Камчатки в июне–августе, в Приморье – в августе–октябре.

Одноперый терпуг – рыба летне-осеннего нереста. В течение нерестового сезона температура воды на нерестилищах понижается с 15–17 до 7–9 °С. По данным Н. Н. Горбуновой (1962), размножение терпуга происходит при температуре воды 4–10 °С.

Нерестовые миграции у юго-восточных берегов Камчатки отмечены в летние месяцы. В июне гонады большинства особей незрелые, а в июле основная масса рыб готова к нересту: гонады самок находятся на IV и V стадиях зрелости. Массовый нерест происходит в июле, причем к концу месяца отнерестившиеся особи составляют 30 % улова (Медведицына, 1962). Терпуг выметывает три–четыре порции икры с интервалом между выметом каждой порции 5–7 дней (Горбунова, 1962). По данным Н. Н. Горбуновой (1962), во время нереста в яичнике самок различаются три размерные группы икринок. В первой группе – крупные икринки диаметром 2.2–2.7 мм, составляющие готовую к вымету порцию и легко вытекающие при легком надавливании на брюшко самки. Вторую группу составляет икра размером от 0.8 до 2.0 мм, из которой будут формироваться две–три порции зрелой икры, предназначенные для вымета в текущий нерестовый сезон. Третью группу составляет икра генерации будущего года размером от 0.2 до 0.8 мм.

Икра откладывается в местах сильных придонных течений, как правило, вблизи мысов, на глубине от 3 до 18 м на каменистом грунте, в щели между камнями. Во время нереста самцы терпуга держатся у дна, приобретают защитную окраску и охраняют отложенную самками икру. В расщелинах скал в одном гнезде может насчитываться до 20 кладок. В этот период самцы приобретают яркую оранжево-золотистую окраску. Они остаются на нерестилищах до окончания нереста и охраняют кладки до вылупления личинок (Горбунова, 1959). Кладки икры приобретают форму полостей субстрата, в которые они отложены, и таким образом

прочно удерживаются на нем. Масса кладок составляет в среднем 50 г, количество икринок в кладке достигает 12 тыс. (в среднем 6–7 тыс. шт.). Икра на нерестилищах распределяется неравномерно. Цвет кладок варьирует от светло-коричневого до красновато-коричневого, иногда кладки имеют темно-зеленый оттенок. Окраска кладки отличается от окраски овариальной икры, имеющей очень нежные тона розового, зеленого или голубого цвета. Отдельные икринки имеют золотисто-коричневый оттенок. Выметанные и оплодотворенные икринки набухают, слипаются с сохранением между ними свободного пространства, благодаря чему кладка оказывается пористой. Поступающая в поры кладки вода постоянно аэрирует икру.

Диаметр развивающихся икринок варьирует от 2.5 до 2.79 мм; перивителлиновое пространство узкое, не более 0.1–0.11 мм. Желточный мешок у эмбрионов большой, содержит много жировых капель. Оболочка икринок толстая, плотная, коричневого цвета, толщиной 0.08–0.1 мм (Горбунова, 1962).

**Влияние абиотических факторов на эмбриогенез.** Развитие северного одноперого терпуга детально исследовано и описано Н. Н. Горбуновой (1962). Ею проведены также экспериментальные работы по экологии и физиологии развивающейся икры, изучено влияние на развитие икры температуры, солености и света, определена продолжительность инкубационного периода (40–45 сут.).

Установлено, что кратковременное понижение температуры до 0 °С не вызывает гибели эмбрионов, а лишь замедляет темпы развития. Снижение температуры в период инкубации ниже 3 °С неблагоприятно для развития икры, а температура от 0 до 2 °С вызывает ненормальное, уродливое развитие эмбрионов. Икра терпуга выдерживает временное повышение температуры до 16–17 °С, однако, даже кратковременное воздействие более высокой температуры губительно для икры. Показано, что она толерантна к пониженной солености (20–22 ‰), и развитие эмбрионов не прерывается даже при солености 16 ‰. Сильная освещенность влияет негативно на развитие икры и вызывает ее гибель. Темпы развития эмбрионов ускоряются при инкубации икры в затемненных условиях и замедляются в условиях повышенной освещенности. Выяснено также, что икра терпуга весьма чувствительна к механическому воздействию.

При средней температуре 13 °С, спустя 7 ч после осеменения, на анимальном полюсе уже сформированы 4 бластомера. Через сутки после начала инкубации искусственно осемененной икры отмечается стадия бластулы. Диаметр зародышевого диска составляет 1.21 мм. На вторые сутки формируется эпителиальная бластула и начинается обрастание желтка бластодермой.

Этап гастрюляции длится 3–4 сут. в зависимости от температуры воды. Спустя 7 сут. формируется эмбрион, имеющий ширину тела 0.125–0.15 мм и ширину головы 0.16 мм. У него развиты глазные бокалы, хорошо видны хрусталики глаз, закладывается 5–6 сомитов.

У эмбриона в возрасте 8 сут. ширина головы достигает 0.33 мм, диаметр глаза – 0.22 мм, слуховые капсулы вполне развиты. В желточном мешке диаметр скопления жировых капель составляет 1.1 мм. В возрасте 9 сут. длина эмбриона составляет 1/4 окружности желтка, ширина тела – 0.2 мм, ширина головы – 0.4 мм, в теле насчитывается 10–12 сомитов. В возрасте 10 сут. от желточного мешка обособляется и начинает удлиняться хвостовой отдел эмбриона. Головной отдел увеличивается в размерах, ширина головы достигает 0.5 мм. В возрасте 14 сут. тело эмбриона занимает почти 1/2 окружности желтка. Вдоль спины эмбриона появляются первые меланофоры. Ширина тела эмбриона составляет 0.2 мм, в области слуховых капсул – 0.4 мм, ширина головы – 0.715 мм, диаметр глаза – 0.3–0.4 мм, межглазничное расстояние – 0.22 мм.

В возрасте 16 сут. длина эмбриона превышает половину длины окружности желтка, ширина головы в области глаз достигает 0.8 мм, диаметр желтка – 1.9–2.2 мм, диаметр слуховой капсулы – 0.2 мм, диаметр глаза – 0.55 мм. Хорошо различима плавниковая кайма. В возрасте 17–20 суток длина эмбриона составляет более половины окружности желтка, диаметр желточного мешка – 1.98 мм, жировые капли в желтке сливаются и укрупняются. Диаметр глаза равен 0.55 мм, глаза пигментированы.

Перед вылуплением толстая и плотная оболочка икры в месте контакта с железами вылупления на голове истончается и разрывается энергичными движениями эмбриона. Выход предличинок из одной кладки может затянуться от нескольких часов до одних–двух суток. Средняя температура воды, при которой проводилась инкубация искусственно осемененной икры, намного превышала естественную температуру на нерестилищах, и это ускорило развитие икры.

### **Развитие личинок**

Развитие личинок терпуга было изучено при выращивании их в экспериментальных условиях на базе аквариальной ММБИ (Дальние Зеленцы, Баренцево море).

Только что вылупившиеся предличинки имели длину 10–10.5 мм и желточный мешок грушевидной формы длиной 2 мм и высотой 1.25 мм. Рот у предличинок открыт, голова слегка наклонена вниз к желточному мешку. Узкая пищеварительная трубка прижата желточным мешком

к хорде. Тело окружено высокой плавниковой каймой. По обе стороны от оси тела расположены два ряда меланофоров. Форменные элементы крови, в частности эритроциты, красного цвета. Желточное кровообращение сохраняется до рассасывания желточного мешка. В пигментации верхней части головы и спины, кроме меланофоров, участвуют гуанофоры, придающие окраске личинок терпуга зеленовато-синий оттенок. Пигментные клетки в верхнебоковом и нижнебоковом продольных поверхностных рядах располагаются на стыках миотомов. В верхнебоковом ряду насчитывается 15 меланофоров, в нижнебоковом – 13. Предличинки, освободившиеся от оболочки, совершали поступательное движение по спирали, а спустя 30–40 мин после вылупления уже плавали в толще воды либо опускались на дно аквариума и “скользили” ротовым отверстием перпендикулярно дну сосуда. В качестве корма предличинкам предлагались клетки хлореллы, акклимированной к морской воде, и яйца баянусов.

Односуточные предличинки энергично передвигаются в толще воды по вертикали и горизонтали, совершая упорядоченные плавательные движения. Грудные плавники при этом выполняют роль активных рулей. Предличинки обладают положительным фототаксисом: при затемнении половины аквариума они стремительно плывут к свету, концентрируясь в его освещенной части. При равномерном освещении предличинки рассеиваются в толще воды. Односуточные особи могут заглатывать яйца баянусов, собирая их со дна аквариума, однако в первые дни жизни они не способны их переваривать.

Трехсуточные предличинки длиной 11.25 мм (с желточным мешком длиной 1.5 мм и высотой 1.25 мм) способны захватывать, удерживать и заглатывать однодневных науплий артемии размером 800–900 мкм. Движения личинок при поиске и заглатывании кормовых объектов постепенно становятся все более координированными и целенаправленными.

Четырехсуточные личинки активно плавают в толще воды, охотясь за рачками артемии. “Зафиксировав” один движущийся объект, они изгибают хвостовой отдел и делают бросок. По-видимому, при осуществлении ориентировочных движений, направленных на захват подвижных объектов, главную роль у терпуга играет зрительный анализатор. Предличинки продолжают потреблять неподвижные объекты, предлагаемые в качестве корма. Поскольку нижняя челюсть у них короче верхней на 350 мкм, “зачерпывающее” телодвижение (при наклоне тела под углом 30–45° к поверхности дна) позволяет им захватить и удержать обеими челюстями яйца баянусов. В этот период у личинок увеличивается подвижность челюстей, что облегчает захват и удерживание добычи. Отмечается частое выделение переваренных остатков рачков артемии и яиц баянусов. Это свидетельствует о том, что при достаточно большом

объеме желточного мешка, пищеварительный тракт и его ферментативная система – дееспособны. Появляется отрицательная реакция на прикосновение: личинки совершают резкий бросок, обычно равный 7–8 длинам их тела.

На восьмые–девятые сутки после вылупления у личинок размером от 11.35 до 11.5 мм желточный мешок уже резорбирован на 94 %, однако, остается жировая капля диаметром 400–500 мкм. В этом возрасте у личинок в верхнебоковом поверхностном ряду насчитывается 20 меланофоров, расположенных с 7-го по 25-й хвостовой миотом. В нижнебоковом поверхностном ряду локализуется 10 меланофоров (между 12 и 26 хвостовыми миотомами). Нижнехвостовой ряд меланофоров начинается за серединой тела (с 29-го по 36-й хвостовой миотом). Сплошной ряд меланофоров размещается вдоль всей спины до 39 хвостового миотома, не доходя до уровня уростиля. В конце хвостового стебля, на месте будущего хвостового плавника, заметно скопление клеточных элементов (клетки мезенхимы и формирующиеся сосуды). Личинки интенсивно питаются, захватывая рачков с трех–четырех попыток, в кишечнике постоянно находятся пищевые массы. Экскременты выделяются каждые 20–50 мин.

На 18-е сутки личинки имеют длину 12.5 мм, желточный мешок уже полностью резорбирован. Обычно имеется жировая капля размером до 200 мкм, однако она отсутствует у личинок, опережающих других в развитии. Антеанальное расстояние с момента вылупления увеличивается на 0.5–0.6 мм и составляет 4–4.2 мм. В месте формирования будущего хвостового плавника увеличивается количество сосудов и мезенхимных элементов. В конце хвостового отдела меланофоры верхнебокового поверхностного ряда сливаются с меланофорами спинного ряда. Личинки концентрируются на наиболее освещенных участках аквариума, в местах скопления рачков артемии. Реакция на свет и струю воды остается положительной. Увеличивается продолжительность периода, в течение которого личинки способны противостоять встречному потоку воды. Однако в аквариумах с проточной морской водой личинки большую часть времени проводят в затишных участках, отдавая им предпочтение даже в случае меньшей освещенности. В этот период эффективность захвата пищи личинками увеличивается: для поимки одного рачка им достаточно 1–2 бросков.

Личинки в возрасте 25 сут. с длиной тела 12.9–13 мм и антеанальным расстоянием 4.25 мм имеют 13 туловищных и 49 хвостовых миотомов. Пищевое поведение их не отличается от такового у 15-суточных личинок.

В возрасте одного месяца у личинок с длиной тела 13.2–13.5 мм и антеанальным расстоянием 4.3 мм насчитывается 14 туловищных и 49 хвостовых миотомов. Они эффективно охотятся, легко обходят препятст-



вия, движения их становятся четко ориентированными. Однако при недостаточной освещенности (0.1–30 лк) поиск подвижных кормовых объектов прекращается, и личинки способны только собирать пищу со дна емкости. Можно предположить, что пищедобывательная функция в данном случае реализуется при совместном участии всех органов чувств: обоняния, осязания, боковой линии и др.

Специфической особенностью развития терпуга является то, что для вылупившихся из оболочек предличинок характерны довольно крупные размеры (10–11 мм) и относительно высокая степень их морфологической сформированности. К моменту вылупления у предличинок терпуга открыты рот и анус, образованы ротовая и глоточная полости, сформированы пищевод и кишечник.

Следует отметить, что развитие пищеварительной системы у личинок терпуга происходит сходно с другими пелагическими личинками рыб (Tanaka, 1973). Вместе с тем существенным является факт наличия более высокого уровня морфологической организации пищеварительной системы у личинок терпуга по сравнению с таковой у личинок многих других костистых рыб. Высокий уровень морфологической организации личинок терпуга будет способствовать адаптации, росту и развитию их в новых для них условиях Баренцева моря.

### **Некоторые аспекты акклиматизации терпуга в Баренцевом море**

Исходя из вышесказанного, очевидно, что в Баренцевом море имеются условия, соответствующие условиям обитания терпуга у берегов Восточной Камчатки. В зимнее время часть моря покрывается льдами, часть бассейна не замерзает; в мае температура воды в обоих районах колеблется от 0 до 3 °С; в июле–августе, в период размножения терпуга, она варьирует в диапазоне от 8 до 11 °С; в ноябре – от 2 до 5 °С (в среднем 7 °С). Уровень солености воды в Баренцевом море достаточен, чтобы обеспечить нормальные условия обитания и репродукции терпуга. Геоморфологические особенности побережья Восточного Мурмана вполне сопоставимы с таковыми на Восточной Камчатке. Течения в восточной части Баренцева моря способны обеспечить, как и у берегов Камчатки, отход личинок с нерестилищ в открытое море и возвращение подрастающих мальков к берегам.

Терпуг, будучи субарктическим видом, не сможет распространиться западнее п-ова Рыбачий – в область умеренных вод, населенных бореальной ихтиофауной. Не сможет он жить и в Белом море вследствие низкой солености этого водоема (Расс, 1961, 1962).

Вселение терпуга не представляет угрозу запасам основных промысловых рыб Баренцева моря, так как это нехищный вид. На Дальнем Востоке наличие его не препятствует, в частности, массовому размножению сельди, мойвы и камбал в зоне его обитания. Идея вселения северного одноперого терпуга в Баренцево море основывается на соответствии биологии камчатских субарктических видов рыб и беспозвоночных условиям существования в Баренцевом море (Расс, 1978). Акклиматизация терпуга могла бы обогатить этот водоем ценным промысловым видом, уровень запасов которого не будет зависеть от изменений климата.

Одноперый терпуг предложен для акклиматизации в Баренцевом море давно (Расс, 1958) и основательно исследован в этом отношении. Однако число экспериментально-опытных работ по трансплантации камчатского терпуга в Баренцево море невелико и масштаб их незначителен.

В августе 1958 г. ЦПАС впервые произвел переброску 1075 тыс. оплодотворенных икринок в Дальние Зеленцы на Мурмане, где икра была успешно доинкубирована. Тогда было выпущено в море 800 тыс. личинок. В 1971 и 1972 годах с Камчатки на Мурман были завезены сначала 1 млн, а затем еще около 4 млн икринок северного терпуга (Расс, Кармовская, 1973; Рубичева, 1973). В августе—сентябре 1976 г. ПИНРО провел разведочный рейс СРТ "Вычегда" у берегов Мурмана с целью поимки терпуга, чтобы оценить результаты завоза икры в 1972 г. Однако добыть терпуга не удалось. Очевидно, что масштабы интродукции были недостаточны.

С 1982 года удалось возобновить работы по акклиматизации терпуга. В конце августа на нерестилищах у мыса Пираткова юго-восточной Камчатки водолазами было собрано 5.6 кг икры (около 400 тыс. икринок). Кладки перевезли в изотермических ящиках из Петропавловска-Камчатского самолетом на Мурман. 3 сентября кладки поместили в два двойных садка, установленные затем на дне в районе мыса Териберский ( $69^{\circ}15'2''$  с. ш.  $35^{\circ}15'7''$  в. д.) на глубине 15 м (Шиганова и др., 1984). В 1983 году кладки терпуга (3.2 млн икринок), также собранные с естественных нерестилищ побережья юго-восточной Камчатки, были доставлены самолетом на Мурман и помещены в садках там же у Териберского мыса. На основании результатов доинкубации в экспериментальных условиях можно было заключить, что икра была хорошего качества. Отход за весь период доинкубации составил всего 0.09 % (Расс и др., 1985а,б). В августе 1984 года была предпринята последняя попытка перевозки икры терпуга (3 млн икринок). Всего за три года было перевезено с Камчатки на Мурман 6.5 млн икры терпуга. К сожалению, на этом систематические работы прекратились. Между тем опыт акклиматизации терпуга весьма ценен не только практической направленностью, имеющей в перспективе получение дополнительной рыбной продукции в Баренцевом море, но и определенным вкладом в развитие теории акклиматизации.

## Литература

Андряшев А. П. Географическое распространение морских промысловых рыб Берингова моря и связанные с этим вопросы // Исследование морей СССР. Л.: РИО ЦУЕГМС, 1935. Вып.22. С.135–145.

Андряшев А. П. К познанию ихтиофауны Берингова и Чукотского морей // Исследование морей СССР. Л.: РИО ЦУЕГМС, 1937. Вып.25. С.292–355.

Андряшев А. П. Прерывистое распространение морской фауны в северном полушарии // Природа. 1944. № 1. С.44–52.

Андряшев А. П. Рыбы северных морей СССР // Определитель по фауне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 567 с.

Борец Л. А. О некоторых изменениях в ихтиофауне залива Аляска // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО, 1973. Вып.4. С.103–110.

Горбунова Н. Н. О размножении южного одноперого терпуга // Изв. ТИНРО. 1959. Т.47. С.145–153.

Горбунова Н. Н. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1962. Т.59. С.118–182.

Дьяконов А. М. Взаимоотношения арктической и тихоокеанской морской фауны на примере зоогеографического анализа иглокожих // Журн. общ. биологии. 1945. Т. VI, № 2. С.125–155.

Журавлева Н. Г. Некоторые аспекты поведения личинок северного одноперого терпуга // Сенсорная физиология рыб: Тез. докл. 1984. С.31–33.

Журавлева Н. Г., Расс Т. С. Исследования северного одноперого терпуга и его акклиматизация в Баренцевом море: Препр. Мурманск, 1990. 37 с.

Золотов О. Г. Распределение одноперого терпуга в прибрежных водах северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. 1975а. Т.97. С.37–44.

Золотов О. Г. Некоторые черты биологии и распределение северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) в водах западной части Командоро-Алеутской гряды // Изв. ТИНРО. 1975б. Т.98. С.89–98.

Золотов О. Г. О двухлетней цикличности в численности северного одноперого терпуга шельфовых вод Курило-Камчатского района // Изв. ТИНРО. 1981а. Т.105. С.120–123.

Золотов О. Г. О половом диморфизме у северного одноперого терпуга // Вопр. ихтиологии. 1981б. Т.21, вып.2. С.253–257.

Золотов О. Г. Биология северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) в водах Камчатки и Курильских островов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1984. 22 с.

Золотов О. Г., Медведицына А. В. Питание одноперого терпуга в прибрежных водах северных Курильских островов // Биология моря. 1978. № 4. С.84–86.

Медведицына А. В. Материалы по северному одноперому терпугу *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1962. Т.59. С.101–103.

Медников Б. Н. Терпуги // Рыбн. хоз-во. 1962. № 5. С.14–18.

Орлов Ю. И., Поликашин Л. В. Метод сбора, транспортировки и доинкубации икры одноперого терпуга // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1962. Т.59. С.183–190.

Полутов И. А. Морские промысловые рыбы Камчатки. М.: ВНИРО, 1960. С.65–66.

Расс Т. С. Пути обогащения ихтиофауны морей СССР // Природа. 1958. № 4. С.44–47.

Расс Т. С. Некоторые пути увеличения уловов рыбы в морских водоемах // Вопр. ихтиологии. 1961. Т.1, вып.4(21). С.622–639.

Расс Т. С. Терпуговые рыбы (Hexagrammidae, Pisces) и их интродукция в северные моря СССР // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1962. Т.59. С.191–203.

Расс Т. С. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М.: Наука, 1965. 108 с.

Расс Т. С. Интродукция и акклиматизация морских организмов их параметры и значение // Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. С.70–94.

Расс Т. С. Промыслово-географический комплекс Баренцева моря и его эксплуатация // Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей северной Европы. Мурманск, 1990. С.24–36.

Расс Т. С., Кармовская Э. С. Северный одноперый терпуг и возможности его акклиматизации // Рыбн. хоз-во. 1973. № 9. С.14–15.

Расс Т. С., Журавлева Н. Г., Шиганова Т. А., Праздников Е. В. Новые данные исследований и акклиматизации камчатского терпуга (*Pleurogrammus monopterygius*, Hexagrammidae) // Докл. АН СССР. 1985а. Т.280, № 1. С.251–253.

Расс Т. С., Журавлева Н. Г., Шиганова Т. А., Праздников Е. В. Экспериментальное инкубирование икры и выращивание личинок камчатского терпуга на Мурмане // Рыбн. хоз-во. 1985б. № 10. С.30–32.

Рубичева А. А. Опыты по акклиматизации одноперого терпуга в Баренцевом море // Рыбн. хоз-во. 1973. № 9. С.15.

Рутенберг Е. П. Две формы *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) и варьирование боковых линий у этого вида (Pisces, Hexagrammidae) // Тр. ЗИН АН СССР. 1932. Т.1. С.59–72.

Рутенберг Е. П. Система рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Вопр. ихтиологии. 1954. Вып.2. С.151–155.

Рутенберг Е. П. Терпуг одноперый // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1955а, Т.14. С.52–53.

Рутенберг Е. П. О систематическом положении терпугов рода *Pleurogrammus* Gill (Pisces, Hexagrammidae) // Вопр. ихтиологии. 1955б. Вып.4. С.10–15.

Рутенберг Е. П. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1962. Т.59. С.3–100.

Сафронов С. Г., Золотов О. Г. Данные о зоопланктоне и питании молоди терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) в восточной части Охотского моря // Рыбохозяйственные исследования умеренных вод Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1980. С.13–26.

Федоров В. В. Список рыб Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1973. Т.87. С.42–71.

Чернова Н. В. Рыбы сем. Liparididae Баренцева моря и сопредельных вод. 1. Видовой состав рода *Liparis* // Вопр. ихтиологии. 1988. Т.28, вып.4. С.556–562.

Шиганова Т. А., Циновский В. Д., Гаретовский С. В. Работы по акклиматизации северного одноперого терпуга в Баренцевом море // Рыбн. хоз-во. 1984. № 8. С.39–40.

Шмидт П. Ю. Рыбы Охотского моря // Тр. Тихоокеанского комитета АН СССР. 1950. Т.VI. 370 с.

Eschmeyer W. H., Herald E. S. A field guide to Pacific coast fishes of North America. Boston, 1983. 336 p.

FNAM. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediteranean / P. J. P. Whitehead, J.-C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese (Eds). UNESCO. Paris, 1984–1986. 1474 p.

Tanaka M. Studies on the structure and function of the digestive system of teleost larvae. Thesis for the degree of Doctor of Agriculture. Kyoto University, 1973. 136 p.

Turner L. M. Contribution to the natural history of Alaska pt.IV. Washington, 1886. P.95–100.