

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
КАМЧАТСКИЙ ФИЛИАЛ
ТИХООКЕАНСКОГО ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

На правах рукописи

ТОКРАНОВ
Алексей Михайлович

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ДОННЫХ
И ПРИДОННЫХ РЫБ РАЗЛИЧНЫХ СЕМЕЙСТВ
В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ**

03.00.10 – ихтиология

Диссертация
в виде научного доклада на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Петропавловск-Камчатский
2009

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН
Черешнев Игорь Александрович

доктор биологических наук
Долганов Владимир Николаевич

доктор биологических наук,
профессор
Шунтов Вячеслав Петрович

Ведущая организация

Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства
и океанографии (ВНИРО)

Защита состоится «_____» _____ 2009 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, тел.: (4232) 31-09-05; факс: (4232) 31-09-00. E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией в виде научного доклада можно ознакомиться в библиотеке
Института биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН

Диссертация в виде научного доклада разослана «____» _____ 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Е. Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Из более чем 400 видов рыб, зарегистрированных в настоящее время в прибрежных водах Камчатки и сопредельных морских акваториях (Шейко, Федоров, 2000), преобладающая часть ведет донный и придонный образ жизни. Свыше 60 % из них входят в состав трех отрядов – Scorpaeniformes, Perciformes и Pleuronectiformes. Представители одних семейств этих отрядов (Hexagrammidae, Pleuronectidae) в течение нескольких десятилетий в прибрежных водах Камчатки служат традиционными объектами промысла. Многие виды других семейств (Cottidae, Agonidae, Liparidae, Zoarcidae) обладают сравнительно высокой численностью и биомассой, являются важными компонентами шельфовых и верхнебатиальных ихтиоценов прикамчатских вод, могут быть объектами промысла и выступают как потенциальные конкуренты или объекты питания промысловых рыб, морских птиц и млекопитающих. Несмотря на это, особенности биологии преобладающего большинства из них до последнего времени оставались исследованными крайне слабо или вообще не изученными.

Вместе с тем, в связи с сокращением в 1990–2000-е г. численности целого ряда традиционных промысловых объектов, сегодня все чаще и чаще поднимается вопрос о широком вовлечении в сферу рыбохозяйственной деятельности различных рыб прибрежного и глубоководного комплексов (в том числе семейств Anoplopomatidae, Cottidae, Zoarcidae), ресурсы которых в настоящее время практически не используются или используются крайне ограниченно. Однако без знания особенностей пространственно-батиметрического распределения, размерно-возрастной структуры, воспроизводства, питания, численности этих видов рыб и роли, которую они играют в трофических системах того или иного района, ведение промысла может привести как к сокращению их запасов, так и к негативному воздействию на состояние численности питающихся ими рыб-ихтиофагов, морских птиц и млекопитающих.

Знание особенностей биологии, характерных для донных и придонных рыб различных семейств, позволяет, с одной стороны, более рационально и комплексно использовать их ресурсы, с другой стороны, изучение этих вопросов дает возможность лучше понять адаптивное значение тех или иных черт биологии отдельных видов на разных этапах их жизненного цикла.

Цель и задачи исследования. Цель выполненного исследования заключалась в изучении в сравнительном аспекте особенностей биологии донных и придонных рыб различных семейств в прикамчатских водах, а также выяснении их роли в шельфовых и верхнебатиальных ихтиоценох этого района.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести сравнительный анализ пространственно-батиметрического распределения представителей 14 семейств донных и придонных рыб отрядов Scorpaeniformes, Perciformes и Pleuronectiformes.

2. Исследовать размерно-возрастную структуру рыб этих отрядов на примере представителей различных семейств.

3. Рассмотреть особенности воспроизводства рыб семейств Cottidae, Hemitripteridae, Agonidae, Zoarcidae и Anoplopomatidae.

4. Изучить питание донных и придонных рыб различных семейств.

5. Выяснить роль рыб исследуемых семейств в шельфовых и верхнебатиальных ихтиоценозах.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Существование в течение годового цикла хорошо выраженной батиметрической зональности в распределении донных и придонных рыб различных семейств на шельфе и материковом склоне прикамчатских вод.

2. Адаптивный характер особенностей биологии представителей различных семейств донных и придонных рыб на разных этапах жизненного цикла.

3. Значительное расхождение пищевых ниш донных и придонных рыб исследованных семейств, обеспечивающее отсутствие между ними высокого уровня пищевой конкуренции.

4. Обоснование возможности промысла массовых представителей семейств Cottidae, Hemitripteridae, Psychrolutidae и Zoarcidae, что позволит комплексно и рационально использовать ресурсы донных и придонных рыб в прикамчатских водах.

Научная новизна. Впервые исследованы особенности пространственно-батиметрического распределения, размерно-возрастная структура, воспроизводство и питание целого ряда массовых представителей семейств Cottidae (*Gymnacanthus detrisus*, *G. galeatus*, *G. pistilliger*; *Hemilepidotus jordani*, *H. gilberti*, *Icelus spiniger*, *Megalocottus platycephalus*, *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, *M. jaok*, *Triglops forficatus*, *T. pingelii*, *T. szepticus*), Hemitripteridae (*Hemitripterus villosus*), Psychrolutidae (*Dasycottus setiger*, *Malacocottus zonurus*), Agonidae (*BathYGONUS nigripinnis*, *Occella dodecaedron*, *Percis japonica*, *Podothecus accipenserinus*, *P. sturioideus*, *Sarritor frenatus*, *S. leptorhynchus*), Liparidae (*Careproctus* cf. *cyclocephalus*, *C. furcellus*, *C. roseofuscus*, *C. rastrinus*, *Crystallichthys mirabilis*, *Elassodossus tremebundus*, *E. obscurus*, *Liparis ochotensis*, *Paraliparis grandis*), Stichaeidae (*Acantholumpenus mackayi*, *Lumpenus sagitta*), Zoarcidae (*Lycodes brunneofasciatus*, *L. albolineatus*) и Pleuronectidae (*Platichthys stellatus*) в прикамчатских водах.

Уточнены ареалы 6 видов рыб (двурядный архист *Archaulus biserialus*, глубоководная камбала *Embranchichthys bathybius*, чешуехвостый получешуйник *Hemilepidotus zapus*, безногий лиценхел *Lycenchelys fedorovi*, перчаточник Беккера *Palmoliparis beckeri*, вспыльчивый окунь *Sebastes iracundus*) в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов. Впервые отмечено нахождение в этом районе взрослых особей двух восточнотихоокеанских (длинноперый малорот *Glyptocephalus zachirus*, длиннобровый терпуг *Hexagrammos superciliosus*) и двух южно-бореальных (морской монах *Erilepis zoni-*

fer, южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus*) представителей донной ихтиофауны.

Получены новые сведения по биологии 5 редких или малоизученных в прикамчатских водах видов семейства Sebastidae (*Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. borealis*, *Sebastolobus alascanus*, *S. macrochir*), 13 видов семейства Cottidae (*Artediellichthys nigripinnis*, *Artediellus camchaticus*, *Enophrys diceraus*, *Hemilepidotus zapus*, *Icelus canaliculatus*, *I. perminovi*, *I. spatula*, *Melletes papilio*, *Microcottus sellaris*, *Myoxocephalus stelleri*, *Rastrinus scutiger*, *Stelgistrum steinegeri*, *Thyriscus anoplus*), 2 видов семейства Agonidae (*Aspidophoroides bartoni*, *Hypsagonus quadricornis*), 6 видов семейства Liparidae (*Allocareproctus jordani*, *Careproctus colletti*, *C. cypselurus*, *C. melanurus*, *C. zachirus*, *Palmoliparis beckerii*), 3 видов семейства Stichaeidae (*Bryozoichthys lysimus*, *Lumpenella longirostris*, *Stichaeopsis nevelskoi*), 7 видов семейства Zoarcidae (*Bothrocarichthys microcephalus*, *Hadropogonichthys lindbergi*, *Lycenchelys fedorovi*, *Lycogrammoides nigrocaudatus*, *L. schmidtii*, *Puzanovia rubra*, *Zoarces elongatus*), 5 видов семейства Pleuronectidae (*Clidoderma asperrium*, *Embassichthys bathybius*, *Glyptocephalus stelleri*, *Microstomus achne*, *Pleuronectes glacialis*), а также тихоокеанской песчанки *Ammodytes hexapterus* (*Ammodytidae*), заппоры *Zaprora silenus* (*Zaproridae*), дальневосточной зубатки *Anarhichas orientalis* (*Anarhichadidae*) и обозначенного батимастера *Bathymaster signatus* (*Bathymasteridae*).

Практическая значимость. Полученные данные, характеризующие особенности биологии донных и придонных рыб различных семейств в прикамчатских водах, в дальнейшем могут послужить основой для мониторинга состояния отдельных видов и играть важную роль в сохранении биоразнообразия рыб в районе исследований. Материалы по биологии ряда малоизученных представителей ихтиофауны в последующем можно использовать при вовлечении их в сферу промысла, а также для разработки мероприятий по рациональной эксплуатации рыб прибрежного и глубоководного комплексов в целом.

Выявленные особенности пространственно-батиметрического распределения, размерно-возрастной структуры и воспроизводства рыб семейств Sebastidae, Anoplopomatidae и Cottidae в настоящее время учитываются Камчатским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии при подготовке величины допустимого улова представителей этих семейств, являющихся объектами промысла в прикамчатских водах.

Информация по биологии донных и придонных рыб различных семейств, полученная в ходе выполнения исследований, в настоящее время используется при подготовке специалистов биологов в высших и средних учебных заведениях соответствующего профиля.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на X и XI Всесоюзных симпозиумах «Биологические проблемы Севера» (Магадан,

1983, Якутск, 1986), на Всесоюзных совещаниях «Исследование и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана» (Владивосток, 1985) и «Резервные пищевые биологические ресурсы открытого океана и морей СССР» (Калининград, 1990), на Всесоюзных конференциях «Рациональное использование биоресурсов Тихого океана» (Владивосток, 1991), на IV и V Всесоюзных конференциях по раннему онтогенезу рыб (Мурманск, 1988, Астрахань, 1991), на международной научной конференции «Рыбохозяйственные исследования Мирового океана» (Владивосток, 1999), на 9 конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2000, 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008), на международной конференции «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем» (Мурманск, 2001), на международной научно-практической конференции «Прибрежное рыболовство – XXI век» (Южно-Сахалинск, 2001), на 5-м международном камбальном симпозиуме «**The Role of Flatfishes in Benthic Ecosystems**» (Isle of Man, 2002), на международных симпозиумах «North Pacific Transitional Areas» (La Paz, Mexico, 2002) и «Biology, Assessment, and Management of North Pacific Rockfishes» (Anchorage, 2005), на «Deep Sea 2003: Conference on the Governance and Management of Deep-Sea Fisheries» (Queenstown, Dunedin, New Zealand, 2003), на 7-й международной «Indo-Pacific Fish Conference» (Taipei, 2005), на **Всероссийских научных конференциях** «Чтения памяти академика О. Г. Кусакина» (Владивосток, 2007) и «Чтения памяти академика К. В. Симакова» (Магадан, 2007), на международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (Новосибирск, 2008); на конференции, посвященной 70-летию С. М. Коновалова «Современное состояние водных биоресурсов» (Владивосток, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 175 работ общим объемом более 108 печатных листов, в том числе 84 публикации в ведущих рецензируемых журналах и изданиях.

Структура диссертации. Диссертация представлена в виде научного доклада по совокупности опубликованных работ. Она включает в себя следующие разделы: общую характеристику работы; материал и методы; главы 1. Особенности пространственно-батиметрического распределения донных и придонных рыб; 2. Размерно-возрастная структура некоторых представителей донной ихтиофауны; 3. Особенности воспроизводства рыб различных семейств; 4. Питание рыб различных семейств; 5. Роль донных и придонных рыб различных семейств в шельфовых и верхнебатиальных ихтиоценозах; выводы; список основных публикаций, приложение.

Благодарности. Считаю своей приятной обязанностью выразить благодарность всем сотрудникам Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Камчатского научно-исследовательского института рыб-

ного хозяйства и океанографии, Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра и Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, принимавшим в разные годы участие в сборе и обработке материалов, характеризующих биологию донных и придонных рыб прикамчатских вод.

Материал и методы

В основу работы положены результаты многолетних исследований автора, проведенных совместно с коллегами из Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН, КамчатНИРО, ТИНРО-центра и ВНИРО в 1976–2007 гг. в восточной части Охотского, западной части Берингова моря, тихоокеанских водах северных Курильских островов и Восточной Камчатки от приливно-отливной зоны до глубины 850 м. В процессе выполнения учетных донных траловых съемок, научно-промысловых тралений, контрольных ярусо- и сетепостановок, а также стационарных наблюдений в эстуарии р. Большой (юго-западное побережье Камчатки) и Авачинском заливе был собран материал, позволяющий изучить биологию 91 вида донных и придонных рыб, относящихся к 14 семействам (*Sebastidae*, *Anoplopomatidae*, *Cottidae*, *Hemitripterae*, *Psychrolutidae*, *Agonidae*, *Liparidae*, *Bathymasteridae*, *Zoarcidae*, *Stichaeidae*, *Anarhichadidae*, *Zaprortidae*, *Ammodytidae* и *Pleuronectidae*) из 3 отрядов (*Scorpaeniformes*, *Perciformes* и *Pleuronectiformes*).

Для анализа особенностей пространственно-батиметрического распределения исследованных видов рыб обработаны результаты 46 учетных донных траловых съемок, около 50 тыс. научно-промысловых тралений, 3,5 тыс. контрольных ярусо- и 2 тыс. сетепостановок, выполненных на шельфе и в верхней зоне материкового склона прикамчатских вод (глубины 10–850 м). Дополнительно привлечены данные 580 замесов закидного и малькового неводов в приливно-отливной зоне западного и восточного побережий Камчатки.

При обработке всех материалов использованы стандартные ихтиологические (Правдин, 1968), трофологические (Методическое пособие ..., 1974) и статистические (Лакин, 1980) методики исследований. Возраст рыб определяли по чешуе и отолитам, состав пищи изучали преимущественно количественно-весовым методом. В целом в работе использованы результаты массовых промеров около 98 тыс. экз., биологических анализов – свыше 52 тыс. экз., определений возраста – около 32 тыс. экз., изучения плодовитости 1,6 тыс. экз. и состава пищи – свыше 13 тыс. экз. различных видов донных и придонных рыб перечисленных семейств.

ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННО-БАТИМЕТРИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДОННЫХ И ПРИДОННЫХ РЫБ

1.1. Виды семейства *Sebastidae*.

Съемки, выполненные в 60-е гг. прошлого века экспедициями ТИНРО, позволили охарактеризовать общие закономерности распределения некоторых видов морских окуней в верхней батииали Берингова, Охотского морей, тихоокеанских вод Камчатки и северных Курильских островов (Новиков, 1974). Однако преобладающее большинство исследований все-таки относится к видам и популяциям, обитающим у американского побережья Тихого океана (Снытко, 2001), тогда как информация о пространственно-батиметрическом распределении представителей семейства *Sebastidae* в прибрежных водах северных Курильских, Командорских островов, Камчатки и западной части Берингова моря до последнего времени оставалась довольно ограниченной (Орлов, 1996; Орлов, Несин, 2000).

Результаты наших исследований показали, что в течение года в прикамчатских водах тихоокеанский окунь *Sebastes alutus* образует повышенные концентрации в интервале глубин 200–300 м, алеутский *S. aleutianus* и северный *S. borealis* морские окуни – 300–500 м, длинноперый шипошек *Sebastolobus macrochir* – 300–600 м, аляскинский шипошек *S. alascanus* – 400–700 м (Токранов, Давыдов, 1997; Токранов, Новиков, 1997; Токранов, 2000, 2004). Но если в западной части Берингова моря максимальные концентрации этих представителей ихтиофауны наблюдаются в диапазонах глубин, соответствующих их батиметрическому оптимуму в северо-западной части Тихого океана (Новиков, 1974), то в водах Командорских, Курильских островов и Восточной Камчатки они отмечаются на значительно меньших глубинах (до 180–220 м), что, по нашему мнению, обусловлено смещением вертикальной зональности на участках, характеризующихся узким шельфом и очень обрывистой, с резким перепадом глубин верхней зоной материкового склона. Повышенные концентрации всех сравнительно многочисленных в прикамчатских водах морских окуней относительно стабильны в сезонном и межгодовом аспектах и приурочены преимущественно к вполне определенным локальным участкам материкового склона со сложным рельефом дна – наличием каньонов, резких перепадов глубин и выходов скальных пород.

1.2. Виды семейства *Anoplopomatidae*.

Исследованы два представителя этого семейства – угольная рыба *Anoplopoma fimbria* и морской монах *Erilepis zonifer*. В отличие от северо-восточной части Тихого океана, в прикамчатских водах угольная рыба представлена крупными, половозрелыми особями, обитающими в верхней батииали на глубинах свыше 300 м (Токранов, 1997; Токранов, Орлов, 2007), и молодью, встречающейся в шельфовой зоне на глубинах менее 220 м (Токранов, 2002).

Мозаичность встречаемости взрослых особей в верхней батии, по нашему мнению, обусловлена ярко выраженным «групповым» характером (Одум, 1975) пространственно-батиметрического распределения этого представителя ихтиофауны в рассматриваемом районе с резко повышенной концентрацией рыб в небольших пятнах скоплений и низкой вне их (Токранов, 1997). На примере тихоокеанских вод юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов показано, что значительные скопления угольная рыба ежегодно образует в тех участках обследованного района, где формируются квазистационарные круговороты, в зоне действия которых отмечаются более высокие значения придонных температур и биомассы кормовых организмов по сравнению с окружающими водами (Токранов, Орлов, 2007).

Полученные нами данные не подтвердили существовавшее ранее предположение об амфипацифическом распространении морского монаха. Показано, что этот вид имеет непрерывный ареал от Гавайских до Алеутских островов и от Японии до Калифорнии (Орлов, Токранов, 2003). Исходя из имеющейся информации по поимкам рыб различных размеров, жизненный цикл морского монаха нам представляется следующим. Его нерест происходит на материковом склоне на глубинах 300–500 м в южной части ареала. У азиатского побережья районами размножения этого вида являются тихоокеанские воды Хонсю, у американского – Калифорнии. Обнаружение в последние годы в северной части Императорского хребта промысловых концентраций половозрелых особей морского монаха вполне подтверждает наше предположение, что его нерест может происходить и на подводных горах (Орлов, Токранов, 2003). Икра и личинки морского монаха поднимаются в верхние слои моря и постепенно, по мере развития, течениями вместе с плавающими водорослями выносятся в открытый океан, где широко распространяются в субтропических и переходных водах. Его обитающие в течение 4–6 лет преимущественно у поверхности океана молодь и неполовозрелые особи, по мере роста и созревания, опускаются на глубину. При смене в процессе онтогенеза биотопов обитания происходит существенное изменение образа жизни и даже формы их тела. Крупные половозрелые рыбы встречаются в верхней батии и на склонах подводных гор (глубины 200–500 м), как правило, на участках со сложным рельефом дна и скалистыми грунтами, где ведут сравнительной малоподвижный образ жизни хищников-засадчиков (Токранов, Дьяков, 1996). В субарктические воды, по нашему мнению, как взрослые особи, так и пелагическая молодь морского монаха проникают лишь в летние месяцы или в периоды крупномасштабных потеплений.

1.3. Виды семейств Cottidae, Hemitriptidae и Psychrolutidae.

Семейство рогатковых (Cottidae) вместе с тесно примыкающими к нему семействами волосатковых (Hemitriptidae) и психролютовых (Psychrolutidae) образуют одну из наиболее характерных групп донной ихтиофауны прикамчатских вод. Несмотря на это, до недавнего времени сведения по биологии этих рыб были крайне ограничены. Хотя представители рогатковых встречаются от

приливно-отливной зоны до глубины свыше 2 км, их наибольшее видовое разнообразие, численность и биомасса отмечаются в пределах шельфа и верхней зоны материкового склона. Согласно нашим исследованиям, в течение всего года существует хорошо выраженная батиметрическая зональность в распределении массовых видов семейств Cottidae, Hemitripterae и Psychrolutidae на шельфе и материковом склоне (Приложение, рис. 1). У одних представителей рогатковых (например, пестрого *Hemilepidotus gilberti* и белобрюхого *H. jordani* получешуйников, керчака-яока *Myoxocephalus jaok* и многоиглого керчака *M. polyacanthocephalus*) и волосатковых (бычок-ворон *Hemitripterus villosus*) ярко выражены сезонные миграции. Весной, по мере прогрева шельфовых вод, они мигрируют в зону прибрежного мелководья (глубины 20–80 м), где в пределах сравнительно хорошо прогретой поверхностной водной массы сезонной модификации происходит их нагул (у получешуйников и бычка-ворона – и нерест). Осенью, в связи с охлаждением прибрежных вод, эти виды смещаются на зимовку к нижней границе шельфа и в верхнюю зону материкового склона, где сказывается влияние теплой промежуточной водной массы (Токранов, 1981, 1985). Другие представители трех рассматриваемых семейств, наоборот, в течение всего года держатся в определенном диапазоне глубин (дальневосточная широколобка *Megalocottus platycephalus* – в прибрежной зоне, камчатский крючкорог *Artediellus camchaticus*, широколобый *Gymnacanthus detrisus* и узколобый *G. galeatus* шлемоносцы, вильчатохвостый триглопс *Triglops forficatus*, колючий ицел *Icelus spiniger*, щетинистый бычок *Dasycottus setiger* – в нижней части шельфа и самой верхней зоне материкового склона; чернопёрый крючкорог *Artediellichthys nigripinnis*, большеглазый триглопс *Triglops scepticus*, *Thyriscus anoplus*, мягкий бычок *Malacocottus zonurus*, черноносый ицел *Icelus canaliculatus* и ицел Перминова *I. perminovi* – в широком диапазоне батимальных глубин), не совершая сколь-нибудь значительных сезонных перемещений (Токранов, 1988, 1994, 1998, 2001; Токранов, Орлов, 2001).

Установлено, что в тихоокеанских водах северных Курильских островов такие виды рогатковых как чешуехвостый получешуйник *Hemilepidotus zapus*, восточный двурогий ицел *Icelus spatula*, *Thyriscus anoplus* и жесткочешуйный бычок *Rastrinus scutiger* встречаются главным образом южнее Четвертого Курильского пролива (Приложение, рис. 2). В этом районе все они обитают преимущественно на участках подводного поднятия северного звена внешнего хребта Курильской гряды со сложным рельефом дна и скалистыми грунтами, покрытыми многочисленными губками (Токранов, 1998; Токранов и др., 2003; Токранов, Орлов, 2005, 2006).

1.4. Виды семейства Agonidae.

В распределении различных видов этого семейства отмечаются те же закономерности, что и у представителей трех предыдущих семейств. У осетровой *Podothecus accipenserinus* и дальневосточной *P. sturioides* лисичек ярко выражены сезонные миграции (Приложение, рис. 3): весной – в зону прибрежного

мелководья, осенью – на зимовку к нижней границе шельфа и в верхнюю зону материкового склона (Токранов, 1992). Другие виды морских лисичек, наоборот, в течение всего года держатся в определенном диапазоне глубин (двенадцатигранная *Occella dodecaedron* и игловидная *Pallasina aix* лисички – в зоне прибрежного мелководья, щитонос Бартон *Aspidophoroides bartoni*, японская *Percis japonica* и длиннорылая *Sarritor leptorhynchus* лисички, северный четырехрогий гипсагон *Hypsagonus quadricornis* – в нижней части шельфа и самой верхней зоне материкового склона; тонкохвостая *Sarritor frenatus* и черноперая глубоководная лисички *Bathyagonus nigripinnis* – в широком диапазоне батимальных глубин), не совершая сколь-нибудь значительных сезонных перемещений (Токранов, 1988, 1992, 2000; Токранов, Орлов, 2004, 2005).

1.5. Виды семейства Liparidae.

Липаровые, или морские слизни (Liparidae) – одно из наиболее разнообразных в систематическом отношении семейств рыб северной части Тихого океана, представители которого встречаются от литорали до ультраабиссальных глубин. В нижней части шельфа и верхней зоне материкового склона (глубины 100–800 м) большинства районов дальневосточных морей эти рыбы обладают относительно высокой численностью и биомассой и играют существенную роль в донных иктиоценозах. Несмотря на это, липаровые остаются довольно слабо изученными даже в таксономическом отношении. Сведения же об особенностях их пространственно-батиметрического распределения как в северной части Тихого океана в целом, так и в прикамчатских водах до недавнего времени были крайне ограничены. На примере тихоокеанских вод юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов нами показано, что в течение всего года существует хорошо выраженная батиметрическая зональность в распределении массовых видов липаровых рыб на шельфе и материковом склоне (Приложение, рис. 4). Так, на глубинах 200–350 м постоянно доминируют карепрокты *Careproctus furcellus* и шершавый карепрокты *C. rastrinus*. В начале лета, по мере прогрева шельфовых вод, эти виды (особенно первый) поднимаются в нижнюю часть шельфа, в связи с чем в июне–июле *C. furcellus* преобладает и на глубинах 150–200 м, тогда как с сентября по декабрь ведущее место среди липаровых рыб здесь занимает охотский липарис *Liparis ochotensis*. В интервале глубин 350–400 м заметную роль начинает играть короткоперый элассодиск *Ellassodiscus tremebundus*, который повсеместно абсолютно доминирует на глубинах свыше 400 м (Токранов, 2000).

Установлено, что большинство видов морских слизней характерны практически для всей обследованной акватории. Вместе с тем некоторые представители этого семейства наблюдаются либо исключительно (симуширская полипера *Polypera simushirae*, перчаточник Беккера *Palmoliparis beckeri*), либо преимущественно (аллокарепрокты Джордана *Allocareproctus jordani*, чернопалый карепрокты *Careproctus zachirus*) на участке южнее Четвертого Курильского пролива (Приложение, рис. 5).

1.6. Виды семейств *Bathymasteridae*, *Stichaeidae* и *Anarhichadidae*.

Представители этих трех семейств широко распространены в северо-западной части Тихого океана, ведут типично донный образ жизни преимущественно в прибрежной зоне и лишь отдельные виды опускаются на глубину до 400–600 м (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975). Результаты наших исследований показали, что в летний период в прикамчатских водах Охотского моря для массовых видов стихеевых рыб (*Stichaeidae*) характерен свой, достаточно узкий батиметрический диапазон обитания: колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi* держится на глубинах до 30 м в пределах сравнительно хорошо прогретой поверхностной водной массы сезонной модификации; стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta* и стихеопсис Невельского *Stichaeopsis nevelskoi* встречаются в интервале 20–80 м, хотя преобладающее большинство их особей концентрируется на глубинах менее 50 м (Токранов, 1990). Основная область обитания длиннорылого люмпена *Lumpenella longirostris* – верхняя зона материкового склона (глубины свыше 250 м), где залегают теплые промежуточные водные массы (Приложение, рис. 6).

Поскольку обозначенный батимастер *Bathymaster signatus* ранее крайне редко отмечался в уловах исследовательских судов (Борец, 1985), до недавнего времени его считали очень малочисленным видом. Нами показано, что в ряде районов северо-западной части Тихого океана, в том числе в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов Шумшу и Парамушир, этот батимастер – довольно обычный компонент донных шельфовых ихтиоценов, постоянно встречающийся в уловах на глубинах 40–160 м в определенных биотопах (Токранов, 1998).

Имеющиеся в литературе сведения о распределении дальневосточной зубатки *Anarhichas orientalis* как в северной части Тихого океана в целом, так и в прикамчатских водах ограничиваются в основном указанием отдельных мест поимки ее молоди и взрослых особей (Андрияшев, 1954; Барсуков, 1959). Полученные за 30-летний период наблюдений данные позволяют сделать вывод, что в прикамчатских водах дальневосточная зубатка встречается практически повсеместно, обитая в течение всего года на глубинах до 50 м. По нашему мнению, поскольку преобладающее большинство особей дальневосточной зубатки держится преимущественно на каменистых участках мелководья среди заросших водорослями прибрежных скал и рифов, в действительности численность этого вида, вероятно, существенно выше, так как подобные участки дна избегаются при выполнении донных тралений.

1.7. Виды семейства *Zoarcidae*.

Наряду с рогатковыми (*Cottidae*) и липаровыми (*Liparidae*), бельдюговые (*Zoarcidae*) – одно из наиболее разнообразных в систематическом отношении семейств рыб северной части Тихого океана, представители которого встречаются от прибрежного мелководья до абиссальных глубин. В нижней части шельфа и верхней зоне материкового склона (глубины 100–800 м) большин-

ства районов дальневосточных морей отдельные представители этого семейства обладают достаточно высокой численностью и биомассой, а потому играют немаловажную роль в донных ихтиоценозах и являются потенциальными объектами промысла. Однако до настоящего времени информация об особенностях распределения даже массовых видов бельдюговых в литературе довольно ограничена и фрагментарна. На примере двух наиболее многочисленных в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов ликодов – бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* нами показано, что максимальные концентрации этих видов постоянно отмечаются на участках верхней батииали без резких перепадов глубин и выходов скальных пород, с преобладанием илистых грунтов (Токранов, Орлов, 2002). Хотя бурополосый и белолинейный ликоды обитают в широком батиметрическом диапазоне, преобладающее большинство особей первого вида (62–78 %) в течение всего года держится в интервале 200–400 м, второго (76–90 %) – соответственно 200–500 м.

В отличие от этих ликодов, восточная бельдюга *Zoarces elongatus* в настоящее время у берегов Камчатки известна лишь в восточной части Охотского моря (Линдберг, Красюкова, 1975; Федоров и др., 2003). За весь период наблюдений бельдюга ни разу не была зарегистрирована на глубинах свыше 50 м. По нашему мнению, она, как и некоторые другие виды рыб (Токранов, 2003), не совершает сезонных миграций к нижней границе шельфа, оставаясь на зимовку в зоне прибрежного мелководья и обитая в течение года в широком диапазоне придонных температур. При этом преобладающая часть ее особей (83 %) держится на песчаных, песчано-галечных или песчано-каменистых грунтах.

Бородатый ликод *Hadropogonichthys lindbergi* впервые описан лишь в 1982 г. из вод северных Курильских островов (Федоров, 1982) и в дальнейшем был охарактеризован как редкий, широкобореальный приазиатский вид, распространенный на юг до залива Сагами у тихоокеанского побережья Японии (Anderson, 1994). Нами он единично зарегистрирован лишь на ограниченном участке материкового склона северных Курильских островов южнее Четвертого Курильского пролива на глубинах от 270 до 548 м при придонных температурах 2.7–3.6 °С. Описанная в 1975 г. красная пузановия *Puzanovia rubra*, характеризующаяся как широкобореальный приазиатский вид, распространенный в северо-западной части Тихого океана от м. Наварин и о-ва Прибылова вдоль восточного побережья Камчатки и Курильских островов до о-ва Хоккайдо (Федоров, 1975, 2000; Anderson, 1994), встречена нами лишь на ограниченном участке западного склона подводного поднятия северного звена внешнего хребта Курильской гряды. Попадалась красная пузановия всегда единично на скалисто-каменистых грунтах с зарослями древовидных кораллов в основном в диапазоне глубин 225–307 м при температурах 2.6–3.2 °С, что, по нашему мнению, с одной стороны, может свидетельствовать о ее срав-

нительно низкой численности, а с другой – обитании в биотопах, малодоступных для тралящих орудий лова (Токранов и др., 2004).

Безногий лиценхел *Lycenchelys fedorovi* в качестве самостоятельного вида был описан лишь в 2000 г. (Anderson, Balanov, 2000). Так же, как и два предыдущих представителя бельдюговых рыб, он зарегистрирован нами исключительно в тихоокеанских водах северных Курильских островов на участке южнее Четвертого Курильского пролива на глубинах от 190 до 775 м при придонных температурах от 1.6 до 4.15 °С (Токранов, Орлов, 2008). Причем основным районом его обитания, где в интервале глубин 551–600 м при температурах свыше 3 °С отмечались максимальные уловы (свыше 100–150 экз. за часовое траление), являлся юго-восточный склон подводного поднятия северного звена внешнего хребта Курильской гряды (участок от 47°50' до 48°50' с. ш.), который характеризуется сложным рельефом дна и скалистыми грунтами, покрытыми многочисленными губками.

1.8. Запрора *Zaprora silenus*.

Запрора – единственный представитель эндемичного северо-тихоокеанского семейства Zapruidae, ареал которого простирается широкой дугой от Калифорнии до тихоокеанских вод Японии (Hart, 1973; Линдберг, Красюкова, 1975; Amaoka et al., 1995), а основной областью обитания являются придонные воды нижней части шельфа и верхней зоны материкового склона (Федоров, 1973). Поскольку запрора сравнительно редко встречается в уловах, сведения о биологии этого вида довольно ограничены. По нашим данным, в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки запрора – довольно обычный (хотя и немногочисленный) представитель ихтиофауны, который в период с мая по декабрь отмечается практически повсеместно в диапазоне глубин 100–480 м при придонных температурах 0.2–3.8 °С, совершая сезонные вертикальные миграции из прибрежной зоны в верхнюю часть материкового склона и обратно. Максимальные уловы запроры наблюдаются на участках, характеризующихся резким перепадом глубин и сложным рельефом дна со скалистыми грунтами (в мае–октябре – западный склон подводного поднятия северного звена внешнего хребта Курильской гряды; в ноябре–декабре – район Четвертого Курильского пролива).

1.9. Тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus*.

Тихоокеанская песчанка – один из наиболее характерных и широко распространенных в Северной Пацифике видов прибрежных рыб. Обладая достаточно высокой численностью и биомассой, песчанка играет важную роль в питании многих промысловых видов рыб, рыбоядных морских птиц и млекопитающих (Худя, 1993; Мельников, Худя, 1998; Черешнев и др., 2001). В прикамчатских водах песчанка является самым обычным представителем прибрежной ихтиофауны на глубинах менее 100 м и отмечается повсеместно (Шейко, Федоров, 2000), в том числе у западного побережья полуострова, где нередко регистрируются ее значительные концентрации с уловами до 10–20 т

за часовое траление (Худя, 1993). Несмотря на это, сведения по распределению песчанки в прикамчатских водах до последнего времени ограничивались общей характеристикой распределения величины уловов по результатам пелагических съемок. Полученные нами результаты позволяют сделать вывод, что в летние месяцы тихоокеанская песчанка на западнокамчатском шельфе встречается повсеместно на глубинах менее 100 м в широком диапазоне придонных температур от минус 0.83 до плюс 9.45 °C. Однако ее максимальные уловы (свыше 1–3 тыс. экз. за часовое траление) постоянно отмечаются в центральной части шельфа (52°00–56°00 с. ш.) в сравнительно узком интервале глубин 20–60 м при температурах 1.5–8 °C. Причем даже в этом батиметрическом диапазоне песчанка держится достаточно локально, в основном на песчаных и песчано-галечных грунтах, избегая илистых и каменистых участков дна, что связано с такой особенностью ее поведения как закапывание в грунт.

1.10. Виды семейства *Pleuronectidae*.

Исследовано распределение 7 видов этого семейства – двух прибрежных (звездчатая *Platichthys stellatus* и полярная *Pleuronectes glacialis* камбалы), трех элиторальных (малорот Стеллера *Glyptocephalus stelleri*, длинноперый *G. zachirus* и дальневосточный *Microstomus achne* малороты) и двух мезобентальных (бородавчатая *Clidoderma asperrimum* и глубоководная *Embassichthys bathybius* камбалы).

Звездчатая камбала – наиболее широко распространенный в северной части Тихого океана представитель семейства *Pleuronectidae*, обитающий преимущественно в зоне верхней сублиторали (Фадеев, 1984, 1987). Являясь в высшей степени эвригалинным видом, эта камбала часто заходит в опресненные мелководные заливы, лагуны и устья рек, по которым порой поднимается на значительные расстояния (Orcutt, 1950). В приустьевых участках большинства камчатских рек звездчатая камбала – одна из самых характерных и многочисленных рыб (Токранов, 1994; Токранов, Бугаев, 2001). Нами установлено, что прошедшая метаморфоз и осевшая на дно молодь этой камбалы размерами 1–20 см в возрасте от 0+ до 4 лет постоянно обитает в эстуариях и приустьевых участках камчатских рек, используя их в качестве нагульно-выростных водоемов. В отличие от молодежи, взрослые особи звездчатой камбалы, как и некоторых других видов рыб (Сафьянов, 1987), лишь периодически заходят сюда с приливами на нагул (Токранов и др., 1995). Смена биотопов в течение суток, года (море – эстуарий) и жизненного цикла (море – эстуарий – нижнее течение реки), безусловно, позволяет отличающейся высокой степенью эвригалинности звездчатой камбале более полно использовать в пищу не только бентос прибрежных участков шельфа, но и недоступные многим другим рыбам кормовые ресурсы эстуариев и приустьевых зон камчатских рек.

Полярная камбала – немногочисленный представитель камбаловых, обитающий в течение всего года в устьях рек, эстуариях и прилегающих к ним опресненных морских прибрежных участках (Фадеев, 1987). По нашим дан-

ным, в период с мая по октябрь этот вид постоянно встречается в той части эстуариев камчатских рек, где в наибольшей степени сказывается влияние приливов (Токранов, Максименков, 1994). Поскольку за 30-летний период наблюдений полярная камбала ни разу не была зарегистрирована при выполнении учетных траловых съемок, можно сделать вывод, что, в отличие от других районов, в этой части своего ареала она постоянно держится на глубинах менее 10–15 м.

Нами установлено, что хотя в прикамчатских водах Охотского моря малорот Стеллера в летние месяцы встречается повсеместно на глубинах от 28 до 300 м, его максимальные уловы постоянно отмечаются в диапазоне 101–200 м на двух участках обследованного района в южной и северной частях в зоне действия антициклонических круговоротов. В отличие от других районов обитания, у побережья Западной Камчатки этот вид камбал летом довольно часто попадает при отрицательных температурах, что, очевидно, обусловлено спецификой термического режима восточной части Охотского моря. В тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки малорот Стеллера наиболее многочислен в интервале глубин 200–300 м на траверзе Четвертого Курильского пролива, что, вероятно, объясняется его проникновением сюда из Охотского моря (Орлов, Токранов, 2006). Наибольшее число находок этой камбалы на участках с хорошо выраженным шельфом свидетельствует об избегании ею районов со сложными расчлененными грунтами. Эта же закономерность характерна и для длинноперого малорота, который чаще всего и в больших количествах отмечался исключительно у юго-восточного побережья Камчатки на глубинах 250–300 м (Orlov et al., 2002; Орлов, Токранов, 2006). Характер батиметрического распределения дальневосточного малорота в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Камчатки очень напоминает таковой малорота Стеллера, а его повышенные концентрации зарегистрированы на южном склоне подводного поднятия внешнего хребта Курильской гряды и у юго-восточной оконечности полуострова на глубинах до 300 м.

Бородавчатая камбала в прикамчатских водах встречается повсеместно на глубинах 100–824 м. Ее пространственное распределение в различные сезоны сходно, а наибольшие уловы (свыше 20 экз. за часовое траление) постоянно отмечаются на вполне определенных локальных участках материкового склона. Несмотря на широкий батиметрический диапазон обитания бородавчатой камбалы, преобладающее большинство ее особей (63–83 %) в течение всего года держится в интервале 400–600 м при температурах у дна 2.0–3.5 °С. Однако у нижней границы распространения встречаются преимущественно наиболее крупные рыбы (Tokranov, Orlov, 2003). В отличие от бородавчатой глубоководная камбала зарегистрирована только в тихоокеанских водах, причем относительно часто она попадает лишь на западном склоне подводного поднятия северного звена внешнего хребта Курильской гряды и у юго-восточной

оконечности полуострова в диапазоне глубин 400–600 м. На этих участках существуют квазистационарные круговороты, в пределах которых, вероятно, происходит развитие пелагической молоди и ее дальнейшее оседание на дно (Орлов, Токранов, 2006).

ГЛАВА 2. РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ДОННОЙ ИХТИОФАУНЫ

2.1. Виды семейств Cottidae, Hemitripterae, Psychrolutidae, Agonidae, Liparidae, Stichaeidae, Zoarcidae, Zaproridae и Ammodytidae.

Поскольку преобладающее большинство представителей этих семейств в прибрежных водах Камчатки не являются промысловыми объектами (отдельные виды сегодня рассматриваются лишь как потенциальные объекты промысла), сведения об их размерно-весовых показателях и продолжительности жизни до последнего времени были крайне ограничены. Выполненные нами исследования позволили получить представления о размерно-возрастной структуре целого ряда массовых видов донных и придонных рыб перечисленных семейств в прикамчатских водах.

Такие виды как камчатский *Artediellus camchaticus* и черноперый *Artedilichthys nigripinnis* крючкорог, ицел Перминова *Icelus perminovi*, колючий *I. spiniger*, черноносый *I. canaliculatus* и восточный двурогий *I. spatula* ицелы, *Thyriscus anoplus*, остроносый *Triglops pingelii*, вильчатохвостый *T. forficatus* и большеглазый *T. scepticus* триглосы (Cottidae), щинотос Бартон *Aspidophoroides bartoni*, четырехрогий гипсагон *Hypsagonus quadricornis*, двенадцатигранная *Occella dodecaedron*, игловидная *Pallasina aix*, тонкохвостая *Sarritor frenatus* и тонкорылая *S. leptorhynchus* лисички (Agonidae), стихеопсис Невельского *Stichaeopsis nevelskoi* и стреловидный *Lumpenus sagitta* люмпен (Stichaeidae), тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* (Ammodytidae) являются мелкими, относительно короткоцикловыми видами рыб, максимальные размеры которых, как правило, не превышают 15–25 см и 100–200 г, а предельный возраст – 8–10 лет (Приложение, рис. 7, 8). Основу их популяций (около 60–80 %), по нашим данным, составляют особи всего двух–четырех возрастных групп. К категории относительно короткоцикловых можно также отнести чешуехвостого получешуйника *Hemilepidotus zapus*, северную дальневосточную широколобку *Megalocottus platycephalus* (Cottidae), осетровую *Podothecus accipenserinus* и дальневосточную *P. sturioideus* лисичек (Agonidae), аллокарепрокта Джордена *Allocareproctus jordani*, перчаточника Беккера *Palmoliparis beckeri*, чернопалого *Careproctus zachirus* и чернохвостого *C. melanurus* карепроктов, морского слизня Коллетта *C. colletti*, темного элассодиска *Elassodiscus obscurus* (Liparidae) и длиннорылого люмпена *Lumpenella longirostris* (Stichaeidae), продолжительность жизни которых не превышает 10 лет,

хотя их размерно-весовые показатели заметно выше (до 30–40 см и 0.5–1 кг).

Целый ряд других представителей этих семейств, таких как многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, керчак-яок *M. jaok*, белобрюхий *Hemilepidotus jordani* и пестрый *H. gilberti* – получешуйники, широколобый *Gymnacanthus detritus*, узколобый *G. galeatus* и нитчатый *G. pistilliger* – шлемоносцы (Cottidae), бычок-ворон *Hemitripterus villosus* (Hemitripterae), мягкий *Malacocottus zonurus* и щетинистый *Dasycottus setiger* – бычки (Psychrolutidae), *Careproctus furcellus*, шершавый *C. rastrinus*, высокотелый *C. roseofuscus*, большоголовый *C. cf. cyclocephalus*, широколобый *C. cypselurus* – карепрокты, щелеглазый морской слизень *Crystallichthys mirabilis*, короткоперый элассодиск *Elassodiscus tremebundus*, охотский липарис *Liparis ochotensis*, *Paraliparis grandis* и симуширская полипера *Polypera simushirae* (Liparidae), колющий люмпен *Acantholumpenus mackayi* (Stichaeidae), бурополосый *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейный *L. albolineatus* – ликоды (Zoarcidae), запрора *Zaprora silenus* (Zaproridae), можно охарактеризовать как рыб со средней продолжительностью жизни (12–20 лет) и крупными (или относительно крупными) размерами (более 40–50 см и 1–2 кг, но у отдельных видов – свыше 70–80 см и 5–6 кг). В отличие от короткоциклового вида основу их популяций (свыше 70–80 %), по нашим данным, составляют особи не менее четырех-пяти возрастных групп (Приложение, рис. 9).

2.2. Виды семейства Pleuronectidae.

Нами исследована размерно-возрастная структура четырех представителей камбал прикамчатских вод – бородавчатой *Clididerma asperrimum*, звездчатой *Platichthys stellatus*, желтобрюхой *Pleuronectes quadrituberculatus* и полярной *P. glacialis*. Несмотря на то что три первых вида входят в состав разных ихтиоценозов (соответственно мезобентального, сублиторального и элиторального), все они характеризуются крупными размерами (более 50 см и 2 кг) и продолжительностью жизни свыше 20 лет (Токранов, Заварина, 1992; Токранов, 1993; Токранов, Орлов, 2002; Tokranov, Orlov, 2003). Основу их популяций (около 70–80 %), по нашим данным, составляют особи не менее пяти-семи возрастных групп. В отличие от этих представителей семейства, полярная камбала – сравнительно мелкий и короткоциклового вида рыб, размеры которого в прибрежных водах Камчатки не превышают 30 см и 300 г, а предельный возраст – 8 лет. Основу его популяции (свыше 70 %), по нашим данным, составляют особи всего трех возрастных групп, причем доминируют среди них сеголетки.

2.3. Виды семейства Sebastidae.

Наиболее сложная размерно-возрастная структура в прикамчатских водах характерна для морских окуней родов *Sebastes* и *Sebastolobus*. Несмотря на противоречивость имеющихся в настоящее время сведений о продолжительности жизни этих рыб (Новиков, 1974; Leman, Beamish, 1984; Beamish, McFarlane, 1987; Токранов, Давыдов, 1998; Орлов, Абрамов, 2001 и др.), все

исследователи относят их к категории долгоживущих представителей донной и придонной ихтиофауны, из которых алеутский *Sebastes aleutianus* и северный *S. borealis* морские окуни отличаются наибольшими размерно-весовыми показателями. Максимальная длина первого из них в северной части Тихого океана достигает 96-97 см (Clemens, Wilby, 1961; Phillips, 1957), второго – 120 см (Новиков, 1974). В период наших исследований зарегистрированы особи алеутского окуня размерами 78 см и 8.2 кг (Токранов, 1998), северного – 116 см и 23 кг (Токранов, Давыдов, 1998). Причем максимальные величины размерно-весовых показателей у последнего из них в западной части Берингова моря были существенно выше, чем у Командорских островов и в водах Восточной Камчатки, что соответствует общей закономерности увеличения размеров особей одного и того же вида в более северных районах по сравнению с южными. По нашим определениям, продолжительность жизни алеутского окуня в прикамчатских водах составляет не менее 30, а северного – не менее 40 лет. Причем поскольку максимальные значения возраста были определены не у самых крупных особей (их чешуя и отоиды в наших сборах отсутствовали), исходя из предельных размеров данных видов морских окуней, с большой степенью вероятности можно предполагать присутствие в уловах и более старых рыб. В связи со значительной продолжительностью жизни, основу популяции алеутского (около 90 %) и северного (86 %) морских окуней в прикамчатских водах составляют особи 12–15 возрастных групп.

Хотя тихоокеанский окунь *Sebastes alutus* – сравнительно мелкий вид морских окуней, максимальная длина которого составляет 53 см, а масса – 2.15 кг (Фадеев, 1984; Снытко, 1986, 2001; Токранов, 2001), различными исследователями он также относится к долгоживущим представителям придонной ихтиофауны (Новиков, 1974; Chilton, Beamish, 1982; Снытко, 1986, 2001). В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов во время исследований размеры этого окуня достигали 51 см, а масса – 1.58 кг (Токранов, 2004). По нашим определениям, продолжительность его жизни в прикамчатских водах составляет не менее 25 лет. Однако, в отличие от алеутского и северного морских окуней, основу популяции повсеместно в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки формируют особи лишь 4 возрастных групп, доля которых в различные годы варьировала от 53 до 76 %.

Аляскинский шипошек *Sebastolobus alascanus* относится к сравнительно крупным видам морских окуней, предельные размеры которого в северной части Тихого океана достигают 80 см и 8 кг (Новиков, 1974; Токранов, Новиков, 1997). Длинноперый шипошек *S. macrochir*, наоборот, – один из наиболее мелких представителей этого семейства, максимальные известные размеры которого – 46 см и 1.15 кг (Дудник и др., 1995; Орлов, 1996). Как и многие другие виды морских окуней, шипошки характеризуются большой продолжительностью жизни. По данным различных исследователей, предельный возраст аляскинско-

го шипошека оценивается в 25–30 (Новиков, 1974), а длинноперого – в 20–30 лет (Новиков, 1974; Володин, 1996). По нашим определениям, продолжительность жизни обоих видов в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов составляет не менее 30 лет (Токранов, Новиков, 1997; Токранов, 2000). В связи с этим, основу популяций аляскинского и длинноперого шипошеков (от 72 до 84 % в различные годы) в прикамчатских водах формируют, как правило, особи 8–10 возрастных групп (Приложение, рис. 10).

2.4. Угольная рыба *Anoplopoma fimbria*.

Угольная рыба относится к числу сравнительно крупных представителей ихтиофауны северной части Тихого океана, максимальные размеры которых достигают 120 см и 25.4 кг (Новиков, 1974; Кодолов, 1986; Mecklenburg et al., 2002). По нашим данным, в отличие от северо-восточной части Тихого океана, в настоящее время в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов отмечаются как взрослые, половозрелые особи угольной рыбы длиной 47–112 см с массой тела 1–16.4 кг (они держатся в верхней батииали на глубинах свыше 300 м), так и неполовозрелая молодь размером 18–40 см, обитающая в шельфовой зоне (Токранов, 1997, 2002; Токранов, Орлов, 2006, 2007). Сведения о продолжительности жизни угольной рыбы довольно противоречивы. По данным одних исследователей (Новиков, 1974; Кодолов, 1986), она достигает 20, других – 70 (Beamish, MacFarlane, 2000) и даже 94 лет (Munk, 1991). По нашим определениям, в верхней батииали юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов отмечаются особи угольной рыбы в возрасте до 15 лет. Но основу уловов (75–88 %) повсеместно, как и во всех других частях ареала, составляют 3–4 возрастные группы, являющиеся, как правило, 6–10-годовиками. Сравнение наших материалов по размерно-возрастному составу угольной рыбы в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов с данными 1960-х гг. (Новиков, 1974) свидетельствует о резком увеличении средних размерно-весовых показателей и возраста вылавливаемых рыб. По-видимому, это обусловлено, с одной стороны, начавшимся в 1980-е гг. возрастанием численности угольной рыбы в северо-восточной части Тихого океана и величины подходов скоплений ее крупных половозрелых особей к тихоокеанскому побережью Камчатки и северных Курильских островов, с другой – низкой интенсивностью эксплуатации запасов этого вида в верхней батииали данного района.

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБ РАЗЛИЧНЫХ СЕМЕЙСТВ

3.1. Виды семейств Cottidae и Hemitripteraeidae.

Многие исследователи (Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1987 и др.) отмечали у цело-

го ряда рогатковых наличие полового диморфизма в экстерьерных признаках (окраска, величина плавников, анальная папилла) и размерах половозрелых самцов и самок. Нами установлено, что у всех исследованных видов родов *Artediellus* (камчатский крючкорог *A. camchaticus*), *Gymnacanthus* (широколобый *G. detrisus*, узколобый *G. galeatus* и нитчатый *G. pistilliger* шлемоносцы), *Hemilepidotus* (пестрый *H. gilberti*, белобрюхий *H. jordani* и чешуехвостый *H. zapus* получешуйники), *Icelus* (ицел Перминова *I. perminovi*, черноносый *I. canaliculatus*, восточный двурогий *I. spatula* и колючий *I. spiniger* ицелы), *Megalocottus* (северная широколобка *M. platycephalus*), *Melletes* (бычок-бабочка *M. papilio*), *Myoxocephalus* (многоиглый керчак *M. polyacanthocephalus* и керчак-як *M. jaok*), *Rastrinus* (жесткочешуйный бычок *R. scutiger*), *Thyriscus* (*T. anoplus*), *Triglops* (вильчатохвостый *T. forficatus*, остроносый *T. pingelii* и большеглазый *T. scepticus* триглопсы) хорошо выражен половой диморфизм в экстерьерных признаках, комплекс которых позволяет практически безошибочно визуально различать особей разного пола. Самцы этих видов рогатковых окрашены значительно ярче, чем самки; для них характерно наличие дополнительных образований в виде погруженных в кожу шипиков и бляшек, пестилл, костных гребней, бугорков и папиллообразных отростков на внутренней стороне лучей брюшных и грудных плавников. У самцов некоторых видов имеется также анальная (урогенетальная) папилла. Относительные размеры их плавников (особенно длина брюшных и высота спинных) достоверно больше, чем у самок (Токранов, 1993, 1994, 1995, 1999; Токранов и др., 2003; Токранов, Орлов, 2005, 2006).

Наряду с половым диморфизмом в экстерьерных признаках, у большинства представителей семейств Cottidae и Hemitripterae он также проявляется в различных размерах половозрелых самцов и самок. Причем у одних видов (например, камчатского крючкороба, ицелов, керчаков, триглопсов, северной широколобки, шлемоносцев, бычка-ворона *Hemilepidotus villosus*) самцы значительно мельче самок, созревают в более раннем возрасте (что ведет к существенному увеличению их доли в нерестовой части популяции) и отличаются меньшей продолжительностью жизни. Поэтому среди крупных особей доля самок резко увеличивается, достигая 100 % среди рыб максимальных размеров (Приложение, рис. 11). У других видов (например, пестрого и белобрюхого получешуйников), наоборот, размеры одновозрастных самок и самцов довольно сходны, но по мере роста относительная доля последних возрастает, в связи с чем преобладающее большинство самых крупных особей представлены самцами (Токранов, 1988).

Для всех исследованных видов рогатковых общей чертой размножения является единовременный характер нереста, о чем свидетельствует наличие в яичниках одной порции ооцитов старшей генерации и ооцитов резервного фонда. Однако по срокам и районам размножения они заметно различаются. Среди массовых видов можно выделить две экологические группы, раз-

личающиеся сроками и условиями нереста, размерно-половой структурой, средними значениями плодовитости и воспроизводительной способностью. Нерест керчаков и шлемоносцев происходит в зимний период в нижней части шельфа при невысокой положительной придонной температуре, в основном на песчаных и илито-песчаных грунтах с примесью мелких камней. В отличие от них пестрый, белобрюхий получешуйники и бычок-ворон нерестуют в августе–сентябре в зоне прибрежных камней и скал при сравнительно высокой придонной температуре. Отнерестившиеся самки получешуйников уходят за пределы прибрежного мелководья. Самцы же этих рогатковых мигрируют с нерестилищ по завершении развития икры, которую они охраняют (Горбунова, 1964; Токранов, 1988).

3.2. Виды семейства Agonidae.

По нашим данным, у всех исследованных видов морских лисичек, так же, как и у представителей двух предыдущих семейств, в той или иной степени выражен половой диморфизм в окраске и величине плавников, а у японской *Percis japonica*, тонкорылой *Sarritor lepthorhynchus* лисичек и щитоноса Бартонна *Aspidophoroides bartoni* – и в размерах половозрелых особей разного пола (самцы мельче самок). Самцы морских лисичек окрашены ярче, чем самки; у них контрастнее выражены пятна и полосы на теле и плавниках. Относительные величины отдельных плавников (у осетровой *Podothecus accipenserinus* и дальневосточной *P. sturioideis* лисичек – всех) самцов морских лисичек больше, чем у самок, причем максимальные различия наблюдаются в длине брюшных плавников. У представителей рода *Podothecus* они столь значительны, что позволяют безошибочно визуальнo различать особей разного пола (Токранов, 1992).

Среди морских лисичек хорошо выделяются две группы, различающиеся размерно-половой структурой (Приложение, рис. 12). У представителей первой из них (японской, тонкорылой лисичек и щитоноса Бартонна) среди мелких рыб доминируют самцы, но по мере увеличения размеров возрастает доля самок, достигая 100 % среди самых крупных рыб. У представителей второй группы (осетровая и дальневосточная лисички), наоборот, относительное количество самок от высокого у мелких рыб уменьшается до нуля в группах особей максимальных размеров.

Большинство исследованных видов морских лисичек, за исключением дальневосточной, нерестятся в весенне-летний период: японская и тонкорылая – в марте–апреле (глубины 180–260 м), щитонос Бартонна – в апреле–мае (глубины 50–120 м), осетровая и двенадцатигранная *Ocella dodecaedron* – в мае–июне (первый на глубинах 30–70 м, второй – менее 30 м). Дальневосточная лисичка выметывает икру в августе–сентябре на глубинах 20–50 м. Нерест у всех исследованных видов единовременный, о чем свидетельствует наличие в яичниках самок порции зрелых ооцитов и ооцитов резервного фонда. Для представителей этого семейства характерна сравнительно невысокая

индивидуальная плодовитость, не превышающая в среднем 0.5–6 тыс. икринок (Токранов, 1991).

3.3. Восточная бельдюга *Zoarces elongatus*.

Как показали результаты изучения репродуктивной биологии восточной бельдюги в водах Хоккайдо (Koya et al., 1993, 1994, 1995), данному виду присуще живорождение, как и обитающей в бассейне Атлантического океана европейской бельдюге *Zoarces viviparus* (Андрияшев, 1954). К сожалению, наши исследования охватывают лишь летние месяцы (июль–август), когда яичники самок восточной бельдюги, по данным японских ученых (Koya et al., 1993), находятся в стадии позднего вителлогенеза. По завершении этого периода самцы и самки восточной бельдюги спариваются (на западнокамчатском шельфе это происходит, вероятно, во второй половине августа в прибрежной зоне на глубинах менее 20 м, где в это время наблюдаются наибольшие концентрации зрелых самок), а затем в сентябре в овариальной полости последних начинается формирование эмбрионов, которое, судя по результатам исследований, выполненных у берегов Хоккайдо, продолжается в течение нескольких месяцев до марта–апреля, когда самки восточной бельдюги выметывают вполне сформированных мальков размером до 61 мм (Koya et al., 1993).

Нами установлено, что характерная особенность воспроизводительной системы восточной бельдюги – функционирование у всех ее самок только левого яичника, что, очевидно, обусловлено значительными размерами зрелых икринок (5–6 мм) и последующим длительным развитием эмбрионов внутри материнского организма при довольно малом объеме брюшной полости самой рыбы. Индивидуальная плодовитость этого вида в прикамчатских водах Охотского моря варьирует от 9 до 125, составляя у преобладающего большинства самок (около 74 %) всего 20–60 икринок. Отличительная особенность половой структуры данного представителя семейства Zoarcidae на западнокамчатском шельфе – резкое преобладание самок над самцами (в 3.8 раза) в нерестовой части популяции. Причем по мере увеличения размеров восточной бельдюги относительное количество первых возрастает, достигая 100 % среди наиболее крупных особей (Токранов, 2005).

3.4. Угольная рыба *Anoplopoma fimbria*.

Известно (Орлов, Бирюков, 2003; Токранов, Орлов, 2006), что зрелые самцы угольной рыбы значительно мельче самок. По нашим данным, максимальные размеры первых из них в период наблюдений в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов не превышали 79 см и 5.9 кг, тогда как у вторых составляли не менее 100 см и 11.5 кг. Причем, если среди мелких особей и в целом самцы преобладают почти в 1.5 раза (Орлов, Бирюков, 2003), то начиная с 70 см относительное количество самок резко возрастает, достигая 100 % среди особей размером свыше 80 см.

В отличие от многих других представителей глубоководной ихтиофауны, угольная рыба созревает довольно рано: в Ванкуверо-Орегонском районе –

в возрасте 2–4 лет при длине 43–56 см, в заливе Аляска – в 3–4 года при длине 48–52 см, у Алеутских островов – в 5–6 лет при длине 50–60 см (Новиков, 1974), а в Беринговом море – в 3–4 года при длине 46–55 см (Куликов, 1965; Кодолов, 1968). По имеющимся в литературе данным (Новиков, 1974), в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов угольная рыба становится половозрелой в возрасте 4–5 лет при длине 54–60 см, причем самцы при несколько меньших размерах. Согласно результатам наших исследований, минимальная длина зрелых особей угольной рыбы в этом районе составила 56 см. Все более мелкие экземпляры являлись неполовозрелыми.

В настоящее время нет единого мнения относительно воспроизводства угольной рыбы в прикамчатских и прикурильских водах Тихого океана. Ю. И. Дудник с соавторами (1998), допуская саму возможность нереста, считают, что термический режим в этом районе мало пригоден для нормального развития личинок и мальков угольной рыбы, обитающих в верхних слоях океана, где в весенние месяцы температуры близки к нулю. Н. П. Новиков (1994), наоборот, полагает, что благодаря возможности молоди угольной рыбы адаптироваться к низким температурам (Sogard, Olla, 1998), вероятность выживания ее здесь достаточно высока. Неоднократные поимки в 1995–2002 гг. преднерестовых и текучих особей угольной рыбы в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов (Токранов, 2002; Орлов, Бирюков, 2003; Orlov, Biryukov, 2005), на наш взгляд, доказывают, что нерест этого вида в данном районе, несомненно, имеет место. Поскольку установлено, что в период предполагаемого нереста (который здесь, вероятно, начинается в конце декабря и заканчивается в апреле–мае) угольная рыба сосредотачивается в зоне действия квазистационарных круговоротов, где температура на несколько градусов выше, чем в окружающих водах (Орлов, Бирюков, 2003), ее пелагическая икра и личинки защищены от разноса и выживание молоди вполне вероятно. Участвовавшие же случаи поимки сеголеток угольной рыбы в последние годы в прибрежных водах Восточной Камчатки и северных Курильских островов, возможно, как раз и служат подтверждением размножения этого вида у азиатского побережья. Но, тем не менее, вопрос о принципиальном выживании ранней молоди угольной рыбы в северо-западной части Тихого океана, по нашему мнению, могут решить лишь специализированные ихтиопланктонные съемки.

ГЛАВА 4. ПИТАНИЕ РЫБ РАЗЛИЧНЫХ СЕМЕЙСТВ

4.1. Виды семейств *Cottidae*, *Hemitriptoridae* и *Psychrolutidae*.

Поскольку видовой состав этих трех семейств, а также размеры различных видов и биотопы их обитания в прикамчатских водах отличаются значительным разнообразием, по типу питания среди них можно выделить хищников (многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, керчак-як *M. jaok*,

северная дальневосточная широколобка *Megalocottus platycephalus*, бычок-ворон *Hemitripterus villosus*), бентоихтиофагов (пестрый *Hemilepidotus gilberti*, белобрюхий *H. jordani* и чешуехвостый *H. zapus* получешуйники, колючий ицел *Icelus spiniger*, щетинистый бычок *Dasycottus setiger*), нектобентоихтиофагов (восточный двурогий ицел *Icelus spatula*, *Thyriscus anoplus*), бентофагов (камчатский *Artediellus camchaticus* и черноперый *Artediellichthys nigripinnis* крючкороги, узколобый *Gymnacanthus galeatus* и нитчатый *G. pistilliger* шлемоносцы, мягкий бычок *Malacocottus zonurus*), нектобентофагов (широколобый шлемоносец *Gymnacanthus detrisus*, черноносый ицел *Icelus canaliculatus*, ицел Перминова *I. perminovi*, жесткочешуйный бычок *Rastrinus scutiger*, остроносый *Triglops pingellii* триглопс) и бентомакропланктофагов (вильчатохвостый *Triglops forficatus* и большеглазый *T. szepticus* триглопсы).

4.1.1. Хищники. По способу питания многоилгый керчак, керчак-яок, северная дальневосточная широколобка и бычок-ворон являются хищниками-засадчиками, которые ведут сравнительно малоподвижный образ жизни, при добывании пищи маскируются на грунте и хватают добычу на расстоянии, не требующем значительного перемещения (Токранов, 1992; Максименков, Токранов, 1992). Нами установлено, что спектры питания обоих керчаков очень разнообразны и включают около 100 представителей из 18–22 крупных таксонов не ниже отряда (Приложение, табл. 1). Однако основа биомассы (около 90 %) каждого из них формируется за счет лишь двух групп организмов – рыб и десятиногих ракообразных. Первые представлены преимущественно минтаем *Theragra chalcogramma* и камбалами (в основном сахалинской *Limanda sakhalinensis* и желтоперой *L. aspera*); вторые – крабами сем. *Majidae* (*Chionoecetes opilio*, *Hyas coarctatus*). У обоих керчаков хорошо выражены сезонные изменения пищи, общая закономерность которых заключается в том, что от лета к зиме потребление рыб сокращается, а десятиногих раков и некоторых других компонентов, наоборот, возрастает. В отличие от них пищевой спектр бычка-ворона значительно уже и состоит лишь из 22 представителей 5 групп кормовых организмов. Но основной пищей (99 % по массе) в течение всего года ему служат исключительно рыбы, из которых наибольшее значение имеют камбалы (главным образом хоботная *Myxopsetta proboscidea* и желтоперая *Limanda aspera*), стихеевые (преимущественно колючий *Acantholumpenus tuckayi* и стреловидный *Lumpenus sagitta* люмпены) и минтай. Причем первые доминируют летом, а последний – зимой (Токранов, 1992). Обитающими круглый год в зоне прибрежного мелководья стихеевыми бычок-ворон питается только в летние месяцы, что, на наш взгляд, связано с его сезонной миграцией на зимовку в верхнюю зону материкового склона. Судя по изменениям индексов наполнения желудка, у этих трех видов в течение года наблюдается сходная динамика питания: интенсивность потребления пищи нарастает от зимы к лету, достигая максимума в июне–июле, затем происходит ее снижение до минимума в декабре–феврале (Токранов, 1986, 1992).

У всех трех донных хищников ярко выражены возрастные изменения состава пищи. Молодь обоих керчаков длиной до 15–16 см питается главным образом бокоплавами и креветками, т. е. является бентофагами (Николотова, 1977; Токранов, 1986). У рыб размером 16–25 см наблюдается смешанный тип питания, а особи длиной свыше 26 см в возрасте 3 лет и более переходят к хищному образу жизни, потребляя сначала мелких стайных рыб (песчанка, мойва, стихеевые), а затем камбал и минтая (Токранов, 1986; Борец, 1997; Напазаков, Чучукало, 2003; Чучукало, 2006). По имеющимся в литературе данным (Mito et al., 1999), в восточной части Берингова моря мелкие особи многоиглого керчака также питаются преимущественно молодью крабов-стригунов, а крупные – рыбой. Сходный состав пищи у этого вида рогатковых отмечается в северо-восточной части Японского моря (Ким, 2001) и в заливе Петра Великого (Панченко, Пушина, 2004).

Бычок-ворон становится хищником-ихтиофагом уже при длине 16–18 см на втором году жизни: основу пищи его особей размером 17–20 см составляют мелкие стихеевые, тогда как у рыб длиной 20–30 см резко возрастает потребление камбал, которые являются основным объектом питания самых крупных особей (Токранов, 1992; Чучукало, 2006).

Таким образом, по мере роста керчаков и бычка-ворона ракообразные и другие беспозвоночные в их рационах постепенно замещаются рыбами, т. е. происходит переход от факультативной к облигатной ихтиофагии. Причем факультативным хищникам-засадчикам – многоиглому керчаку и керчаку-яоку свойственна высокая пластичность питания, дающая возможность использовать значительный набор потенциальных кормовых организмов.

Обитающая в эстуариях и приустьевой зоне рек северная дальневосточная широколобка на ранних стадиях онтогенеза питается представителями планктона (веслоногие рачки), бентоса (бокоплавы, кумовые раки) и нектобентоса (мизиды). На третьем году жизни при длине 18–20 см донные и придонные ракообразные в рационе этого вида замещаются рыбами (преимущественно трехиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus* и мойвой *Mallotus villosus socialis*), т. е., как и керчаки, он переходит к факультативной ихтиофагии. Спектр питания широколобки довольно разнообразен (представители 8 различных групп беспозвоночных и рыб) и подвержен сезонным и возрастным изменениям. При недостатке или отсутствии какого-либо из кормовых объектов она легко переходит на питание другими (Максименков, Токранов, 1992), в том числе отходами (внутренности, жабры, плавники) промышленной переработки тихоокеанских лососей, которые в период их нерестовой миграции со второй половины июля до сентября могут составлять существенную часть рациона (до 11,5 %). Южный подвид дальневосточной широколобки в лагунах Сахалина потребляет также преимущественно мелких стайных рыб – мойву, корюшку и навагу (Чучукало, 2006). В морском побережье в летние месяцы интенсивность его питания очень высока, кроме перечисленных ви-

дов здесь он использует в пищу трехиглую колюшку и сельдь (Гудков, 2004).

4.1.2. Бентоихтиофаги. Все три вида получешуйников – пестрый, белобрюхий и чешуехвостый – в прикамчатских водах, по нашим данным, можно охарактеризовать как бентоихтиофагов с широким пищевым спектром, включающим 100–140 представителей 16 различных групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1985, 1995; Токранов и др., 2003), хотя, по мнению В. И. Чучукало (2006), они скорее нектобентофаги, т. к. рыбная составляющая в их рационе играет все-таки второстепенную роль. Несмотря на возможность использовать значительный набор кормовых организмов (Приложение, табл. 1), основными объектами питания (свыше 60 % от массы пищи) получешуйникам в течение года служат различные донные и придонные ракообразные (у белобрюхого – главным образом Decapoda, у пестрого – Amphipoda и Decapoda, а у чешуехвостого – Cirripedia, Amphipoda и Decapoda). Помимо этих беспозвоночных, существенное значение в их рационах играют мелкие рыбы (представители Cottidae, Psychrolutidae, Stichaeidae, Myctophidae) размером до 5–6 см, развивающаяся икра рыб и многощетинковые черви. У всех трех получешуйников хорошо выражены сезонные и возрастные изменения состава пищи.

Колючий ицел по типу питания, на наш взгляд, также является бентоихтиофагом с довольно разнообразным пищевым спектром, состоящим из представителей 13 различных групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1993), хотя В.И. Чучукало (2006) относит его к бентофагам-ракоедом. Основа биомассы колючего ицела в прикамчатских водах (около 81 %) формируется за счет десятиногих раков (главным образом креветок сем. Hippolytidae, Crangonidae, Pandalidae и раков-отшельников сем. Paguridae) и молоди рыб (в основном камбал и минтая) длиной 32–110 мм. В меньшей степени он использует в пищу такие бентические организмы как бокоплавы и многощетинковые черви. Подобный характер питания колючего ицела отмечен и для восточной части Берингова моря (Wakabayashi, 1986).

К группе бентоихтиофагов, по нашим данным, можно отнести и щетинистого бычка, спектр питания которого несколько уже, чем у других видов рогатковых и включает представителей только 10 групп беспозвоночных и рыб (Токранов, Орлов, 2001). Однако по доминированию объектов питания В. И. Чучукало (2006) характеризует этот вид как нектобентоихтиофага. Основа его биомассы (более 90 %) создается за счет десятиногих ракообразных (в основном молоди обыкновенного краба-стригуна *Chionoecetes opilio* и креветок родов *Pandalus* и *Eualus*), осьминогов рода *Octopus* и рыб (Приложение, табл. 2). Последние представлены главным образом молодью и мелкими видами сем. Cottidae, Liparidae и Agonidae размером 7–20 см, а в осенне-зимние месяцы (ноябрь–декабрь) – еще и сеголетками минтая длиной 11–14 см. Креветки и крабы-стригуны являются основой питания рассматриваемого вида также в Охотском и восточной части Берингова моря (Орлов, 1993; Mito et al., 1999). Видовой же состав потребляемых щетинистым бычком рыб в раз-

личных районах весьма специфичен, что, вероятно, обусловлено различиями в составе их иктофаун (Mito, 1974; Jewett et al., 1989; Орлов, 1993, 1999; Mito et al., 1999).

В связи с отсутствием значительных сезонных изменений глубины обитания щетинистого бычка, основу его пищи как в весенне-летние, так и в осенне-зимние месяцы составляют различные рыбы, осьминоги и десятиногие ракообразные, хотя последние в мае–июне представлены главным образом крабом-стригуном (около 75 % от массы этих раков), а в ноябре–декабре – креветками рода *Pandalus* (84 %). Судя по индексам наполнения желудков, сезонные изменения интенсивности питания у щетинистого бычка незначительны.

Молодь щетинистого бычка питается практически исключительно бокоплавами и мелкими креветками сем. *Pandalidae* и *Hippolytidae*. Однако по мере увеличения размеров значение этих групп кормовых организмов в его рационе резко сокращается (до 2.3 % у особей длиной 31–40 см), но возрастает потребление осьминогов и рыб, которые служат основными пищевыми объектами (около 90 % по массе) наиболее крупных особей щетинистого бычка. В восточной части Берингова моря мелкие особи щетинистого бычка также питаются преимущественно креветками, среднеразмерные, помимо них, потребляют молодь крабов-стригунов, а крупные – еще и молодь минтая (Mito et al., 1999).

4.1.3. Нектобентоихтиофаги.

По типу питания к группе нектобентоихтиофагов из исследованных нами видов рогатковых в прикамчатских водах можно отнести *Thyriscus anoplus* и восточного двурогого ицела.

По нашим данным, *Thyriscus anoplus* характеризуется сравнительно узким пищевым спектром, включающим представителей лишь 6 различных групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1998). Основа его биомассы (около 89 %) формируется за счет трех групп кормовых организмов – Decapoda, Amphipoda и Pisces (Приложение, табл. 3). Первые представлены исключительно креветками, главным образом сем. *Hippolytidae* (несколько видов рода *Eualus* размером 7–33 мм), вторые – различными бокоплавами (преимущественно сем. *Lysianassidae*, *Ampeliscidae*, *Stenothoidae*, *Melphidippidae*) и морскими козочками сем. *Caprellidae* (в основном *Caprella pacifica*), третьи – преимущественно молодью рогатковых (*Cottidae*) и липаровых (*Liparidae*) длиной 12–32 мм. Причем с увеличением размеров *T. anoplus* потребление им различных групп кормовых организмов существенно изменяется: если главной пищей мелким особям (до 100 мм) служат бокоплавы и креветки сем. *Hippolytidae* (96 % по массе), то основу рациона наиболее крупных экземпляров (свыше 120 мм) составляет молодь рыб (43 %) и креветки (29 %), тогда как значение бокоплавов не превышает 5 % по массе.

Известно (Андряшев, 1954), что в арктических морях и северной части Берингова моря пищу восточного двурогого ицела составляют в основном срав-

нительно крупные формы бентоса – креветки (родов *Pandalus* и *Spirontocaris*), Amphipoda, Polychaeta. По-видимому, из-за больших размеров, в тихоокеанских водах северных Курильских островов кроме креветок (представители родов *Nectocrangon*, *Lebbeus*, *Eualus* и *Spirontocaris*) и бокоплавов (Amphipoda) существенную роль в рационе (около 41 % по массе) этого ицела играют мелкие особи и молодь различных рыб (представители семейств Cottidae, Agonidae, Liparidae, Stichaeidae) длиной 12–55 мм (Токранов, Орлов, 2005).

Как и у многих других рыб, с увеличением размеров восточного двурогого ицела потребление им различных групп кормовых организмов несколько изменяется. Так, если основными объектами питания его мелких особей (менее 100 мм) являются бокоплавы, креветки и молодь рыб, то по мере роста ицела значение первых сокращается, а вторых, наоборот, возрастает. Наиболее необычно проявляются возрастные изменения в потреблении восточным двурогим ицелом молоди рыб. В отличие от большинства других представителей сем. Cottidae, у которых рыбная пища играет существенную роль лишь в рационе крупных особей, относительное значение рыб наиболее велико (63.2 % по массе) в пище молоди восточного ицела (до 100 мм). С увеличением размеров ицела доля данного кормового объекта в его рационе заметно сокращается, составляя у самых крупных особей 39.9 %. Подобный характер возрастных изменений относительного значения рыб в пище восточного двурогого ицела скорее всего обусловлен тем, что потребляемая им молодь рыб мала и по своим размерам сопоставима с остальными кормовыми организмами (например, креветками и бокоплавами), тогда как ее весовые показатели существенно превышают таковые у ракообразных. По мере роста восточного двурогого ицела размеры используемых им в пищу креветок резко возрастают, тогда как длина потребляемой молоди рыб изменяется не столь значительно.

4.1.4. Бентофаги.

Оба вида крючкорогов (камчатский и черноперый) по типу питания являются бентофагами. Хотя пищевой спектр первого из них включает около 40 представителей различных систематических групп беспозвоночных, его основные кормовые объекты (около 85 % по массе) – многощетинковые черви (представлены различными видами сем. Phyllodocidae и Maldanidae) и бокоплавы (главным образом такие массовые и крупные формы, как *Anonyx nugax*, *Melita dentata*, *Ampelisca eschrichti* и *A. macrocephala*) (Токранов, 1988). Сезонные изменения спектра питания камчатского крючкорого крайне незначительны: на протяжении всего года видовой состав и соотношение основных пищевых объектов остаются практически неизменными. Однако роль различных кормовых организмов существенно меняется по мере роста. Главная пища особей размером до 10 см (около 70 %) – бокоплавы и другие мелкие ракообразные (Cumacea, Mysidacea, Decapoda). Но уже у рыб длиной 11–12 см их доля сокращается почти в два раза, а у самых крупных особей (свыше 14 см) не превышает 15 % массы пищи. Потребление же многоще-

тинковых червей, наоборот, возрастает. Пищевой спектр черноперого крючкорога в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки также довольно разнообразен (Токранов, 2001). Однако основа его биомассы (около 85 %) формируется за счет лишь одной группы кормовых организмов – Amphipoda, представленной различными бокоплавами (преимущественно сем. Lysianassidae, Ampeliscidae, Stenothoidae, Melphidippidae). Причем эти ракообразные являются главными объектами питания всех особей черноперого крючкорога длиной свыше 74 мм, хотя в рационе наиболее крупных рыб возрастает значение многощетинковых червей (сем. Capitellidae, Sabellidae, Ampharetidae) и креветок сем. Hippolytidae (главным образом рода *Eualus*). Следует отметить, что по мере роста происходит увеличение размеров кормовых организмов, потребляемых черноперым крючкорогом. Например, если в желудках его особей длиной 74–120 мм встречаются бокоплавы размером 4–12 (в среднем – 7) мм, то у более крупных рыб (свыше 130 мм) – 7–24 (в среднем – 11) мм.

Узколобого и нитчатого шлемоносцев также можно охарактеризовать как бентофагов с довольно широкими спектрами питания (Токранов, 1985). Однако основными объектами питания первому из них в прикамчатских водах служат актинии рода *Metridium*, второму (около 70 % по массе) – различные многощетинковые черви и эхиурус *Echiurus echiurus*. По нашим данным, сезонные изменения состава пищи обоих шлемоносцев незначительны и проявляются лишь в ином соотношении второстепенных кормовых организмов. Хотя основными объектами питания особей всех возрастных групп нитчатого шлемоносца являются многощетинковые черви и эхиурус, их значение по мере роста снижается, но увеличивается потребление им двустворчатых моллюсков, десятиногих ракообразных и молоди мойвы *Mallotus villosus socialis*. Главными кормовыми организмами узколобому шлемоносцу размером до 25 см служат двустворчатые моллюски и эхиурус, тогда как доля актиний не превышает 5 % по массе. Но в рационе более крупных рыб значение последних резко возрастает, а у особей длиной свыше 30 см они доминируют. Поскольку и в других районах обитания (северная часть охотоморского шельфа, Японское и Берингово моря) основными объектами питания нитчатому шлемоносцу служат так же, как и в прикамчатских водах, преимущественно многощетинковые черви и бокоплавы (Wakabayashi, 1986; Чучукало и др., 1999; Hoff, 2000; Пушина, 2003), по мнению В.И. Чучукало (2006), его можно назвать бентофагом с широким спектром питания и преобладанием в пище червей и бокоплавов.

К группе бентофагов, по нашим данным, можно отнести и мягкого бычка (Токранов, Орлов, 2001). По сравнению с другими видами рогатковых бентофагов спектр его питания очень разнообразен и включает представителей 23 групп беспозвоночных и рыб, на основании чего В. И. Чучукало (2006) относит этот вид к эврифагам, потребляющим бентос, нектобентос и даже

планктон. Тем не менее, основа биомассы (свыше 76 %) мягкого бычка формируется лишь за счет четырех групп кормовых организмов – Polychaeta, Amphipoda, Gastropoda, Octopoda (Приложение, табл. 2), причем представители двух первых из них преобладают в пище молоди, а двух остальных – в рационе крупных рыб. Среди многощетинковых червей наибольшее значение в пище мягкого бычка имеют виды сем. Phyllodocidae, среди бокоплавов – сем. Lysianassidae, Ampeliscidae, Atylidae, Stenothoidae и Eusiridae. Брюхоногие моллюски были представлены особями с длиной раковины до 30–50 мм (чаще других встречались *Acmea cassis*), а головоногие моллюски – мелкими осьминогами рода *Octopus*. В весенне-летний период определенную роль в рационе мягкого бычка (около 8 % по массе) играют отходы рыбообработки (остатки рыбы и кальмаров), что ранее отмечено для ряда донных представителей ихтиофауны в западной части Берингова моря (Орлов, 1999). Рыбы, по нашим данным, служат лишь случайной пищей мягкому бычку, который потребляет исключительно их молодь (преимущественно сем. Liparidae, Cottidae и Stichaeidae) размером не более 30–40 мм. Сходным составом пищи этот вид обладает и в других районах Северной Пацифики (Mito, 1974; Пущина, 2003; Чучукало, 2006).

У мягкого бычка хорошо выражены сезонные изменения состава пищи. Если в мае–июне основными объектами питания в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов ему служат брюхоногие моллюски и осьминоги, то в осенне-зимние месяцы их значение резко сокращается. Как уже отмечалось, в весенне-летний период определенную роль в рационе этого бычка играют отходы рыбообработки (7.7 % по массе) и усоногие раки Cirripedia (7.3 %), которые в ноябре–декабре в желудках не встречаются. Однако зимой существенно увеличивается потребление многощетинковых червей, бокоплавов и креветок, а также некоторых второстепенных групп кормовых организмов (Ophiuroidea, Holothuroidea, Ascidiacea). Все перечисленные изменения состава пищи, на наш взгляд, связаны с сезонной сменой мягким бычком глубин обитания. Следует отметить, что, судя по величине индексов наполнения и доли пустых желудков, интенсивность питания мягкого бычка в осенне-зимние месяцы по сравнению с весенне-летним периодом также резко снижается.

Как и у многих других рыб, у мягкого бычка хорошо выражены возрастные изменения состава пищи. Основными объектами питания молоди этого вида размером менее 15 см постоянно служат многощетинковые черви и бокоплавы, суммарная доля которых составляет 85–88 % по массе. Однако в рационе особей длиной 16–25 см значение последних резко сокращается, а у самых крупных рыб не превышает 2–5 %. Сходная тенденция, особенно в мае–июне, наблюдается и с потреблением многощетинковых червей, а также некоторых мелких второстепенных объектов питания (Isopoda, Pantopoda). Вместе с тем, по мере увеличения размеров рыб в их пище возрастает роль

целого ряда других кормовых организмов: в весенне-летний период – брюхоногих моллюсков и осьминогов, в осенне-зимний – актиний, сипункулид, офиур и голотурий. Именно эти беспозвоночные и составляют основу питания (54–62 % по массе) самых крупных рыб (свыше 25 см). Следует отметить, что пищевое значение отходов рыбообработки также наиболее велико у рыб максимальных размеров.

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют рассмотреть состав пищи мягкого бычка в различных диапазонах глубин. В целом с увеличением глубины обитания резко суживается спектр питания этого вида (с 17 групп кормовых организмов в нижней части шельфа до 7 в интервале 401–500 м) и сокращается потребление им брюхоногих моллюсков и осьминогов, но возрастает значение бокоплавов, десятиногих раков и морских пауков *Pantopoda*. Только в нижней части шельфа в составе пищи мягкого бычка отмечены отходы рыбообработки и усоногие раки. Подобные изменения спектра питания этого представителя психролютовых, на наш взгляд, объясняются особенностями батиметрического распределения его особей различных размерно-возрастных групп, когда самые крупные рыбы держатся на глубинах 100–200 м, а молодь – у нижней границы обитания.

4.1.5. Нектобентофаги.

В отличие от узколобого и нитчатого, широколобого шлемоносца по типу питания мы относим к нектобентофагам, хотя, по мнению В.И. Чучукало (2006), этот вид – эврифаг с широким спектром питания, использующий в пищу как планктон, так и бентос, а также и нектон. Несмотря на то что пищевой спектр широколобого шлемоносца включает около 70 различных организмов, основной пищей (более 50 % по массе) ему на протяжении всего года служат различные гребневики *Stenophora* и медузы (Токранов, 1985; Борец, 1997). В зимние месяцы их значение возрастает в два с лишним раза по сравнению с летним периодом. Причем если в пище особей широколобого шлемоносца длиной менее 25 см эти желательные беспозвоночные составляют лишь 10 %, то их потребление более крупными рыбами резко возрастает, достигая у рыб максимальных размеров более половины рациона. По мере роста у этого шлемоносца также увеличивается доля десятиногих раков, многощетинковых червей и эхиуруса *Echiurus echiurus*. Хотя в других районах обитания (северное Приморье, север охотоморского шельфа, западная часть Берингова моря) соотношение отдельных групп кормовых организмов в рационе широколобого шлемоносца отличается (Чучукало и др., 1999; Напазаков, Чучукало, 2003; Пущина, 2003), основными объектами питания являются одни и те же группы бентоса и нектобентоса.

Пищевой спектр относящегося к этой группе остроносого триглопса включает представителей 10 различных групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1991). Но его главными пищевыми объектами (около 94 % по массе) являются лишь две группы ракообразных – *Mysidacea* и *Decapoda*. Первая представле-

на исключительно мизидой *Stylomysis grandis*, вторая – креветками сем. Hippolytidae (*Spirontocaris arcuata*, *S. murchiei*, *Eualus macilentus*), Crangonidae (*Crangon dalli*, *Agrion lar lar*) и Pandalidae (*Pandalus goniurus*). Сходный состав пищи для этого триглопса на западнокамчатском шельфе отмечен В.И. Чучукало (2006). Но спектр питания остроносого триглопса подвержен значительным сезонным и возрастным изменениям. В летние месяцы его особи длиной менее 12 см питаются практически исключительно мизидами (94 % по массе). Однако по мере роста рыб значение этих ракообразных в пище остроносого триглопса постепенно сокращается, но возрастает роль креветок, доля которых у самых крупных особей (16–20 см) достигает 50 % по массе. Зимой главными объектами питания этого представителя рогатковых различных размерно-возрастных групп являются креветки, причем их потребление увеличивается с 50 % у особей размером 8–12 см до 86 % по массе у рыб длиной 16–20 см. В пище у молоди остроносого триглопса заметную роль также играют мизиды (18–23 %), а у крупных особей – молодь камбал (11–12 % по массе).

По типу питания черноносый ицел и ицел Перминова – нектобентофаги с довольно широкими пищевыми спектрами, включающими в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки представителей 5–6 различных групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1998). Однако основа биомассы этих видов рогатковых (92–93 %) формируется только за счет двух групп ракообразных – Decapoda и Amphipoda (Приложение, табл. 3). Первые представлены исключительно креветками, главным образом, сем. Hippolytidae (несколько видов рода *Eualus*), вторые – различными бокоплавами (преимущественно сем. Lysianassidae, Ampeliscidae, Stenothoidae, Melphidippidae) и морскими козочками сем. Caprellidae (в основном *Caprella pacifica*, *C. oxyarthra*). Причем с увеличением размеров этих ицелов потребление ими различных групп кормовых организмов существенно изменяется: если главной пищей мелким особям (до 12 см) служат бокоплавы (75–88 %), то основу рациона наиболее крупных рыб составляют креветки (68–87 %). Наряду с изменением состава пищи обоих ицелов, по мере роста происходит увеличение размеров потребляемых ими кормовых организмов.

Среднеразмерным нектобентофагом с довольно узким пищевым спектром, включающим представителей 4 групп беспозвоночных, является и жесткочешуйный бычок (Токранов, Орлов, 2006). Однако основными объектами питания этому виду рогатковых, как и черноносому ицелу и ицелу Перминова, служат различные бокоплавы (около 40 % по массе) и молодь креветок сем. Hippolytidae (31,6 %) размером 7–16 мм (Приложение, табл. 3).

Сопоставление состава пищи жесткочешуйного бычка и четырех других представителей сем. Cottidae (*Icelus perminovi*, *I. canaliculatus*, *I. spatula*, *Thyriscus anoplus*), имеющих сходные с ним размеры и характер распределения в тихоокеанских водах северных Курильских островов (Токранов, 1998а, 1998б), показывает, что основу рациона всех этих рыб составляют две группы

кормовых организмов – Amphipoda и Decapoda. Однако видовой состав данных объектов питания, их относительное значение и размеры в пище каждого из 5 рассматриваемых видов, а также биотопы, в которых происходит основной нагул этих рогатковых, специфичны.

4.1.6. Бентомакропланктофаги.

К этой группе из исследованных нами рогатковых относятся два вида триглопсов – вильчатохвостый и большеглазый, использующих в пищу, наряду с типично бентическими организмами, планктонных ракообразных, находящихся временно в придонном слое воды. Состав их пищи включает представителей 7–8 групп кормовых организмов (Токранов, 1991). Но основным объектом питания (около 97–98 % по массе) в течение года являются лишь две группы ракообразных – Euphausiacea и Amphipoda. Среди эвфаузиид наибольшее значение в пище обоих триглопсов имеет *Thysanoessa raschii*, тогда как Amphipoda у вильчатохвостого триглопса представлены главным образом бокоплавами (*Anonyx nugax*, *Ampelisca eschrichti*, *A. macrocephala*), а у большеглазого – бокоплавами (*Anonyx nugax*, *Ampelisca eschrichti*) и гипериидами (*Parathemisto libellula*, *P. japonica*). Однако у большеглазого триглопса хорошо выражены сезонные и возрастные изменения состава пищи. В летний период основу питания его молоди размером 8–12 см составляют многощетинковые черви, веслоногие, равноногие раки (в сумме около 50 % по массе) и эвфаузииды (30 %). Но у более крупных рыб значение трех первых групп кормовых организмов резко сокращается, тогда как доля эвфаузиид сначала увеличивается до 89–94 % по массе (у рыб длиной 12–20 см), а затем вновь уменьшается (до 48 %) у самых крупных особей. Одновременно возрастает потребление гипериид – от 4 % у мелких до 41 % у наиболее крупных рыб. В восточной части Берингова моря и водах Приморья в весенне-летние месяцы этот триглопс также потребляет в основном эвфаузиид и гипериид (Wakabayashi, 1986; Пушина, 2003). Зимой главными объектами питания большеглазого триглопса всех размерно-возрастных групп у берегов Камчатки являются бокоплавы, доля которых увеличивается с 71 % у особей размером 12–16 см до 91 % у рыб длиной свыше 20 см. В водах Сахалина основу его рациона составляют эвфаузииды и гребневики (Ким, 2001). В отличие от большеглазого, у вильчатохвостого триглопса сезонные и возрастные изменения пищи выражены не столь существенно (Токранов, 1991). Летом главным пищевым компонентом особей всех размерно-возрастных групп этого вида служат эвфаузииды и только в пище самых крупных рыб (24–28 см) заметную роль играют креветки (21 % по массе). Зимой эвфаузииды по-прежнему доминируют в питании всех размерно-возрастных групп вильчатохвостого триглопса (75–79 % по массе), лишь несколько снижается их доля по сравнению с летом.

4.2. Виды семейства Agonidae.

Нами установлено, что все исследованные виды морских лисичек являются бентофагами или нектобентофагами, питающимися преимущественно

мелкими донными и придонными организмами (Приложение, табл. 4). Наиболее разнообразен в прикамчатских водах пищевой спектр дальневосточной *Podothecus sturioides* и осетровой *P. accipenserinus* лисичек, включающий представителей 15–17 групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1992). Но основа биомассы первого вида (около 93 %) формируется за счет 4 (Amphipoda, Euphausiacea, Cumacea, Decapoda), а второго (97 %) – за счет 3 (Amphipoda, Cumacea, Decapoda) групп ракообразных. Среди бокоплавов наибольшее значение в пище этих лисичек имеют виды сем. Lysianassidae, Gammaridae, Ampeliscidae, Oediceratidae, Atylidae; среди кумовых раков – виды родов *Lamprops* и *Diastylis*. Десятиногие ракообразные представлены преимущественно молодью креветок сем. Crangonidae, а эвфаузииды – одним видом *Thysanoessa raschii*. Значительная доля в рационе мелких особей дальневосточной лисички различных планктонных ракообразных (эвфаузиид, гипериид, веслоногих рачков) в водах Охотского моря отмечена и другими исследователями (Табунков, Чернышева, 1985; Кузнецова, 1997; Чучукало, 2006; Чучукало и др., 1999).

Спектры питания тонкорылой *Sarritor lephorhynchus*, тонкохвостой *S. frenatus* лисичек и щитоноса Бартонна *Aspidophoroides bartoni* значительно уже и включают представителей лишь 4–8 групп беспозвоночных (Токранов, 1992; Чучукало, 2006). Основа их биомассы (около 92–97 %) также создается за счет мелких ракообразных: у первого вида – Amphipoda и Euphausiacea, у двух остальных – Amphipoda. Среди бокоплавов в пище этих лисичек доминируют виды сем. Lysianassidae и Ampeliscidae, а среди эвфаузиид, как и у лисичек рода *Podothecus*, – *Th. raschii*.

Хотя в состав пищи двенадцатигранной *Occella dodecaedron* и игловидной *Pallasina aix* лисичек также входят представители 4–7 групп различных беспозвоночных, ее основу (более 99 % по массе) у первого вида составляют исключительно Mysidacea, а у второго – Mysidacea, Euphausiacea, Decapoda. Среди мизид наибольшее значение имеет *Stylomysis grandis*, среди эвфаузиид – *Th. raschii*, а среди десятиногих раков – молодь креветок сем. Hippolytidae (роды *Spirontocaris*, *Eualus*) (Токранов, 1992).

Пищевой спектр черноперой глубоководной лисички *BathYGONUS nigripinnis* включает представителей 6 различных групп ракообразных. Однако основа ее рациона (около 93 %) формируется за счет двух групп кормовых организмов – Amphipoda и Decapoda. Первые представлены различными бокоплавами (преимущество сем. Lysianassidae, Ampeliscidae), вторые – исключительно креветками, главным образом сем. Hippolytidae (несколько видов рода *Eualus*) (Токранов, 2000).

Несмотря на малые размеры северного гипсагона *Hypsagonus quadricornis*, спектр его питания довольно разнообразен и включает представителей 9 различных групп беспозвоночных и молодь рыб. Однако основа его рациона (около 95 %) формируется лишь за счет двух групп кормовых организмов – Amphipoda и Polychaeta. Среди бокоплавов наибольшее значение в

пище этой морской лисички имеют виды сем. *Lysianassidae*, *Stegocephalidae*, *Ampeliscidae*, *Atylidae*, *Eusiridae* и *Caprellidae*, среди многощетинковых червей – представители сем. *Phyllodocidae* и *Maldanidae* (Токранов, Орлов, 2004).

В отличие от всех остальных морских лисичек, питающихся преимущественно (или в значительной степени) донными и придонными ракообразными, основа биомассы (около 99 %) японской лисички *Percis japonica* формируется за счет многощетинковых червей (Токранов, 1992). Аналогичные данные о составе пищи этого вида приводят и другие исследователи (Чучукало, 2006).

Таким образом, все обитающие в прикамчатских водах морские лисички – бенто- или нектобентофаги, питающиеся преимущественно мелкими донными и придонными организмами. Спектры питания одних видов (например, дальневосточной и осетровой лисичек) характеризуются значительными сезонными и возрастными изменениями, других (например, двенадцатигранной лисички и щитоноса Бартон) – относительным постоянством в течение всего года и жизненного цикла.

На основании наших материалов о составе пищи и строении ротового аппарата в прикамчатских водах хорошо выделяются три трофические группировки морских лисичек (Приложение, рис. 13). Первая из них включает только японскую лисичку, обладающую конечным, выдвигающимся ртом и занимающую нишу мезобентофагов, преимущественно использующих в пищу многощетинковых червей размером 6–15 см. Вторая состоит из трех видов – двенадцатигранной, игловидной и черноперой глубоководной лисичек, имеющих верхний или полуверхний рот и занимающих нишу мезонектобентофагов, основа биомассы которых в течение года формируется за счет мелких придонных ракообразных размером до 25–30 мм (мизиды, молодь креветок, бокоплавы). Особенность игловидной лисички – потребление также представителей макропланктона (эвфаузииды), находящихся временно в придонном слое воды, а черноперой глубоководной – значительная доля в рационе таких типично донных рачков как бокоплавы. Северный гипсагон, обладающий конечным ртом и равным значением в рационе бокоплавов и многощетинковых червей, занимает промежуточное положение между представителями двух этих групп. Но наиболее многочисленна в прикамчатских водах третья группировка, включающая 5 видов, – дальневосточную, осетровую, тонкорылую, тонкохвостую лисичек и щитоноса Бартон. Представители этой трофической группировки (за исключением последнего вида) обладают нижним, окруженным усиками ртом и занимают нишу мезобентофагов, питающихся преимущественно мелкими бентическими ракообразными (бокоплавы, кумовые и др.) размером 2–22 мм, а также молодью креветок сем. *Crangonidae* длиной 10–54 мм. Отличительная черта дальневосточной лисички – потребление наряду с бентическими формами в летние месяцы представителей макро- (эвфаузииды), а в зимние – мезопланктона (веслоногие раки), временно концен-

трирующихся в придонном слое воды. В меньшей степени это свойственно и тонкорылой лисичке.

4.3. Виды семейства Liparidae.

Имевшиеся в литературе до недавнего времени сведения по питанию тихоокеанских видов липаровых, за исключением симуширской полиперы в водах северных Курильских островов (Орлов, Питрук, 1996), крайне ограничены и фрагментарны (Фадеев, 1970; Табунков, Чернышева, 1985; Чучукало, 2006) и потому не позволяют даже в первом приближении представить место этих рыб в трофической системе шельфа и верхней зоны материкового склона различных районов северной части Тихого океана.

По нашим данным, преобладающее большинство исследованных видов липаровых является бентофагами или нектобентофагами, питающимися преимущественно донными и придонными организмами (в первую очередь, ракообразными). И лишь охотского липариса *Liparis ochotensis* и симуширскую полиперу *Polypera simushirae* по типу питания можно охарактеризовать как хищников-засадчиков, хотя В.И. Чучукало (2006) первого из них относит к нектобентофагам, а второго – к бентоихтиофагам.

Спектры питания 4 исследованных видов рода *Careproctus* (*C. furcellus*, шершавый *C. rastrinus*, высокотелый *C. roseofuscus* и большеголовый *C. cf. cyclocephalus* карепрокты), а также щелеглазого морского слизня *Crystallichthys mirabilis* и короткоперого элассодиска *Elassodiscus tremebundus* довольно разнообразны и включают представителей 7–8 (у *C. furcellus* – 12) групп беспозвоночных и рыб (Приложение, табл. 5). Но основа биомассы шершавого карепрокта (96 %) формируется лишь за счет одной (Amphipoda, главным образом *Anonyx nugax* размером 8–36 мм), *C. furcellus* (около 84 %) – двух (Amphipoda, Decapoda), а остальных (88–98 %) – трех различных групп кормовых организмов (у щелеглазого морского слизня – Amphipoda, Decapoda, Polychaeta; у короткоперого элассодиска – Amphipoda, Ophiuroidea, Cumacea; у большеголового карепрокта – Decapoda, Euphausiacea, Pisces; у высокотелого карепрокта – Echiurida, Anthozoa, Amphipoda). Среди бокоплавов наибольшее значение в пище отдельных липаровых имеют виды сем. Lysianassidae, Ampeliscidae, Atylidae, Stenothoidae, Eusiridae и Caprellidae; среди десятиногих раков – у щелеглазого морского слизня и *C. furcellus* креветки сем. Crangonidae (виды родов *Crangon* и *Nectocrangon*) размером 10–51 мм, а у *C. cf. cyclocephalus* – сем. Hippolytidae (несколько видов рода *Eualus*) длиной 13–50 мм. Эхиуриды в рационе высокотелого карепрокта были представлены только одним видом *Echiurus echiurus* (в желудках встречались исключительно хоботки этого червя), а Anthozoa – актиниями *Metridium* sp. Среди офиур наибольшую роль в пище короткоперого элассодиска играли *Ophiopholis aculeata* и *Ophiura sarsi*, среди кумовых – представители родов *Lamprops* и *Diastylis*. Все перечисленные липаровые потребляли лишь молодь рыб (преимущественно сем. Liparidae и Cottidae) размером не более 40–50 мм.

Данные полевых анализов свидетельствуют, что главными пищевыми объектами темному элассодиску *Elassodiscus obscurus*, широколобому карепрокту *Careproctus cypselurus* и *Paraliparis grandis* также служат бокоплавы и десятиногие раки. Такие представители рода *Careproctus* как чернохвостый *C. melanurus* и чернопалый *C. zachirus* карепрокты, морской слизень Коллетта *C. colletti*, а также перчаточник Беккера *Palmoliparis beckeri* характеризуются довольно узкими пищевыми спектрами из 2–5 групп беспозвоночных и рыб. Но основными объектами питания им служат различные мелкие креветки, раки-отшельники и бокоплавы (суммарная частота встречаемости превышает 80–90 %). По сравнению с ними, пищевой спектр аллокарепрокта Джордана *Allocareproctus jordani* значительно шире и помимо ракообразных (их частота встречаемости составляет лишь 40 %) включает многощетинковых червей, брюхоногих и головоногих моллюсков, офиур, а также молодь рыб и отходы рыбообработки.

В отличие от всех этих видов морских слизней, основа биомассы охотского липариса (свыше 99 %) создается за счет десятиногих ракообразных и рыб, а симуширской полиперы (более 97 %) – только за счет рыб. Среди первых в пище охотского липариса доминируют крабы сем. Majidae (преимущественно краб-стригун *Chionoecetes opilio*) с шириной карапакса 1–4 см, среди вторых – вильчатохвостый *Triglops forficatus* и большеглазый *T. scepticus* триглопсы (сем. Cottidae) длиной 6–21 см. Главные же кормовые объекты симуширской полиперы, по нашим данным, – короткоперый элассодиск и карепрокт *C. furcellus* размером соответственно 18–38 и 26–43 см. Ведущую роль первого из них в рационе симуширской полиперы ранее отмечали и другие исследователи (Орлов, Питрук, 1996).

4.4. Виды семейств Bathymasteridae, Stichaeidae и Anarhichadidae.

По типу питания обозначенный батимастер *Bathymaster signatus* – бентоихтиофаг с обширным и довольно разнообразным пищевым спектром, включающим представителей 13 различных групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1998). Однако основа его биомассы (более 85 %) формируется лишь за счет 4 групп кормовых организмов – Amphipoda, Decapoda, Gastropoda и молоди рыб. Первые представлены различными бокоплавами (преимущественно сем. Lysianassidae, Ampeliscidae), вторые – в основном раками-отшельниками рода *Pagurus*, третьи – главным образом кладками брюхоногих моллюсков. Среди молоди рыб преобладают сеголетки минтая *Theragra chalcogramma*. Как и у многих других видов рыб, с увеличением размеров батимастера потребление им различных групп кормовых организмов существенно изменяется: если главной пищей мелким особям (до 25 см) служат бокоплавы и креветки сем. Hippolytidae (свыше 70 % по массе), то в рационе более крупных рыб (26–36 см) значение последних резко сокращается, а в качестве объектов питания заметную роль наряду с бокоплавами начинают играть раки-отшельники, кладки брюхоногих моллюсков и молодь рыб. Наряду с изменением каче-

ственного состава пищи батимастера, по мере роста происходит увеличение размеров потребляемых им кормовых организмов: так, если в желудках его мелких особей (до 25 см) встречаются пищевые организмы длиной 7–25 мм, то у наиболее крупных рыб (свыше 30 см) – 12–118 мм.

Нами установлено, что колючий *Acantholumpenus mackayi*, стреловидный *Lumpenus sagitta*, длиннорылый *Lumpenella longirostris* люмпены и стихеопсис Невельского *Stichaeopsis nevelskoi* – типичные бентофаги, в состав пищи которых входят представители 12 различных групп бентоса (Токранов, 1990). Но, несмотря на довольно широкие спектры питания этих рыб, основными пищевыми объектами (около 69–87 % по массе) им служат многощетинковые черви (сем. *Phyllodocidae*, *Maldanidae*, *Oweniidae*, *Pectinariidae*) (Приложение, табл. 6). В качестве дополнительной пищи исследованные стихеевые используют двусторчатых моллюсков и бокоплавов. Сходный характер питания у длиннорылого люмпена наблюдается и в других районах его обитания (Чучукало и др., 1999; Антоненко и др., 2004; Чучукало, 2006). Правда, молодь этого вида, а также тихоокеанского пятнистого люмпена *Leptoclinus maculatus diaphanocarus* в определенные периоды может питаться исключительно планктонными организмами (Кузнецова, 1997, 2005).

В отличие от перечисленных видов стихеевых, длинноперая мшанковая собачка *Bryozoichthys lysimus* является бентофагом с довольно узким пищевым спектром, включающим представителей 5 групп беспозвоночных. Однако основными объектами питания (более 90 % по массе) ей также служат многощетинковые черви (Токранов, Орлов, 2004).

Результаты исследований позволяют сделать вывод, что главную пищу стихеевых составляют мелкие бентические организмы (3–6 % длины рыбы), преимущественно закапывающиеся в грунт, а также молодь и фрагменты крупных форм бентоса. Специализированное питание этими пищевыми объектами обусловлено особенностями образа жизни и внешнего строения стихеевых (малоподвижные донные рыбы с угревидной формой тела и относительно маленьким ртом) и дает возможность сравнительно немногочисленным представителям сем. *Stichaeidae* избежать пищевой конкуренции с такими массовыми бентофагами прикамчатских вод, как камбалы, рогатковые (*Cottidae*) и морские лисички (*Agonidae*). В свою очередь, особенности батиметрического распределения отдельных видов самих стихеевых, занимающих сходную пищевую нишу мезобентофагов, позволяют снизить напряженность пищевых взаимоотношений между ними.

Имеющиеся в литературе сведения о составе пищи дальневосточной зубатки *Anarhichas orientalis* крайне ограничены. Известно, что ее молодь размером до 20 см в Охотском море в летние месяцы питается гипериидами, крылоногими моллюсками, эвфаузидами и мелкими рыбами (Чучукало, 2006). Взрослые особи зубатки в Авачинской бухте потребляют раков-отшельников и брюхоногих моллюсков родов *Buccinum* и *Neptunea* (Андряшев, 1954). Нами

установлено (Токранов, 2003), что на западнокамчатском шельфе основными объектами питания дальневосточной зубатки служат различные двусторчатые моллюски (главным образом *Mya* sp., *Macoma* sp.) и донные ракообразные (раки-отшельники рода *Pagurus*, крабы *Hyas coarctatus*, *Telmessus cheiragonus*, камчатский краб *Paralithodes camtschatica*) (частота встречаемости представителей каждой из этих групп кормовых организмов 66.7 %), а также в меньшей степени брюхоногие моллюски *Buccinum* sp. (частота встречаемости 33.3 %) и иглокожие (морские ежи рода *Strongylocentrotus* sp., морские звезды) (частота встречаемости 16.7 %), раковины и панцири которых зубатка дробит своими мощными зубами.

4.5. Виды семейства *Zoarcidae*.

Сведения о питании северотихоокеанских ликодов достаточно ограничены (Slipp, DeLacy, 1952; Андрияшев, 1955; Табунков, Чернышева, 1985; Тяпкина, 1986; Чучукало и др., 1998, 1999; Brodeur, Livingston, 1988; Глубоков, Орлов, 2000; Чучукало, 2006). Анализ имеющейся информации свидетельствует, что состав пищи различных видов ликодов довольно разнообразен – от мелких, типично бентосных беспозвоночных (бокоплавы, многощетинковые черви, двусторчатые моллюски, офиуры, плоские ежи) до крабов, креветок, кальмаров и рыб – и обусловлен, вероятно, как особенностями пространственно-батиметрического распределения и размерами конкретного вида, так и численностью кормовых объектов. Существующая специализация, по-видимому, позволяет снизить пищевую конкуренцию среди отдельных представителей этого семейства. Относительно бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликодов до недавнего времени было известно лишь то, что оба они у юго-восточного побережья Камчатки питаются преимущественно бокоплавами (Андрияшев, 1955).

По нашим данным, бурополосый и белолинейный ликоды в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки являются бентофагами с широкими пищевыми спектрами, включающими представителей 14 групп донных беспозвоночных и рыб (Токранов, Орлов, 2002). Но основа биомассы первого из них формируется за счет бокоплавов (59 %), а второго – за счет многощетинковых червей (около 74 %) (Приложение, табл. 2). Заметную роль в течение года в пище исследуемых ликодов играют также различные моллюски (*Bivalvia*, *Gastropoda*, *Octopoda*) и офиуры, а у бурополосого – еще и отходы рыбообработки (остатки рыб и кальмаров), что ранее отмечено для одноцветного ликода *Lycodes concolor* в западной части Берингова моря (Глубоков, Орлов, 2000). Рыбы, по нашим данным, служат лишь случайной пищей обоим ликодам, которые потребляют исключительно их молодь (преимущественно сем. *Psychrolutidae*, *Liparidae* и *Pleuronectidae*) размером не более 30 мм.

У исследуемых видов ликодов хорошо выражены сезонные и возрастные изменения состава пищи. Хотя в течение всего года в тихоокеанских водах

юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов бокоплавы являются основными объектами питания бурополосого ликода, в осенне-зимний период (ноябрь–декабрь) их относительное значение существенно сокращается по сравнению с летними месяцами (июнь–июль), но возрастает потребление многощетинковых червей, двустворчатых моллюсков, офиур и отходов рыбообработки. Сходная картина наблюдается и у белолинейного ликода: в ноябре–декабре доля многощетинковых червей в составе его пищи по сравнению с июнем–июлем резко уменьшается, а бокоплавов и двустворчатых моллюсков – наоборот, значительно увеличивается. Следует отметить, что, судя по величине индексов наполнения желудочно-кишечных трактов и доли пустых желудков, интенсивность питания обоих ликодов в осенне-зимние месяцы по сравнению с летним периодом также резко снижается. Основными объектами питания молоди бурополосого ликода размером менее 45 см постоянно служат бокоплавы, доля которых составляет свыше 90 % по массе. Однако в рационе особей длиной 46–60 см значение этих ракообразных резко сокращается, а у самых крупных рыб (более 60 см) не превышает 47 %. Вместе с тем, по мере увеличения размеров этого ликода в его пище возрастает роль таких кормовых организмов как моллюски (двустворчатые и головоногие) и многощетинковые черви. Именно эти беспозвоночные, наряду с бокоплавами, составляют основу питания (90 % по массе) самых крупных рыб. Следует отметить, что пищевое значение отходов рыбообработки наиболее велико у особей бурополосого ликода размером 46–60 см. Сходные с описанными возрастные изменения состава пищи отмечены у белолинейного ликода. Так, если его мелкие (26–45 см) и среднеразмерные (46–60 см) особи питаются преимущественно многощетинковыми червями и эхиуридами (соответственно 83 и 82 % по массе), то в рационе крупных рыб (свыше 60 см) их доля несколько снижается (до 66 %) и заметную роль начинают играть различные двустворчатые моллюски.

Анализ спектров питания бурополосого и белолинейного ликодов позволяет сделать вывод, что их пищевые ниши в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов, по-видимому, существенно различаются. У каждого из этих двух видов специфичны число основных кормовых компонентов, их видовой состав и доля в создании биомассы, а также различные биотопы, в которых происходит нагул.

По нашим данным, по типу питания восточная бельдюга *Zoarces elongatus* – бентофаг со сравнительно узким пищевым спектром, включающим представителей 4 различных групп беспозвоночных (Токранов, 2005). Однако основа ее биомассы (около 92 %) формируется лишь за счет двух групп кормовых организмов – Amphipoda и Polychaeta. Сходный состав пищи характерен и для европейской бельдюги *Zoarces viviparus*, которая питается в основном различными мелкими ракообразными, иногда моллюсками и мальками рыб (Андряшев, 1954; Вилер, 1983).

Как и у многих других рыб, с увеличением размеров восточной бельдюги потребление ею различных групп кормовых организмов несколько изменяется. Хотя основными объектами питания особей разной длины являются бокоплавы и многощетинковые черви, их значение (особенно вторых) по мере роста восточной бельдюги сокращается. Вместе с тем в рационе ее наиболее крупных экземпляров (25–28 см) существенную роль начинают играть двустворчатые моллюски (около 40 % по массе). Наряду с возрастными, у восточной бельдюги в прикамчатских водах Охотского моря хорошо выражены локальные изменения спектра питания. Если на севере западнокамчатского шельфа (выше 54° с. ш.) в летние месяцы основными кормовыми объектами ей служат бокоплавы (более 80 % по массе), то южнее (52–54° с. ш.) их значение в пище бельдюги сокращается почти в два раза, но возрастает потребление многощетинковых червей и двустворчатых моллюсков. Следует отметить, что состав пищи самцов и самок восточной бельдюги также заметно различается: если основными объектами питания первых из них в летние месяцы являются бокоплавы (свыше 82 % по массе), то у вторых, наряду с ними, немаловажную роль в рационе играют многощетинковые черви и двустворчатые моллюски. К тому же индекс наполнения желудков у самцов в период, предшествующий спариванию, почти в 4 раза выше, чем у самок.

4.6. Запрора *Zaprora silenus*.

По нашим данным, по типу питания запрора является нектобентофагом, основной пищей которому в течение всего года служат представители желтого планктона и в первую очередь сцифоидные медузы Scyphozoa (Токранов, 1999). Судя по их фрагментам, обнаруженным в желудках исследованных рыб, процесс питания происходит довольно своеобразно. Относительно большим конечным ртом, с режущими однорядными зубами на челюстях, запрора откусывает лишь края зонтиков медуз. Сходный характер питания известен у черепахи *Dermochelys coriacea* из прибрежных вод Великобритании и Голландии (Hartog, Nierop, 1984). Роль всех остальных кормовых организмов в питании запроры очень невелика, и их можно отнести к категории второстепенной или случайной пищи. Существенное значение в рационе запроры гребневики отмечают и В.И. Чучукало (2006).

4.7. Тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus*.

Известно, что взрослые особи песчанки ведут донный образ жизни, закапываясь в песок, но питаются в пелагиали различными планктонными организмами, в связи с чем совершают суточные вертикальные миграции (Лабецкий, 1981; Кузнецова, 1997; Мельников, Худя, 1998). По имеющимся литературным данным (Худя, 1993; Худя и др., 1996; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006), во всех районах обитания, в том числе у берегов Камчатки, в период нагула в рационе рыб длиной от 10 до 25 см доминируют веслоногие ракообразные и эвфаузииды. Однако, согласно нашим материалам, в прикамчатских водах Охотского моря в отдельные годы основными кормовыми организмами (более

95 % по массе) для взрослых рыб в летние месяцы, помимо веслоногих рачков (главным образом несколько видов рода *Calanus*), служат пелагические оболочники *Oikopleura* sp. и личинки десятиногих ракообразных на стадии мегалопы (Токранов, 2007). Сходное явление отмечено и у побережья Сахалина, где в некоторые годы основу пищи взрослых особей песчанки составляют бокоплавы и щетинкочелюстные (Худя и др., 1996).

4.8. Виды семейства *Pleuronectidae*.

Поскольку камбалы являются важными промысловыми объектами, особенности питания их массовых видов в настоящее время достаточно хорошо изучены (Микулич, 1954; Николотова, 1977 и др.). Нами исследовано питание трех представителей этого семейства – двух прибрежных (звездчатая *Platichthys stellatus* и полярная *Pleuronectes glacialis* камбалы) и одного мезобентального (бородавчатая камбала *Clidoderma asperrium*), данные по которым до недавнего времени были крайне ограничены.

Установлено, что в зоне прибрежного мелководья и приустьевых участков камчатских рек звездчатая камбала является бентоихтиофагом. Спектры питания ее взрослых особей в период нагула довольно разнообразны и включают представителей 8 различных групп беспозвоночных и рыб, а также рыбные и пищевые отходы (Токранов, Максименков, 1993, 1994). Однако основа их биомассы (около 97 %) здесь формируется за счет лишь трех кормовых компонентов – рыб, двустворчатых моллюсков и рыбных отходов. Первые представлены такими мелкими неритическими видами как мойва *Mallotus villosus socialis* и песчанка *Ammodytes hexapterus*, последний – в основном отходами обработки тихоокеанских лососей. Существенное значение в пищевом спектре звездчатой камбалы имеют также нектобентические мизиды.

Хотя спектры питания молоди звездчатой камбалы подвержены межгодовой и сезонной изменчивости, а также зависят от местообитания и возраста рыб (Токранов и др., 1995), основной пищей (около 80 % по массе) ей в период нагула (май–сентябрь) в эстуариях и приустьевых участках камчатских рек служат три группы ракообразных (мизиды, бокоплавы и кумовые рачки) и личинки комаров-звонцов *Chironomidae*. Там, где хорошо выражена пространственная стратификация по степени солености (например, эстуарий р. Большой, Западная Камчатка), биотопы двухлеток (1+) и молоди в возрасте 2+, 3+ лет существенно различаются (Приложение, рис. 14 и 15): первые нагуливаются преимущественно в пресных водах нижнего течения рек, питаются главным образом личинками комаров-звонцов, вторые – в солоноватых водах непосредственно в приустьевом участке (до 6 км), потребляя в основном мизид и бокоплавов (Приложение, табл. 7). В тех же водоемах, где повсеместно в июне–сентябре соленость воды незначительна (менее 4 ‰, например, приустьевая зона р. Камчатки), молодь звездчатой камбалы всех размерно-возрастных групп держится совместно.

В целом в различных частях своего ареала (прибрежные воды Западной

Камчатки, восточного и юго-западного Сахалина, тихоокеанского побережья Северной Америки) звездчатая камбала потребляет в основном ракообразных, двустворчатых моллюсков, многощетинковых червей и рыб (Orcutt, 1950; Микулич, 1954; Николотова, 1977; Чернышева, Швецов, 1979), в связи с чем В. И. Чучукало (2006) характеризует ее как эврифага.

В отличие от звездчатой, полярная камбала в эстуариях и приустьевых участках камчатских рек является бентофагом, потребляющим преимущественно бокоплавов (свыше 88 % по массе) и многощетинковых червей (9 %), но использующим также в пищу, особенно на ранних этапах онтогенеза, массовых представителей нектобентоса (молодь мизид и креветок) (Токранов, Максименков, 1994). Сходный состав пищи отмечается у темной полярной камбалы *Pleuronectes obscurus* в прибрежных водах северного Приморья (Долганова и др., 2004).

Ранее было показано (Моисеев, 1953; Микулич, 1954; Носов, 1972), что по характеру питания бородавчатая камбала – типичный бентофаг, ведущую роль в пище которого в Охотском море, у берегов южных Курильских островов и Хоккайдо играют иглокожие (главным образом различные мелкие офиуры) и ракообразные. По нашим данным, пищевой спектр бородавчатой камбалы в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки включает представителей 6 групп донных беспозвоночных (Токранов, Орлов, 2002). Но основными объектами питания ей, так же, как и в других районах обитания, служат Ophiuroidea и Amphipoda. В отличие от южных Курильских островов, где последняя группа представлена преимущественно морскими козочками (Caprellidea), в рассматриваемом районе бородавчатая камбала потребляет главным образом бокоплавов (Gammaridea). Несмотря на значительные различия в размерах, существенной разницы в составе пищи самцов и самок этой камбалы не наблюдается: основную роль в питании и тех, и других играют офиуры и бокоплавы, хотя спектр питания более крупных самок несколько шире, чем самцов.

ГЛАВА 5. РОЛЬ ДОННЫХ И ПРИДОННЫХ РЫБ РАЗЛИЧНЫХ СЕМЕЙСТВ В ШЕЛЬФОВЫХ И ВЕРХНЕБАТИАЛЬНЫХ ИХТИОЦЕНАХ

Результаты выполненных исследований позволяют сделать вывод, что в шельфовых и верхнебатиальных ихтиоценозах прикамчатских вод представители донных и придонных рыб различных семейств выступают как хищники, питающиеся рыбами и беспозвоночными (в том числе промысловыми); являются потенциальными пищевыми конкурентами и объектами питания различных ихтиофагов (рыб, морских птиц и млекопитающих) и, наконец, служат объектами промысла или рассматриваются как потенциальные ресурсы прибрежного и глубоководного рыболовства.

5.1. Донные и придонные рыбы различных семейств как хищники.

Несмотря на то что рыбы входят в рацион большинства исследованных нами представителей донной и придонной ихтиофауны, основными объектами питания они служат лишь для некоторых видов семейств *Sebastidae*, *Cottidae* и *Liparidae*, бычка-ворона *Hemitripterus villosus* (Hemitripterae), а также в меньшей степени – щетинистого бычка *Dasycottus setiger* (Psychrolutidae), угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* (Anoplopomatidae) и звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae).

В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов основу рыбной пищи северного *Sebastes borealis* и алеутского *S. aleutianus* морских окуней составляют различные мезопелагические рыбы (сем. *Mystophidae* и *Microstomatidae*) и минтай *Theragra chalcogramma*. Первых эти окуни используют в пищу во время их суточных вертикальных миграций в верхнюю зону батиаля. Крупные же особи второго служат объектами питания в период подъема самих окуней к нижней границе шельфа, где минтай образует плотные придонные скопления. Однако, принимая во внимание невысокую численность северного и алеутского морских окуней в настоящее время, сколь-нибудь существенного воздействия на свои объекты питания они не оказывают. Еще один из видов морских окуней, являющийся бентоихтиофагом, – аляскинский шипошек *Sebastolobus alscanus* использует в пищу преимущественно различные донные и придонные рыбы семейств *Cottidae*, *Agonidae* и *Macruridae* (Новиков, 1974; Орлов, 1999).

Наиболее важное значение среди рыб в пище угольной рыбы в верхней батиаля тихоокеанских вод Камчатки и северных Курильских островов рыбы, по нашим данным (Токранов, Орлов, 2007), имеют два вида макрурусов (малоглазый *Albatrossia pectoralis* и пепельный *Corhyaenoides cinereus*), мягкий бычок *Malacocottus zonurus* и различные липаровые, достигающие сравнительно высокой численности на склонах подводного поднятия внешнего хребта Курильской гряды. Учитывая низкую численность угольной рыбы в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов, величина потребления ей перечисленных представителей ихтиофауны очень незначительна.

В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов рогатковые (в первую очередь многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus*), как хищники, оказывают влияние на популяции минтая и северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra*, потребляя у первого вида молодь, а у второго – взрослых особей длиной 23–31 см в зимне-весенний период (январь–май), когда они образуют плотные преднерестовые и нерестовые скопления (Токранов, 1986). В пище всех остальных видов рогатковых камбалы встречаются лишь единично. Учитывая, что численность многоиглого керчака – главного потребителя этих видов рыб – в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов сравнительно невелика (Токранов, 1988; Борец, 1995), в целом потребление камбал рогатковыми, по нашей оценке, незначительно.

В прикамчатских водах Охотского моря основной пищей керчаков (многоиглого *Myoxocephalus polyacanthocephalus* и яока *M. jaok*) среди рыб также являются минтай и камбалы (желтоперая *Limanda aspera* и сахалинская *L. sakhalinensis*), причем выедается главным образом их молодь, т. е. особи, составляющие пополнение. Поэтому керчаки, обладающие в данном районе сравнительно высокой численностью, очевидно, оказывают более значительное влияние на популяции камбал (главным образом желтоперой и сахалинской), чем в тихоокеанских водах полуострова. По оценке Л.А. Николотовой (1979), объемы потребления камбал на западнокамчатском шельфе многоиглым керчаком и керчаком-яоком в течение года соизмеримы с величиной их изъятия маломерным флотом. Ущерб, наносимый этими рогатковыми популяциями минтая, существенно меньше, т. к. последний, обладая быстрым ростом, раньше выходит из-под их воздействия (Токранов, 1985).

Основу рыбной пищи бычка-ворона в прикамчатских водах также составляет молодь минтая, камбалы (хоботная *Myxopsetta proboscidea*, желтоперая *Limanda aspera* и узкозубая палтусовидная *Hippoglossoides elassodon*) и стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta* (Токранов, 1992). Однако, принимая во внимание сравнительно невысокую численность этого хищника (Четвергов и др., 2003) и тот факт, что в период нагула он концентрируется преимущественно в зоне прибрежного мелководья на глубинах менее 20–30 м, его влияние на запасы минтая и камбал, очевидно, невелико.

В пище щетинистого бычка рыбы представлены главным образом молодь и мелкими представителями сем. Cottidae, Liparidae и Agonidae размером 7–20 см, а в осенне-зимние месяцы (ноябрь–декабрь) – еще и сеголетками минтая длиной 11–14 см (Токранов, Орлов, 2001).

В отличие от керчаков, бычка-ворона и щетинистого бычка, основу потребляемых охотским липарисом *Liparis ochotensis* рыб составляют такие мелкие виды рогатковых как вильчатохвостый *Triglops forficatus* и большеглазый *T. szepticus* триглопсы длиной 6–21 см. Главные же кормовые объекты симуширской полиперы *Polypera simushirae*, по нашим данным, – такие массовые в прикамчатских водах представители морских слизней как короткоперый элассодиск *Elassodiscus tremebundus* и карепрокт *Careproctus furcellus* размером соответственно 18–38 и 26–43 см (Токранов, 2000).

Поскольку основными объектами питания звездчатой камбалы среди рыб в зоне прибрежного мелководья и в приустьевых участках камчатских рек служат такие массовые, мелкие стайные виды как мойва *Mallotus villosus socialis* и песчанка *Ammodytes hexapterus* (Токранов, Максименков, 1995), концентрирующиеся здесь в период нагула или нереста, сколь-нибудь существенного воздействия на их численность она не оказывает.

Таким образом, за исключением угольной рыбы, все рассматриваемые виды различных семейств донных рыб ведут образ жизни хищников-засадчиков или бентоихтиофагов, пищевые ниши которых существенно различаются (Прило-

жение, рис. 16 и 17). У каждого из них специфичны число основных кормовых компонентов (Приложение, рис. 18 и 19), их видовой и размерный состав, доля в создании биомассы, а также различные биотопы, в которых происходит нагул. Это позволяет даже обитающим в сходном диапазоне глубин ихтиофагам снизить напряженность пищевых взаимоотношений и использовать широкий спектр кормовых организмов.

5.2. Донные и придонные рыбы различных семейств как пищевые конкуренты.

Большинство представителей семейств Cottidae, Psychrolutidae Liparidae, Pleuronectidae, а также все исследованные нами виды семейств Agonidae, Bathymasteridae, Stichaeidae, Anarhichadidae и Zoarcidae являются бентофагами или нектобентофагами с достаточно широкими спектрами питания, что позволяет им в случае недостатка какого-либо из пищевых объектов сравнительно легко переходить на питание другим. Тем не менее, основными кормовыми организмами этим рыбам служат различные представители таких групп беспозвоночных как десятиногие раки, бокоплавы, многощетинковые черви и двусторчатые моллюски.

Несмотря на сходство объектов питания представителей всех рассматриваемых семейств донных и придонных рыб в прикамчатских водах, число основных и второстепенных кормовых компонентов, их видовой состав и степень использования в течение года и на протяжении жизненного цикла у исследованных нами видов существенно различается (Приложение, рис. 20). К тому же у целого ряда представителей этих семейств существенное значение в рационе играют довольно специфические группы беспозвоночных – актинии, желетелый планктон (гребневики и медузы) и планктонные ракообразные (эвфаузииды и веслоногие), временно находящихся в придонном слое. В случае потребления одних и тех же кормовых организмов, напряженность пищевых отношений заметно ослабляется за счет использования в пищу особей различных размеров. Значительная степень пищевого сходства у некоторых видов, как нами было показано на примере рогатковых рода *Hemilepidotus* (Токранов, 1985), как правило, является результатом высокой численности и доступности какого-либо из кормовых организмов.

Следует также учитывать, что на ранних этапах онтогенеза большинство донных и придонных рыб обитают в толще воды, а их взрослые особи совершают суточные вертикальные миграции, поднимаясь в ночные часы в поверхностные слои моря, где интенсивно откармливаются планктонными организмами. Как показали результаты крупномасштабных учетных траловых съемок, выполненных в последние три десятилетия в пелагиали дальневосточных морей (Нектон Охотского моря, 2003; Нектон северо-западной части Тихого океана, 2005; Нектон западной части Берингова моря, 2006 и др.), целый ряд представителей семейств Cottidae, Agonidae, Liparidae, Stichaeidae, Ammodytidae и Pleuronectidae в заметных количествах встречается в уловах

в толще воды на значительном удалении от дна, что позволяет им использовать в пищу, наряду с бентосом, различных обитателей пелагиали.

Степень сходства состава пищи таких массовых в прикамчатских водах шельфовых хищников-ихтиофагов как многоиглый керчак, керчак-яок и треска обусловлена, главным образом, потреблением минтая и крабов-стригунов рода *Chionoecetes*. Но напряженность пищевых отношений ослабляется за счет питания особями разных размерных групп (Токранов, 1986). Керчаки, являясь хищниками-засадчиками, поедают преимущественно молодь, которая не успевает избежать их броска. Треска же, будучи активным хищником, способным настигать свою добычу, питается за счет более крупных экземпляров.

Все это, по нашему мнению, свидетельствует о существенном расхождении пищевых ниш донных и придонных рыб исследованных семейств и отсутствии между ними высокого уровня пищевой конкуренции, что отмечено и другими исследователями (Борец, 1995; Напазаков, 2003; Чучукало, 2006). Степень возможного воздействия представителей семейств *Cottidae*, *Hemitripterae*, *Psychrolutidae*, *Agonidae*, *Liparidae*, *Bathymasteridae*, *Stichaeidae*, *Anarhichadidae* и *Zoarcidae* как пищевых конкурентов на массовые виды рыб прибрежного комплекса (минтай, треска, навага, камбалы), по-видимому, сравнительно невелика вследствие значительно более высокой численности последних.

5.3. Донные и придонные рыбы различных семейств как объекты питания животных-ихтиофагов.

Поскольку для большинства представителей семейств *Sebastidae*, *Cottidae*, *Hemitripterae*, *Psychrolutidae* и *Agonidae* характерна относительно хорошая общая «вооруженность» (т. е. наличие многочисленных шипов, колючек и покрывающих тело костных пластинок), они в значительно меньшей степени, чем «невооруженные» виды, поедаются хищниками, причем последние ограничиваются потреблением главным образом их молоди, у которой эти защитные приспособления выражены гораздо слабее, чем у взрослых рыб. По нашим данным, доля каждого из представителей этих семейств в пище хищников редко превышает 1–3 % массы пищи, хотя частота встречаемости таких относительно мелких рогатковых с веретенообразной формой тела, как виды рода *Triglops*, в отдельных случаях достигает 10–12 %. Некоторое значение у рыб-икроедов (виды семейств *Hexagrammidae*, *Cottidae*, *Agonidae*) играет икра рогатковых родов *Gymnacanthus*, *Hemilepidotus* и *Myoxocephalus*, которая поедается в довольно больших количествах на местах массового нереста этих рыб (Токранов, 1985, 1986).

Роль представителей семейства *Liparidae* в рационе преобладающего большинства рыб-ихтиофагов не превышает 1–2 %, причем, как правило, в пищу используется молодь. И только у симуширской полиперы *Polypera simushirae* виды этого семейства (в основном крупные особи короткопорого элассодиска

Elassodiscus tremebundus и карепрокта *Careproctus furcellus*) служат главными кормовыми объектами (Орлов, Питрук, 1996; Токранов, 2000).

Несмотря на то что для обитающих в прикамчатских водах стихеевых рыб (Stichaeidae) характерны сравнительно небольшие размеры и удлинённая форма тела, потребление их, за исключением стреловидного люмпена *Lumpenus sagitta*, различными ихтиофагами крайне мало. В отличие от других видов, образующий в летний период в прибрежной зоне заметные концентрации стреловидный люмпен служит немаловажным объектом питания нагуливающих в шельфовых водах рыб-ихтиофагов. В отдельные месяцы его доля в пище трески, например, может достигать 18–20 % массы всей пищи (Токранов, 1986). Будучи типичными обитателями зоны прибрежного мелководья, стихеевые постоянно используются в пищу морскими колониальными птицами.

В отличие от стихеевых, представители семейства *Zoarcidae* играют значительно меньшую роль в рационе рыб-ихтиофагов, хотя обладают такой же удлинённой формой тела и у них отсутствуют выполняющие защитную функцию многочисленные колючки в спинном и анальном плавниках. По нашим данным, доля представителей этого семейства в рационе керчаков в прикамчатских водах не превышает 1,5–2, а трески – 3 % массы пищи (Токранов, 1986).

Известно, что, обладая достаточно высокой численностью и биомассой, тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* повсеместно в северо-западной части Тихого океана играет важную роль в питании многих промысловых видов рыб, рыбоядных морских птиц и млекопитающих (Худя, 1990, 1993; Лапко, 1994; Кловач и др., 1995; Мельников, Худя, 1998; Чикелев, Датский, 2000; Черешнев и др., 2001; Чучукало, 2006). По нашим данным, в летние месяцы в шельфовых водах Камчатки песчанка имеет определенное значение в рационе рыб-ихтиофагов, составляя у керчака-яока 5, у звездчатой камбалы – более 12, а у трески около 18 % массы пищи (Токранов, 1986; Токранов, Максименков, 1993, 1995).

Даже наиболее массовые виды камбал (в охотоморских водах – желтоперая *Limanda aspera* и сахалинская *L. sakhalinensis*, в тихоокеанских – северная двухлинейная *Lepidopsetta polyxystra*) существенную роль (свыше 25–30 % по массе) играют в рационе лишь многоиглого керчака и керчака-яока (Токранов, 1986). Все остальные представители этого семейства донных рыб, обитающие как в прибрежье, так и в верхней батии прикамчатских вод, используются в пищу различными хищниками гораздо реже и в значительно меньших количествах.

Поскольку большинство представителей семейств *Sebastidae*, *Cottidae*, *Agonidae*, *Liparidae*, *Stichaeidae*, *Ammodytidae* и *Pleuronectidae* на ранних стадиях онтогенеза ведут пелагический образ жизни в эпипелагиали на значительном удалении от берега, в этот период своего жизненного цикла они служат объектами питания массовых пелагических рыб. Например, в летне-осенние ме-

сяцы в пище кижуча в Охотском море доля мальков получешуйников рода *Hemilepidotus* в отдельные годы может достигать 31 %, морских окуней рода *Sebastes* в Беринговом море – почти 90 %, а тихоокеанской песчанки в водах Восточной Камчатки и Охотском море – даже 100 % массы пищи (Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006).

5.4. Донные и придонные рыбы различных семейств как промысловые или потенциально промысловые объекты.

В результате специализированного вылова донными ярусами, сетями и тралами в 1990-е гг. северного и алеутского морских окуней, а также аляскинского и длинноперого шипощек их численность существенно сократилась и повсеместно в прикамчатских водах в настоящее время находится на относительно низком уровне. И хотя в последние годы в тихоокеанских водах Камчатки и западной части Берингова моря отмечается тенденция к росту запасов этих рыб, принимая во внимание значительную продолжительность их жизни, позднее созревание, сложную размерно-возрастную структуру и медленный рост, объемы вылова упомянутых видов морских окуней в ближайшие годы у берегов Камчатки вряд ли существенно увеличатся. В отличие от северного, алеутского окуней и шипощек, ресурсы тихоокеанского окуня в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов сегодня недоиспользуются. Суммарная величина возможного ежегодного вылова данного вида морских окуней в этих районах в настоящее время оценивается более чем 2 тыс. т.

Хотя численность угольной рыбы в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов в последние годы позволяет вести здесь ее маломасштабный промысел (не менее 0.5 тыс. т), в настоящее время этот вид относится к потенциальным промысловым объектам. В связи со спецификой распределения угольной рыбы в прикамчатских водах, ее эффективный промысел возможен лишь при использовании в качестве орудий лова донных ловушек, хорошо себя зарекомендовавших на промысле этого вида в северо-восточной части Тихого океана.

Обладая значительной численностью и биомассой в прикамчатских водах (Шунтов, 1985; Токранов, 1988; Борец, 1995), а также довольно крупными размерами, многие виды рогатковых, несомненно, могут служить объектами прибрежного рыболовства. Их специализированный промысел до настоящего времени не ведется, поскольку рогатковые достаточно редко образуют «чистые» скопления. Однако они составляют основу прилова при промысле камбал, трески и наваги в летние месяцы. Суммарная величина ежегодного возможного вылова массовых представителей этого семейства в прикамчатских водах оценивается в пределах 50–60 тыс. т.

Несмотря на относительно высокую численность, преобладающее большинство видов семейств Agonidae, Stichaeidae и Liparidae в прикамчатских водах, на наш взгляд, вряд ли можно рассматривать даже как потенциальные

объекты промысла. Для представителей двух первых из них характерны малые размерно-весовые показатели, для морских слизней – желеобразная консистенция покровов и мышц тела. Лишь сравнительно крупные морские личички рода *Podothecus* (осетровая *P. accipenserinus* и дальневосточная *P. sturioides*) и колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi* могут служить объектами маломасштабного местного промысла.

Бельдюговых, так же, как и рогатковых, в настоящее время в прикамчатских водах можно рассматривать как потенциальные объекты промысла. Хотя крупные виды ликодов рода *Lycodes* (в первую очередь бурополосый *L. brunneofasciatus*, белолинейный *L. albolineatus* ликоды и ликод Солдатова *L. soldatovi*) и слизеголовов рода *Bothrocara* (коричневый слизеголов *B. brunnea* и слизеголов Солдатова *B. soldatovi*) постоянно вылавливаются в качестве прилова при промысле палтусов и других донных рыб, их ресурсы в прикамчатских водах существенно недоиспользуются.

В отдельных участках своего обширного ареала тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* образует плотные скопления и служит объектом промысла (Великанов, 1979; Фадеев, 1984; Худя, 1990, 1993). В прикамчатских водах Охотского моря она нередко формирует значительные концентрации с уловами до 10–20 т за часовое траление (Худя, 1993) и потому рассматривается как возможный объект промысла. Но вылов этого вида может негативно отразиться на численности целого ряда промысловых рыб, морских птиц и млекопитающих, в рационе которых она играет существенную роль.

Преобладающее большинство массовых видов камбал в прикамчатских водах является традиционными объектами промысла, запасы которых эксплуатируются достаточно интенсивно. Однако ресурсы такого сравнительно многочисленного вида как звездчатая камбала *Platichthys stellatus* сегодня недоиспользуются, что в прибрежье обусловлено его обитанием в летний период на малых глубинах, недоступных для тралящих орудий лова. В эстуариях и приустьевой зоне камчатских рек промысел звездчатой камбалы не ведется, т. к. совпадает по срокам с массовым ходом тихоокеанских лососей.

ВЫВОДЫ

1. Обобщение результатов многолетних собственных исследований позволило охарактеризовать особенности биологии 91 вида донных и придонных рыб 14 семейств (*Sebastidae*, *Anoplopomatidae*, *Cottidae*, *Hemitripterae*, *Psychrolutidae*, *Agonidae*, *Liparidae*, *Bathymasteridae*, *Stichaeidae*, *Anarhichadidae*, *Zoarcidae*, *Zaproridae*, *Ammodytidae* и *Pleuronectidae*) отрядов *Scorpaeniformes*, *Perciformes* и *Pleuronectiformes* в прикамчатских водах.

2. Установлено, что в течение годового цикла существует хорошо выраженная батиметрическая зональность в распределении донных и придонных рыб на шельфе и материковом склоне. Для одних видов характерны сезонные миграции: весной – на нагул и нерест в зону прибрежного мелководья; осенью – на зимовку к нижней границе шельфа и в верхнюю зону материкового склона. Другие, наоборот, в течение года держатся в определенном диапазоне глубин, не совершая сколь-нибудь значительных сезонных перемещений. Повышенные концентрации всех сравнительно многочисленных в прикамчатских водах представителей донной и придонной ихтиофауны относительно стабильны в сезонном и межгодовом аспектах и приурочены преимущественно к вполне определенным локальным участкам шельфа или материкового склона.

3. Выделены три экологические группы рыб, различающиеся размерно-возрастной структурой – короткоцикловые, средне- и долгоживущие. К первой из них относятся мелкие представители родов *Artediellichthys*, *Artediellus*, *Icelus*, *Rastrinus*, *Thyriscus* (*Cottidae*), *Aspidophoroides*, *Hypsagonus*, *Occella*, *Palasina*, *Sarritor* (*Agonidae*), *Lumpenus*, *Stichaeopsis* (*Stichaeidae*), максимальные размеры которых обычно не превышают 15–25 см и 100–200 г, предельный возраст – 8–10 лет, а основу популяций (около 60–80 %) составляют особи всего двух–четырех возрастных групп. Целый ряд других представителей родов *Gymnacanthus*, *Hemilepidotus*, *Myoxocephalus* (*Cottidae*), *Hemitripterus* (*Hemitripterae*), *Dasycottus*, *Malacocottus* (*Psychrolutidae*), *Careproctus*, *Crystallichthys*, *Elassodiccus*, *Liparis*, *Paraliparis*, *Polypera* (*Liparidae*), *Acantholumpenus mackayi* (*Stichaeidae*), *Lycodes* (*Zoarcidae*) характеризуются средней продолжительностью жизни (12–20 лет) и крупными (или относительно крупными) размерами (более 40–50 см и 1–2 кг). Основу их популяций (свыше 70–80 %) составляют особи не менее четырех–пяти возрастных групп. К долгоживущим видам относятся морские окуни родов *Sebastes* и *Sebastolobus*, продолжительность жизни которых достигает не менее 30–50 лет, а максимальные размеры отдельных видов превышают 70–80 см и 8–10 кг. Для них характерна сложная размерно-возрастная структура, в связи с чем основу популяции (около 80–90 %) составляют особи 12–15 возрастных групп.

4. Показано, что практически у всех видов рогатковых (представители родов *Artediellus*, *Gymnacanthus*, *Hemilepidotus*, *Icelus*, *Megalocottus*, *Melletes*,

Myoxocephalus, *Rastrinus*, *Thyriscus*) и морских лисичек (представители родов *Aspidophoroides*, *Bathyagonus*, *Occella*, *Pallasina*, *Percis*, *Podothecus*, *Sarritor*) хорошо выражен половой диморфизм в экстерьерных признаках (окраска, величина плавников, наличие дополнительных кожных образований), комплекс которых позволяет практически безошибочно визуальнo различать особей разного пола. Наряду с этим, у многих представителей семейств *Cottidae*, *Hemitripterae* и *Agonidae* половой диморфизм также проявляется в различных размерах половозрелых самцов и самок. Причем у одних видов самцы значительно мельче самок, созревают в более раннем возрасте и отличаются меньшей продолжительностью жизни, в связи с чем среди крупных особей доля самок резко увеличивается, достигая 100 % среди рыб максимальных размеров. У других видов, наоборот, размеры одновозрастных самок и самцов довольно сходны, но по мере роста относительная доля последних возрастает, в связи с чем преобладающее большинство самых крупных особей представлено самцами.

5. Для всех исследованных видов семейств *Cottidae*, *Hemitripterae*, *Psychrolutidae* и *Agonidae* общей чертой размножения является единовременный характер нереста. Однако среди массовых видов можно выделить две экологические группы, различающиеся сроками и условиями нереста, размерно-половой структурой, средними значениями плодовитости и воспроизводительной способностью. Нерест представителей первой происходит в зимний период в нижней части шельфа при невысокой положительной придонной температуре в основном на песчаных и илесто-песчаных грунтах. В отличие от них виды второй группы нерестуют в летне-осенние месяцы в зоне прибрежных камней и скал при сравнительно высокой придонной температуре.

6. По типу питания среди донных и придонных рыб можно выделить хищников (главным образом засадчиков); бентоихтиофагов и нектобентоихтиофагов, существенную роль в рационе которых, наряду с бентосными организмами, играют мелкие рыбы (представители семейств *Cottidae*, *Psychrolutidae*, *Stichaeidae*, *Mystophidae*) и придонные ракообразные; бентофагов, основными кормовыми объектами которым служат различные группы бентоса; нектобентофагов, потребляющих как бентических, так и придонных беспозвоночных, и, наконец, бентомакропланктофагов, использующих в пищу вместе с типично бентическими организмами находящихся временно в придонном слое воды планктонных ракообразных. Несмотря на сходство объектов питания представителей всех рассматриваемых семейств донных и придонных рыб в прикамчатских водах, число основных и второстепенных кормовых компонентов, их видовой состав и степень использования в течение года и на протяжении жизненного цикла существенно различается.

7. В шельфовых и верхнебатиальных ихтиоценох прикамчатских вод представители донных и придонных рыб выступают как хищники, питающиеся рыбами и беспозвоночными; являются потенциальными пищевыми конку-

рентами и объектами питания различных животных-ихтиофагов и, наконец, служат объектами промысла или рассматриваются как потенциальные ресурсы прибрежного и глубоководного рыболовства. Поскольку для большинства представителей семейств *Sebastidae*, *Cottidae*, *Hemitriptoridae*, *Psychrolutidae* и *Agonidae* характерна относительно хорошая общая «вооруженность» (т. е. наличие многочисленных шипов, колючек и покрывающих тело костных пластинок), они в значительно меньшей степени, чем «невооруженные» виды, поедаются хищниками, причем последние ограничиваются потреблением главным образом, их молоди, у которой эти защитные приспособления выражены гораздо слабее, чем у взрослых рыб.

8. В результате специализированного вылова в 1990-е гг. численность северного *Sebastes borealis*, алеутского *S. aleutianus* морских окуней, аляскинского *Sebastolobus alascanus* и длинноперого *S. macrochir* шипощеков существенно сократилась и в настоящее время в прикамчатских водах находится на относительно низком уровне. Обладая значительной численностью и биомассой, многие виды донных и придонных рыб (в первую очередь, представители семейств *Cottidae* и *Zoarcidae*) в прибрежных водах Камчатки являются потенциальными объектами прибрежного рыболовства, запасы которых в настоящее время эксплуатируются крайне слабо. Существенно недоиспользуются также ресурсы звездчатой камбалы *Platichthys stellatus*, тихоокеанского окуня *Sebastes alutus* и угольной рыбы *Anaplopoma fimbria*. В отличие от них преобладающее большинство видов семейств *Agonidae*, *Stichaeidae* и *Liparidae* в ближайшем будущем вряд ли будут иметь промысловое значение, т. к. для представителей двух первых из них характерны малые размерно-весовые показатели, а для морских слизней – желеобразная консистенция покровов и мышц тела. Вылов же в прикамчатских водах тихоокеанской песчанки *Ammodytes hexapterus* может негативно отразиться на численности целого ряда промысловых рыб, морских птиц и млекопитающих, в рационе которых она играет существенную роль.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы в ведущих рецензируемых журналах и изданиях

1. Полутов В. И., **Токранов А. М.** Темп полового созревания и плодовитость трески (*Gadus morhua macrocephalus* (Tilesius) восточного побережья Камчатки // Известия ТИНРО. 1978. Т.102. С. 97–101.
2. **Токранов А. М.** Темп полового созревания и плодовитость шлемоносного бычка *Gymnacanthus detritus* Gilbert et Burke (Cottidae) у восточного побережья Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 1 (126). С. 84–89.
3. **Токранов А. М.** Распределение керчаковых (Cottidae, Pisces) на западнокамчатском шельфе в летний период // Зоологический журнал. 1981. Т.60, вып. 2. С. 229–237.
4. **Токранов А. М.** Распределение полчешуйных бычков Джордана и Гильберта *Hemilepidotus jordani* Bean и *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks (Cottidae) у восточного побережья Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 823–829.
5. **Токранов А. М.** О размножении многоиглого бычка *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Pallas) (Cottidae) прикамчатских вод // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 4. С. 601–608.
6. **Токранов А. М.,** Полутов В. И. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, вып. 9. С. 1363–1373.
7. **Токранов А. М.** Питание полчешуйных бычков Джордана *Hemilepidotus jordani* Bean и Гильберта *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks (Cottidae) у восточного побережья Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1985. Т.25, вып.1. С.89-95.
8. **Токранов А. М.** Питание рогатковых рода *Gymnacanthus* Swainson (Cottidae) прикамчатских вод // Вопросы ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 3. С. 433–437.
9. **Токранов А. М.** Размножение полчешуйных бычков рода *Hemilepidotus* Cuvier (Cottidae) у восточного побережья Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 6. С. 957–962.
10. **Токранов А. М.** Питание многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* Pallas и керчака-яка *M. jaok* (Cuvier) (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 6. С. 980–989.
11. **Токранов А. М.** О размножении рогатковых рыб рода *Gymnacanthus* (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 6. С. 1026–1030.
12. **Токранов А. М.** Видовой состав и особенности распределения морских лисичек (Pisces, Agonidae) в прибрежных водах Камчатки // Зоологический журнал. 1987. Т. 66, вып. 3. С. 385–392.
13. **Токранов А. М.** Некоторые вопросы биологии камчатского крючкороба *Artediellus camchaticus* восточного побережья Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 3. С. 415–420.
14. **Токранов А. М.** Видовой состав и биомасса рогатковых (Pisces: Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 4. С. 61–69.
15. **Токранов А. М.** Размножение массовых видов керчаковых рыб прикамчатских вод // Биология моря. 1988. № 4. С. 28–32.
16. Золотов О. Г., **Токранов А. М.** Экологические особенности репродуктивного периода терпугов (Hexagrammidae) и полчешуйников (Cottidae) в тихоокеанских водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 3. С. 430–438.
17. **Токранов А. М.** О размножении двенадцатигранной лисички *Ocella dodecaedron*

(Til.) (Agonidae) в прибрежных водах Камчатки // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 5. С. 43–48.

18. Токранов А. М. Питание желтоперой камбалы *Limanda aspera* в юго-западной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 6. С. 1003–1009.

19. Токранов А. М., Толстяк А. Ф. Пищевая ниша дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius) в прибрежных водах Камчатки // Известия ТИНРО. 1990. Т. 111. С. 114–122.

20. Токранов А. М. Питание массовых видов стихеевых рыб (Stichaeidae, Pisces) у западного побережья Камчатки // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 2. С. 51–58.

21. Золотов О. Г., Токранов А. М. Особенности питания терпугов и получешуйников в период нереста в верхней сублиторали Восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 1. С. 130–137.

22. Токранов А. М., Винников А. В. Особенности питания тихоокеанской трески *Gadus morhua macrocephalus* и ее место в трофической системе прибрежных вод Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 2. С. 253–265.

23. Токранов А. М. Особенности питания рогатковых рода *Triglops* Reinhardt (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 5. С. 46–52.

24. Максименков В. В., Токранов А. М. Питание северной дальневосточной широколобки в эстуарии реки Большой (Западная Камчатка) // Биология моря. 1992. № 1–2. С. 34–42.

25. Токранов А. М. Питание морских лисичек рода *Podothecus* (Agonidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 1. С. 131–137.

26. Токранов А. М. Особенности питания донных хищных рыб на западнокамчатском шельфе // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 2. С. 119–128.

27. Токранов А. М., Заварина С. В. Размерно-возрастная структура и соотношение полов желтобрюхой морской камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* на западнокамчатском шельфе // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 3. С. 27–35.

28. Токранов А. М. Особенности питания морских лисичек (Agonidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 4. С. 123–131.

29. Токранов А. М. Половой диморфизм и размерно-половая структура морских лисичек (Agonidae) прикамчатских вод // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 6. С. 81–89.

30. Токранов А. М. Размерно-возрастная структура звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33, № 2. С. 305–308.

31. Токранов А. М., Максименков В. В. Особенности питания звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии р. Большая (западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33, № 4. С. 561–565.

32. Токранов А. М. Особенности питания колючего ицела, *Icelus spiniger* Gilbert (Cottidae), у западного побережья Камчатки // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 2. С. 48–52.

33. Токранов А. М. О половом диморфизме массовых видов рогатковых (Cottidae) прикамчатских вод // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 6. С. 19–26.

34. Токранов А. М. Состав сообщества рыб эстуария р. Большая (западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34, № 1. С. 5–12.

35. Токранов А. М. Распределение и численность северной дальневосточной широколобки *Megalocottus platycephalus platycephalus* (Cottidae) в эстуарии р. Большая (западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34, № 1. С. 127–129.

36. Токранов А. М., Максименков В. В. Некоторые черты биологии полярной поло-
сатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* (Pleuronectidae) эстуария реки Большая (западная
Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34, № 6. С. 774–777.

37. Токранов А. М. О размножении тихоокеанской волосатки *Hemitripterus villosus*
(Pallas) (Hemitripterae, Pisces) в прибрежных водах Камчатки // Бюллетень МОИП.
Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 1. С. 28–34.

38. Токранов А. М. Половой диморфизм и размерно-половая структура северной
дальневосточной широколобки прикамчатских вод // Бюллетень МОИП. Отд. биол.
1994. Т. 99, вып. 3. С. 22–26.

39. Токранов А. М. Размерно-половая структура рогатковых рыб рода *Triglops*
(Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35, № 1.
С. 134–136.

40. Токранов А. М. Особенности питания рогатковых рыб рода *Hemilepidotus*
(Cottidae) и их место в трофической системе прибрежных вод Камчатки // Вопросы
ихтиологии. 1995. Т. 35, № 5. С. 642–650.

41. Токранов А. М., Максименков В. В. Особенности питания рыб-ихтиофагов
в эстуарии реки Большая (западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35, № 5.
С. 651–658.

42. Токранов А. М. Размерно-возрастная структура северной дальневосточной
широколобки *Megalocottus platycephalus platycephalus* Pallas (Cottidae, Pisces) в эстуа-
рии реки Большой (Западная Камчатка) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100,
вып. 3. С. 40–47.

43. Токранов А. М. Размерно-половая структура звездчатой камбалы *Platichthys*
stellatus в эстуарии р. Большая (западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36,
№ 2. С. 282–284.

44. Токранов А. М., Дьяков Ю. П. О новой находке *Erilepis zonifer* (Anoplopomati-
dae) в российских водах // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36, № 5. С. 708–709.

45. Токранов А. М., Новиков Р. Н. Распределение и размерно-возрастной состав
аласкинского шипошека *Sebastolobus alascanus* (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах
Камчатки и западной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 3.
С. 316–322.

46. Токранов А. М. Распределение и размерно-возрастной состав угольной рыбы
Anoplopoma fimbria в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Ку-
рильских островов в 1993–1995 гг. // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 4. С. 568–
572.

47. Токранов А. М., Давыдов И. И. Некоторые вопросы биологии северного мор-
ского окуня *Sebastes borealis* (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах Камчатки и запад-
ной части Берингова моря. 1. Пространственно-батиметрическое распределение // Во-
просы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 6. С. 798–805.

48. Токранов А. М., Давыдов И. И. Некоторые вопросы биологии северного мор-
ского окуня *Sebastes borealis* (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах Камчатки и запад-
ной части Берингова моря. 2. Размерно-возрастной состав // Вопросы ихтиологии.
1998. Т. 38, № 1. С. 42–46.

49. Токранов А. М. О находке южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*
(Hexagrammidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы
ихтиологии. 1998. Т. 38, № 3. С. 425.

50. Токранов А. М. Некоторые вопросы биологии *Icelus perminovi* Taranetz
и *I. analiculatus* Gilbert (Cottidae, Pisces) в тихоокеанских водах северных Курильских
островов // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 21–24.

51. Токранов А. М. Некоторые черты биологии *Bathymaster signatus* (Bathy-

masteridae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 1998. Т.38, №4. С.571–573.

52. Токранов А. М. Некоторые черты биологии *Thyriscus anoplus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38, № 5. С. 701–703.

53. Токранов А. М. Распределение и размерно-возрастной состав алеутского окуня *Sebastes aleutianus* (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов, Восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38, № 6. С. 787–793.

54. Токранов А. М. О половом диморфизме рогатковых рода *Icelus* Kroyer (Cottidae, Pisces) в прикамчатских водах // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 4. С. 35–40.

55. Токранов А. М. Некоторые черты биологии запроры *Zaprora silenus* (Zaproridae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39, № 4. С. 573–576.

56. Токранов А. М. Видовой состав и пространственное распределение липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 2. С. 176–186.

57. Токранов А. М. Размерно-возрастной состав липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 3. С. 347–352.

58. Токранов А. М. Питание липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 4. С. 530–536.

59. Токранов А. М. Распределение и некоторые черты биологии черноперой глубоководной лисички *Bathyagonus nigripinnis* (Agonidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 5. С. 614–620.

60. Токранов А. М., Винников А.В. О находке длинноперого малоротца *Glyptocephalus zachirus* (Pleuronectidae) в водах юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 3. С. 397–398.

61. Токранов А. М., Орлов А.М. Некоторые биологические особенности психролютовых рыб (Psychrolutidae) тихоокеанских вод юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов. Сообщение 1. Пространственно-батиметрическое распределение // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41, № 4. С. 481–489.

62. Токранов А. М., Орлов А.М. Некоторые биологические особенности психролютовых рыб (Psychrolutidae) тихоокеанских вод юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов. Сообщение 2. Размерно-возрастной, половой состав и питание // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41, № 5. С. 605–614.

63. Токранов А. М. Некоторые черты биологии черноперого крючкороба *Artediellichthys nigripinnis* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41, № 5. С. 615–619.

64. Токранов А. М., Орлов А.М. Распределение и некоторые черты биологии бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликодов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2002. Т. 42, № 5. С. 605–616.

65. Токранов А. М., Орлов А.М., Шейко Б.А. Краткий обзор родов *Hemilepidotus* и *Melletes* (Cottidae) и некоторые черты биологии нового для фауны России вида – чешуехвостого лучешейника *Hemilepidotus zapus* из тихоокеанских вод северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43, № 3. С. 293–310.

66. Орлов А. М., Токранов А. М. Морской монах *Erilepis zonifer* (Anoploporomatidae): история изучения и новые данные по распределению и биологии // Известия ТИНРО. 2003. Т. 135. С. 3–29.

67. Токранов А. М., Орлов А. М., Бирюков И. А. Распределение и размерно-весовой состав некоторых редких видов рыб в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 2. С. 176–185.

68. Токранов А. М. О необычном проявлении полового диморфизма у вильчатого хвостого триглопса *Triglops forficatus* (Cottidae) // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 2. С. 285–288.

69. Токранов А. М., Орлов А. М. Некоторые черты биологии длинноперой мшанковой собачки *Bryozoichthys lysimus* (Stichaeidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 3. С. 365–369.

70. Токранов А. М., Орлов А. М. Некоторые черты биологии северного гипсагона *Hypsagonus quadricornis* (Agonidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 4. С. 525–531.

71. Токранов А. М. Распределение и некоторые черты биологии восточной бельдюги *Zoarces elongatus* (Zoaridae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопросы ихтиологии. 2005. Т. 45, № 1. С. 62–69.

72. Токранов А. М., Орлов А. М. Некоторые черты биологии восточного двурогого ицела *Icelus spatula* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2005. Т. 45, № 2. С. 204–211.

73. Токранов А. М., Орлов А. М. Пространственно-батиметрическое распределение и размерный состав тихоокеанского щитоноса *Aspidophoroides bartoni* (Agonidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2005. Т. 45, № 3. С. 352–356.

74. Орлов А. М., Токранов А. М. Особенности распределения и некоторые черты биологии слизеголовов *Bothrocarichthys microcephalus*, *Lycogrammoides nigricaudatus* и *L. schmidtii* (Zoaridae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2005. Т. 45, № 5. С. 618–624.

75. Токранов А. М., Орлов А. М. Распределение и некоторые черты биологии жесткочешуйного бычка *Rastrinus scutiger* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, № 1. С. 129–133.

76. Орлов А. М., Токранов А. М. Распределение и некоторые черты биологии четырех редких видов камбал (Pleuronectiformes; Pleuronectidae) в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Известия ТИНРО. 2006. Т. 145. С. 191–214.

77. Орлов А. М., Токранов А. М. Пространственное распределение и динамика уловов голубого *Sebastes glaucus*, вспльзчивого *S. iracundus* и многоиглового *S. polyspinis* морских окуней в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, № 5. С. 656–671.

78. Токранов А. М., Орлов А. М. Некоторые черты биологии бычка-ворона *Hemitripterus villosus* (Hemitriptoridae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, № 6. С. 781–790.

79. Токранов А. М. Распределение и некоторые черты биологии тихоокеанской песчанки *Ammodytes hexapterus* (Ammodytidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 3. С. 320–327.

80. Tokranov A. M., Orlov A. M. Some biological features of rare and poorly-studied sculpins (Cottidae, Hemitriptoridae, Psychrolutidae) in the Pacific Waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka, Russian Federation // The Raffles Bulletin of Zoology. 2007. Supplement № 14. P. 187–198.

81. Orlov A. M., **Tokranov A.M.** Distribution and some biological features of four poorly studied deep benthic flatfishes (Pleuronectiformes: Pleuronectidae) in the Northwestern Pacific ocean // The Raffles Bulletin of Zoology. 2007. Supplement № 14. P. 221–235.

82. **Токранов А. М.**, Орлов А. М. Особенности распределения и экологии японской лисички *Percis japonica* (Agonidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 2. С. 191–202.

83. **Токранов А. М.** Особенности распределения и некоторые черты биологии малоротого Стеллера *Glyptocephalus stelleri* (Pleuronectidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 6. С. 790–801.

84. **Токранов А. М.**, Орлов А. М. Особенности распределения и экологии безногого лиценхела *Lycenchelys fedorovi* (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 6. С. 802–809.

Работы в других журналах

85. **Токранов А. М.** Бычки – перспективный объект прибрежного лова // Рыбное хозяйство. 1985. № 5. С. 28–31.

86. Орлов А. М., **Токранов А. М.**, Тарасюк С. Н. Состав и динамика верхнебатиальных ихтиоценов тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы рыболовства. 2000. Т. 1, № 4. С. 21–45.

87. **Токранов А. М.** Размерно-возрастная структура морских окуней рода *Sebastes* в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов в условиях ограниченного промысла // Вопросы рыболовства. 2000. Т. 1, № 4. С. 58–73.

88. Orlov A. M., **Tokranov A. M.**, Vinnikov A. V. Additional records of scaled sculpin *Archaulus biserialatus* Gilbert & Burke, 1912 (Teleostei: Cottidae) from the North Pacific // Aqua. Journal of Ichthyology and aquatic biology. 2001. Vol. 5, № 1. P. 11–18.

89. **Токранов А. М.** О встречаемости молоди угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* (Pallas) (Anoplopomatidae) в прикамчатских водах // Океанология. 2002. Т. 42, № 1. С. 124–126.

90. Orlov A. M., **Tokranov A. M.**, Biryukov I. A New records of rex sole *Glyptocephalus zachirus* Lockington, 1879 (Teleostei: Pleuronectidae) from the north-western Pacific // Aqua. Journal of Ichthyology and aquatic biology. 2002. Vol. 5, № 3. P. 89–98.

91. Orlov A. M., **Tokranov A. M.** Some biological characteristics of the rare, little-studied gloved snailfish *Palmoliparis beckeri* Balushkin, 1996 (Liparidae, Teleostei), in the Pacific off the Northern Kuril Islands // Aqua. Journal of Ichthyology and aquatic biology. 2003. Vol. 7, № 2. P. 83–88.

92. **Токранов А. М.**, Орлов А. М. On the distribution and biology of rough-scale sole *Clidoderma asperrimum* (Temminck et Schlegel, 1846) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Bulletin of the Sea Fisheries Institute. 2003. № 2 (159). P. 67–80.

Статьи в сборниках и главы в монографиях

93. **Токранов А. М.** Питание восточнокамчатской трески // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток : ТИНРО, 1986. С. 102–111.

94. **Токранов А. М.** Керчаки и получешуйные бычки // Биологические ресурсы Тихого океана. М. : Наука, 1986. С. 319–328.

95. **Токранов А. М.** К познанию морской ихтиофауны Кроноцкого заповедника // Вопросы географии Камчатки. 1990. Вып. 10. С. 173–178.

96. **Токранов А. М.** Особенности батиметрического распределения и численность различных возрастных групп массовых видов бычков у западного побережья Камчат-

ки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский : КОТИНРО, 1991. Вып. 1, ч. II. С. 23–35.

97. Токранов А. М. Бычки, или рогатковые // Проект «Моря». СПб. : Гидрометеоздат, 1993. Т. IX. Охотское море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. С. 97–100.

98. Токранов А. М., Максименков В.В., Бугаев В.Ф. Особенности питания молодежи звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* Pallas в приустьевых участках камчатских рек // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1995. Вып. III. С. 154–161.

99. Токранов А. М. Размерно-половая структура и темп полового созревания северного морского окуня *Sebastes borealis* Barsukov (Scorpaenidae) в прикамчатских водах // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1998. Вып. IV. С. 39–42.

100. Токранов А. М., Дьяков Ю.П., Золотов О.Г., Полутов В.И. Состав и биомасса донных рыб в верхней батии Юго-Восточной Камчатки в августе–сентябре 1993–1994 гг. // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг.: Сб. научных трудов. М. : ВНИРО, 2000. С. 72–78.

101. Токранов А. М. Распределение и размерно-возрастной состав морских окуней рода *Sebastolobus* в верхней батии Юго-Восточной Камчатки // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг.: Сб. научных трудов. М. : ВНИРО, 2000. С. 90–96.

102. Токранов А. М. Распределение морских окуней рода *Sebastolobus* в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский : Камчатск. печатн. двор, 2000. Вып. V. С. 7–11.

103. Tokranov A.M., Orlov A.M. Some Biological Features of Roughscale Sole *Clidoderma asperrium* (Temminck et Schlegel, 1846) in the Pacific Waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka // *Oceans 2001 MTS/IEEE Conference Proceedings* (Honolulu, Hawaii, November 5–8, 2001). *Oceans 2001 MTS/IEEE Conference Committee*, 2001. P. 856–863.

104. Токранов А. М., Орлов А.М. Распределение и некоторые черты биологии бордавчатой камбалы *Clidoderma asperrium* (Temminck et Schlegel) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2002. Вып. VI. С. 92–99.

105. Токранов А. М. Некоторые черты биологии дальневосточной зубатки *Anarhichas orientalis* Pallas в прикамчатских водах Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Доклады III научной конференции. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. С. 124–129.

106. Токранов А. М., Орлов А.М. Некоторые вопросы биологии редких видов липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Труды КФ ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский : Камч. печатный двор. Книжн. изд-во, 2003. Вып. IV. С. 209–226.

107. Токранов А. М. Распределение и размерно-возрастной состав окуня клювача *Sebastes alutus* (Sebastidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки в конце XX – начале XXI веков // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2004. Вып. 7. С. 207–214.

108. Токранов А. М. Размерно-половая структура длинноперого шипощека *Sebastolobus macrochir* Gunter (Sebastidae) прикамчатских вод // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2004. Вып. 7. С. 218–223.

109. Токранов А. М., Сафронов С.Г. Ихтионейстон прикамчатских вод Охотского моря // Труды КФ ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский : Камч. печатный двор. Книжн. изд-во, 2004. Вып. V. С. 273–285.

110. Токранов А. М. Суточный ритм питания и пищевой рацион дальневосточной лисички *Podothecus sturioides* (Agonidae) на западнокамчатском шельфе в летний период // Труды КФ ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский : Камч. печатный двор. Книжн. изд-во, 2006. Вып. VI. С. 193–197.

111. Токранов А. М., Шейко Б.А. Рыбы / Красная книга Камчатки. Т.1. Животные. Петропавловск-Камчатский : Камч. печ. двор. Книжн. изд-во, 2006. С. 33–89.

112. Orlov A.M., Tokranov A.M., Biryukov I.A. Distribution and length-weight compositions of some rare deep-sea fishes from Oreosomatidae, Notacanthidae, and Zoarcidae families in the Pacific waters off the northern Kuril islands and southeastern Kamchatka, Russia // In: Shotton R. (ed.). Deep Sea 2003: Conference on the Governance and Management of Deep-Sea Fisheries. Part 2: Conference poster papers and workshop papers. Queenstown, New Zealand, 1–5 December 2003 and Dunedin, New Zealand, 27–29 November 2003. FAO Fisheries Proceedings. № 3/2. Rome, FAO, 2006. P. 11–22.

113. Orlov A.M., Tokranov A.M. New data on distribution and biology of grey, angry, and northern rockfishes from the Northwestern Pacific // Biology, Assessment and Management of North Pacific Rockfishes / J.Heifetz et al. (eds.). Fairbanks, Alaska: Alaska Sea Grant College Program, 2007. P. 59–85.

114. Токранов А. М., Орлов А.М. Особенности распределения и биологии угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. Вып. 9. С. 191–204.

115. Токранов А. М., Орлов А.М. Особенности распределения и экологии бычка-бабочки *Melletes papilio* Bean, 1880 (Pisces, Cottidae) в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов // Чтения памяти академика Олега Григорьевича Кусакина. Владивосток : Дальнаука, 2008. Вып. 1. С. 240–252.

ПРИЛОЖЕНИЕ: рисунки

Количество рыб, %

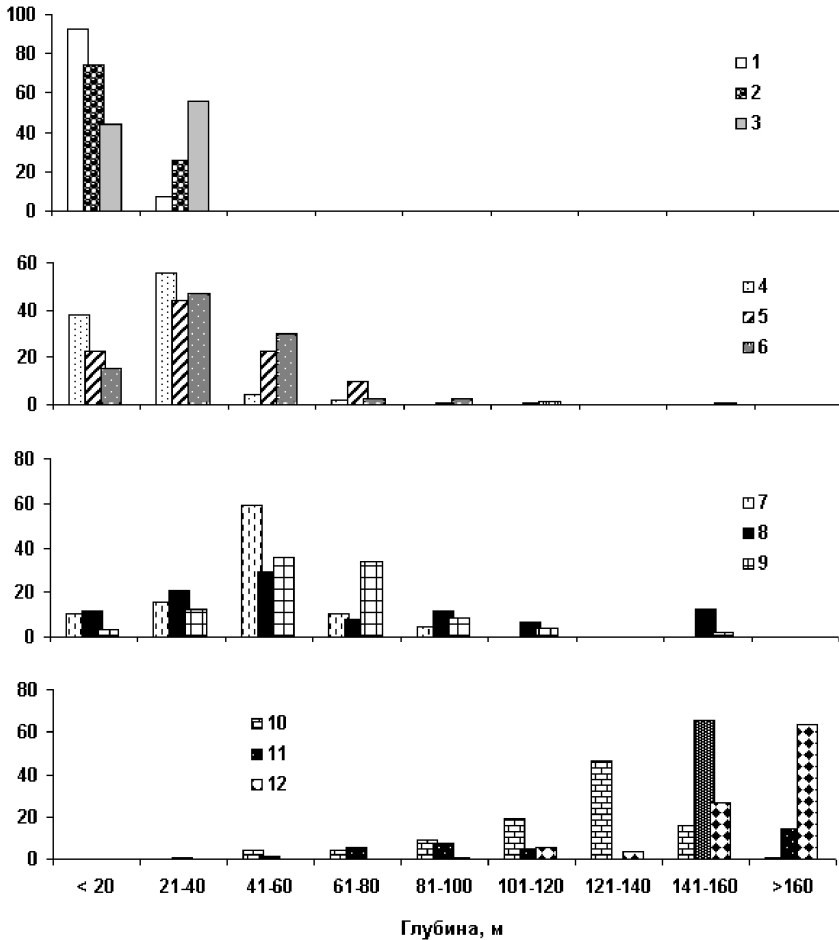


Рис. 1. Батиметрическое распределение массовых видов рогатковых (Cottidae) в прикамчатских водах Охотского моря (июль–сентябрь): 1 – мраморный керчак *Myoxocephalus stelleri*, 2 – седловидный бычок *Microcottus sellaris*, 3 – двурогий бычок *Enophrys diceraus*, 4 – нитчатый шлемоносец *Gymnacanthus pestilliger*, 5 – керчак-яок *Myoxocephalus jaok*, 6 – пестрый получешуйник *Hemilepidotus gilberti*, 7 – остроносый триглопс *Triglops pingelii*, 8 – белобрюхий получешуйник *Hemilepidotus jordani*, 9 – многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, 10 – широколобый шлемоносец *Gymnacanthus detrisus*, 11 – бычок-бабочка *Melletes papilio*, 12 – колючий ицел *Icelus spiniger*

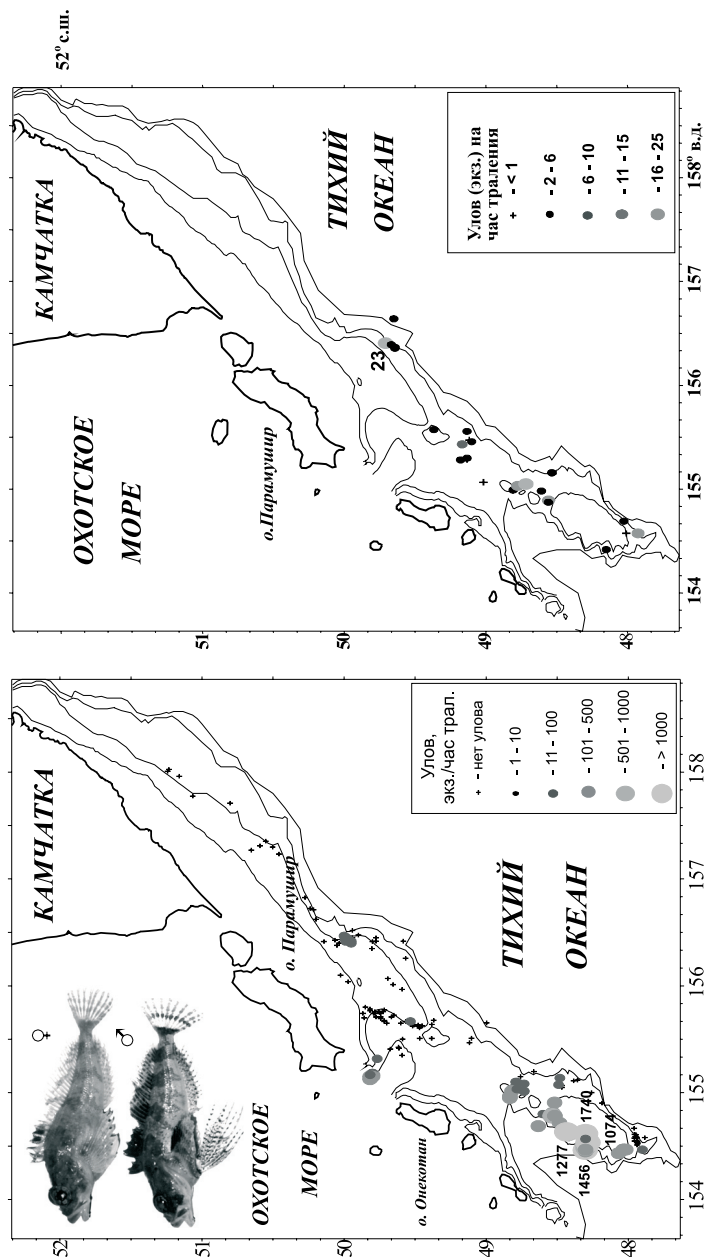


Рис. 2. Распределение чешуехвостого полчешуйника *Hemilepidotus zapus* (слева) и жесткощупного бычка *Rastrinus scutiger* (справа) в тихоокеанских водах северных Курильских островов в весенне-летний период (апрель–июль, 1995–2002 гг.). Цифрами указаны максимальные уловы за часовое траление, линиями – изобаты 100, 200, 500 и 1000 м

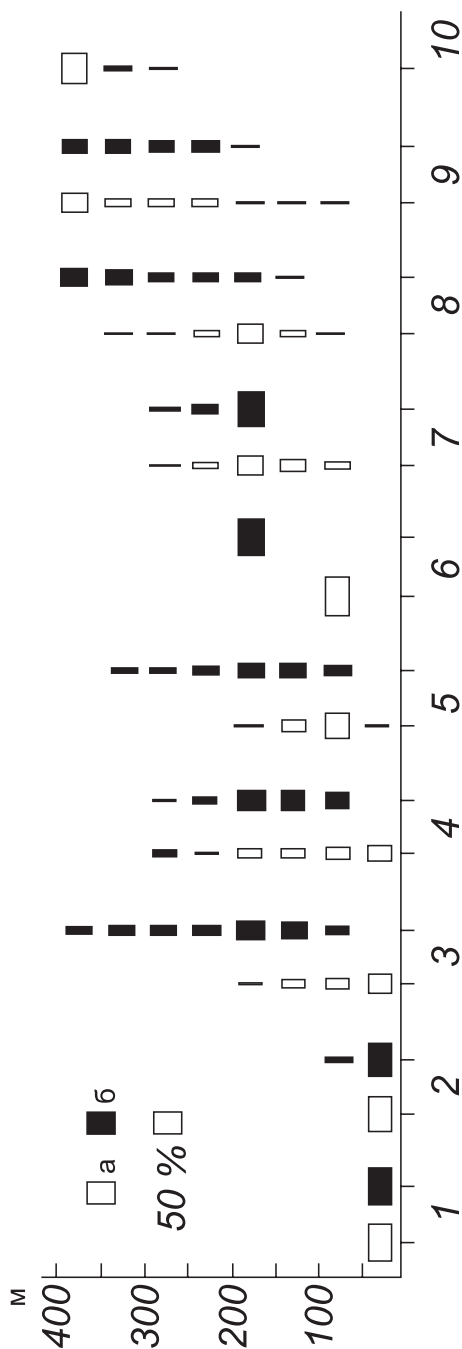


Рис. 3. Сезонное распределение морских лисичек (Agonidae) по глубинам в прибрежных водах Камчатки (а – лето, б – зима): 1 – игловидная *Pallasina aix*, 2 – двенадцатипятая *Ocella dodocaeodon*, 3 – осетровая *Rodothecus asacripenserinus*, 4 – дальневосточная *P. sturioideus*, 5 – тонкорылая *Sarritor leptorhynchus*, 6 – четырехрогий гипсагон *Hypsagonus quadricornis*, 7 – щитонос Бартона *Aspidophoroides bartoni*, 8 – японская *Percis japonica*, 9 – тонкохвостая *Sarritor frenatus*, 10 – черноперая *Bathuagonus nigripinnis*

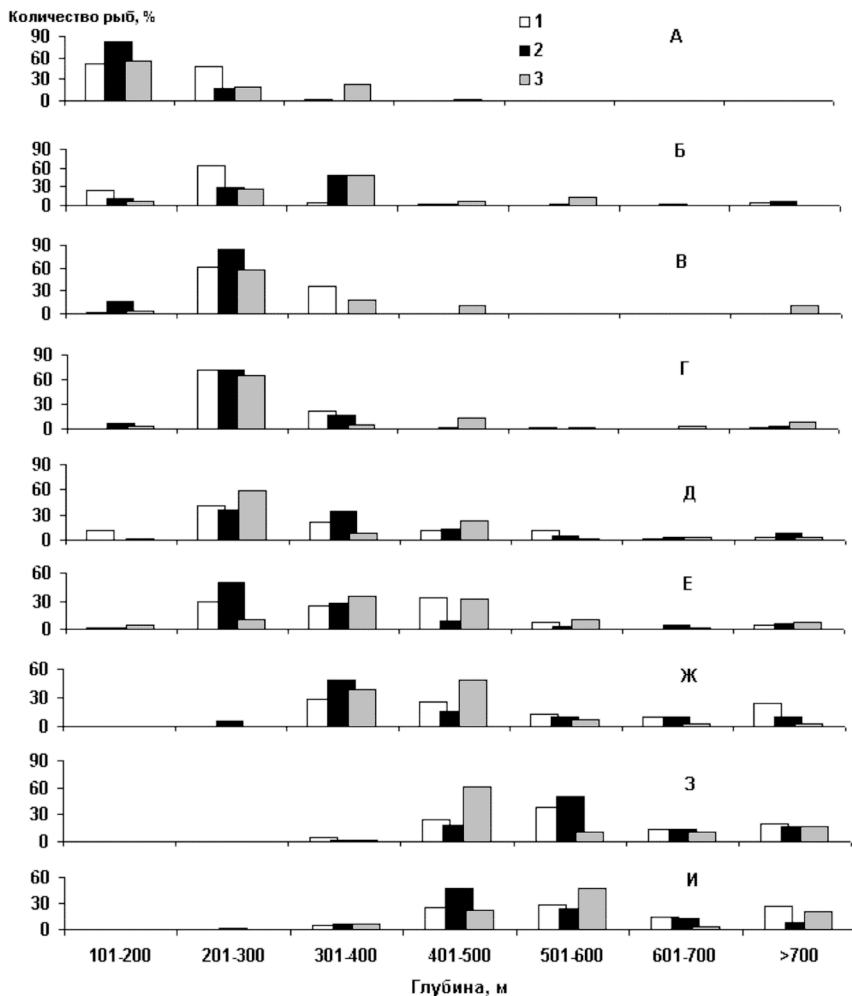


Рис. 4. Батиметрическое распределение массовых видов липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки (1 – май–июль, 2 – сентябрь–октябрь, 3 – ноябрь–декабрь): А – охотский липарис *Liparis ochotensis*, Б – симуширская полипера *Polypera simushirae*, В – щелеглазый морской слизень *Crystallichthys mirabilis*, Г – шершавый карепрокт *Careproctus rastrinus*, Д – карепрокт *C. furcellus*, Е – высокотельный карепрокт *C. roseofuscus*, Ж – большеголовый карепрокт *C. cf. cyclocephalus*, З – темный элассодиск *Ellassodiscus obscurus*, И – короткопёрый элассодиск *E. tremebundus*

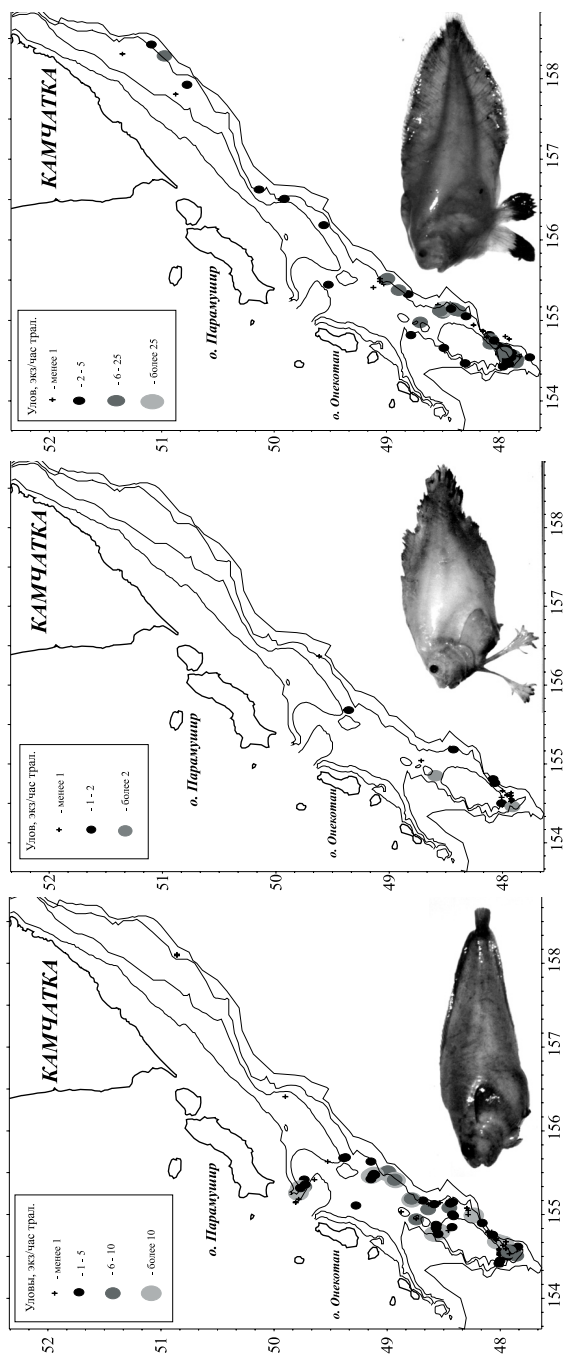


Рис. 5. Распределение аллокарепекта Джордена *Allosaurogobius jordanii* (слева), пятчатника Беккера *Palmoliparis beckeri* (в центре) и чернопалого карепекта *Saeurogobius zachvatkini* (справа) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки (1993–2002 гг.). Линиями указаны изобаты 100, 200, 500 и 1000 м

Количество рыб,
%

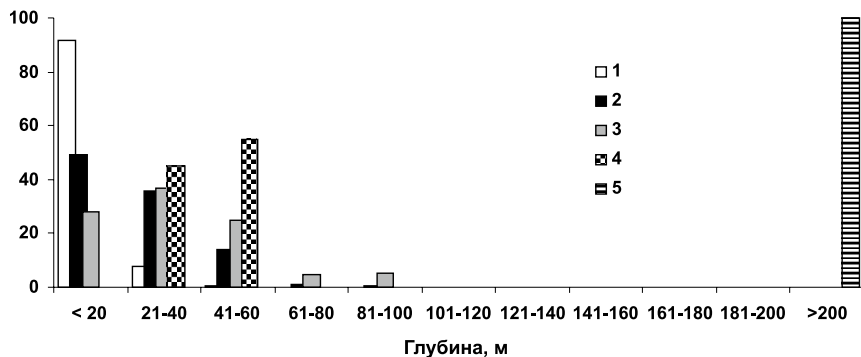


Рис. 6. Батиметрическое распределение массовых видов стихеевых рыб (Stichaeidae) в прикамчатских водах Охотского моря (июль–август 1979–1987 гг.): 1 – колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi*, 2 – стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta*, 3 – стихеопсис Невельского *Stichaeopsis nevelskoi*, 4 – пятнистый стихей *Stichaeus punctatus*, 5 – длиннорылый люмпен *Lumpenella longirostris*

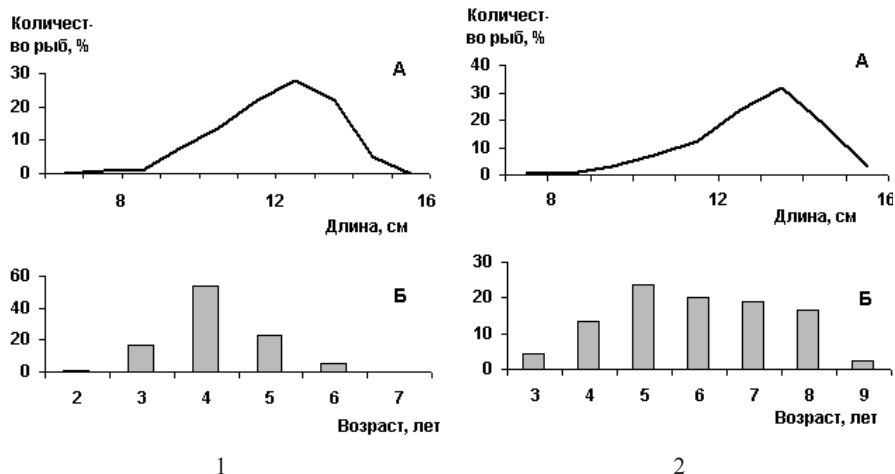


Рис. 7. Размерный (А) и возрастной (Б) составы ицела Перминова *Icelus perminovi* (1, n=876) и черноперого крючкорого *Artediellichthys nigripinnis* (2, n=418) в траловых уловах в тихоокеанских водах Камчатки в 1995–1996 гг.

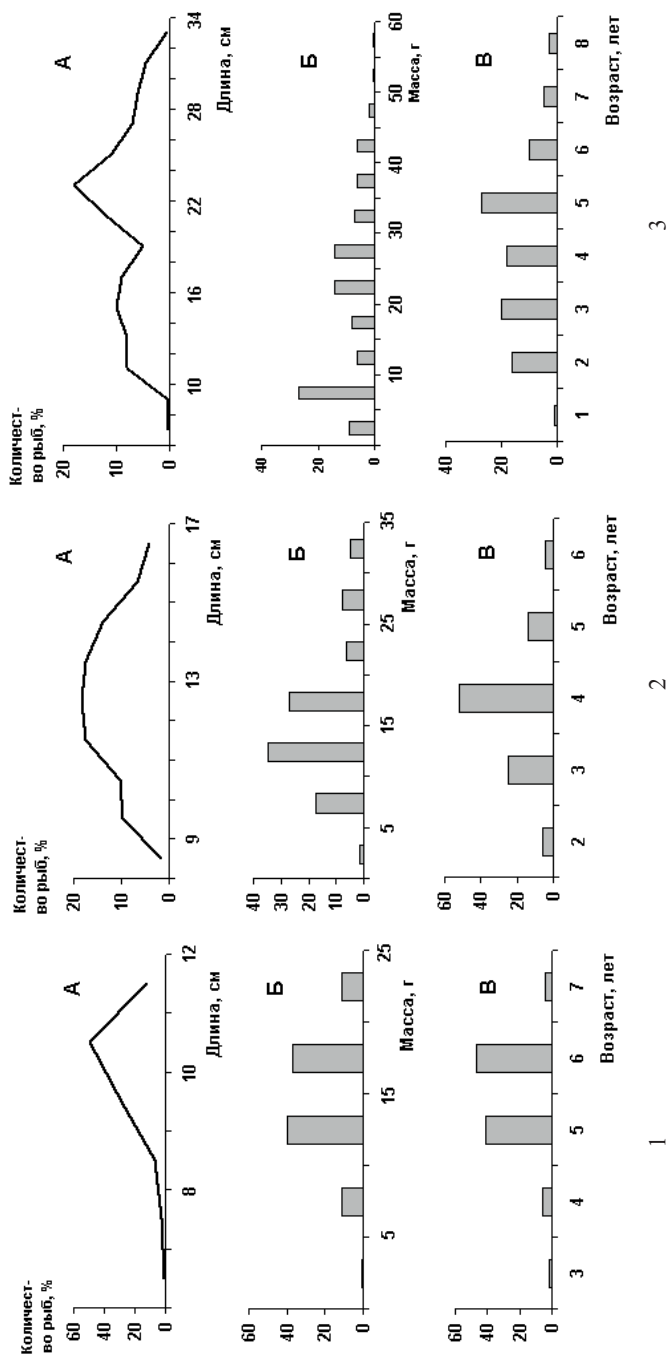
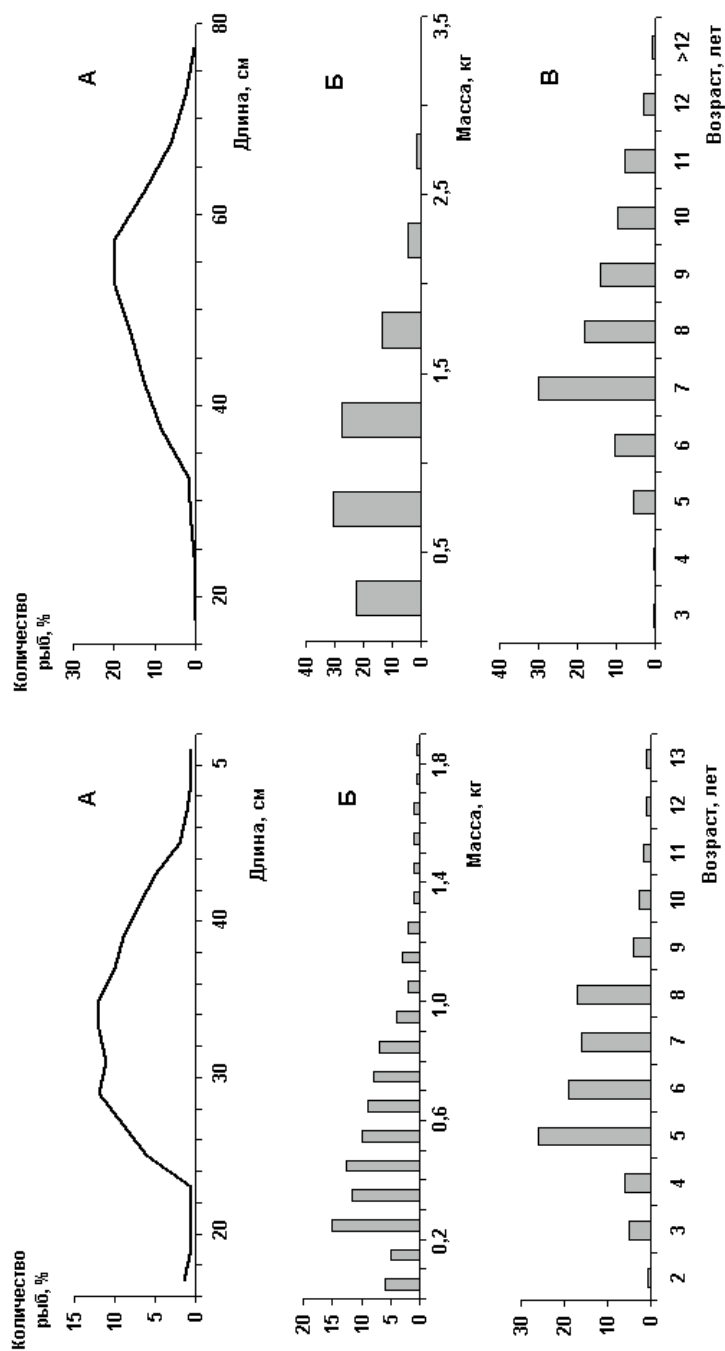


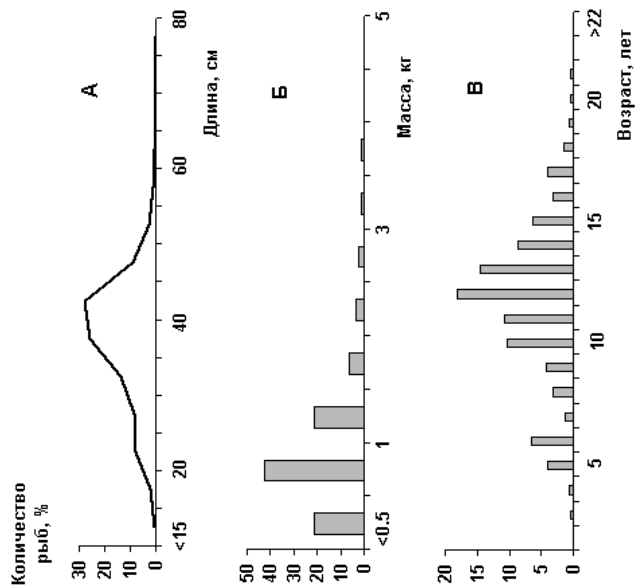
Рис. 8. Размерный (А), весовой (Б) и возрастной (В) составы представителей различных семейств в траловых уловах в прикамчатских водах: 1 – *Thyrgiscus anoplus* (Cottidae, n=165), 2 – четырехрогий типсагон *Hysagopus quadricornis* (Agonidae, n=201), 3 – стреловидный люппен *Lumpenus sagitta* (Stichaeidae, n=163)



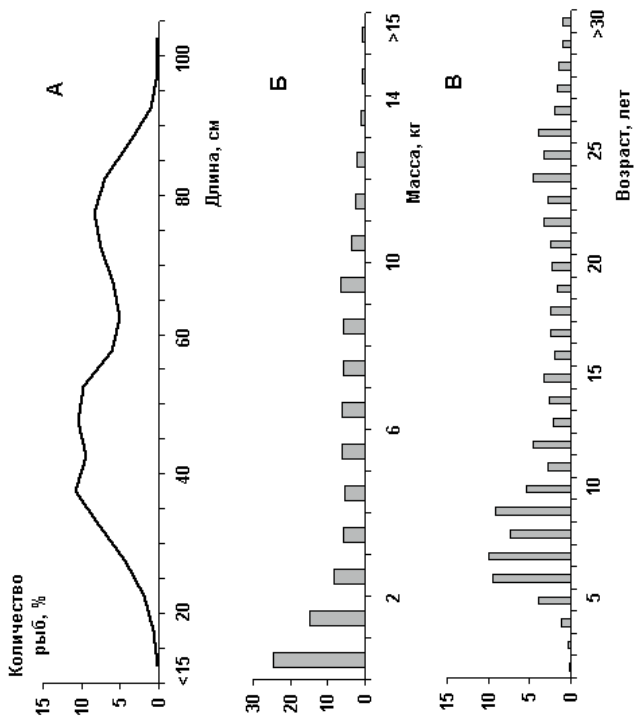
1

2

Рис. 9. Размерный (А), весовой (Б) и возрастной (В) составы белобрюхого полчешуйника *Hemilepidotus jordani* (1, n=14080) и бурополосого ликода *Lycodes bruneofasciatus* (2, n=555) в траловых уловах в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов



1



2

Рис. 10. Размерный (А), весовой (Б) и возрастной (В) составы аляскинского шипошека *Sebastes alascensis* (1, n=11205) и северного морского окуня *Sebastes borealis* (2, n=7300) в траловых уловах в тихоокеанских водах Камчатки в 1993–2002 гг.

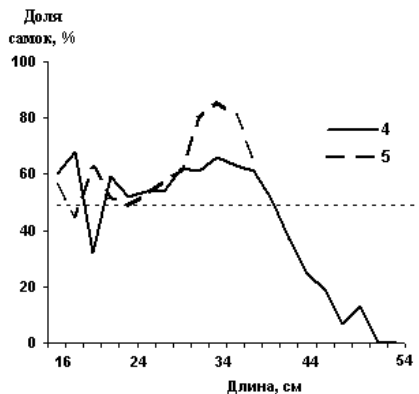
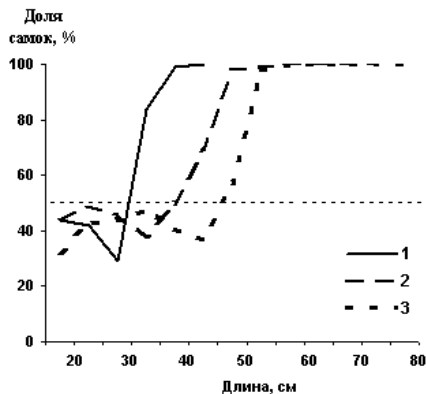


Рис. 11. Относительное количество самок (в %) в размерных группах различных видов рогатковых (Cottidae) в прикамчатских водах: 1 – широколобый шлемоносец *Gymnacanthus detrisus*, 2 – керчак-яок *Myoxocephalus jaok*, 3 – многоиглый керчак *M. polyacanthocephalus*, 4 – белобрюхий получешуйник *Hemilepidotus jordani*, 5 – пестрый получешуйник *H. gilberti*

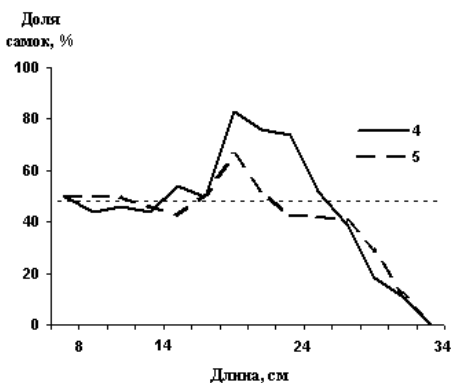
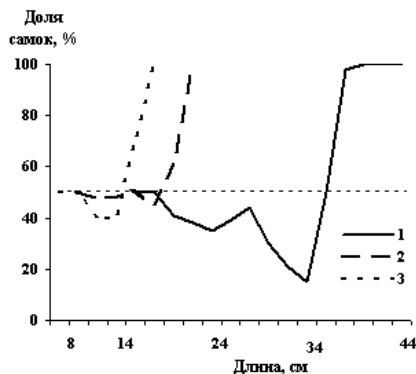


Рис. 12. Относительное количество самок (в %) в размерных группах различных видов морских лисичек (Agonidae) в прикамчатских водах: 1 – японская *Percis japonica*, 2 – тонкорылая *Sarritor leptorhynchus*, 3 – щитонос Бартона *Aspidophoroides bartoni*, 4 – дальневосточная *Podothecus sturioides*, 5 – осетровая *P. accipenserinus*

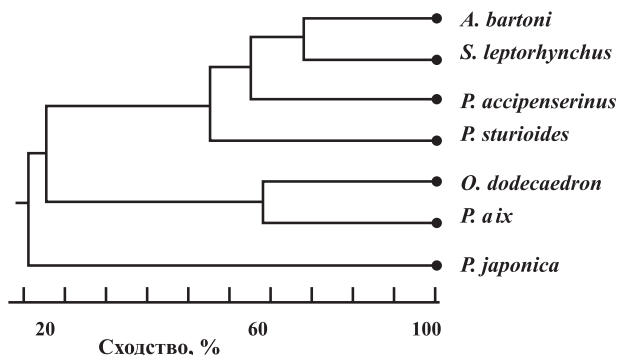


Рис. 13. Дендрограмма сходства состава пищи (% по массе) морских лисичек в прикамчатских водах Охотского моря (май–июнь 1986 г.)

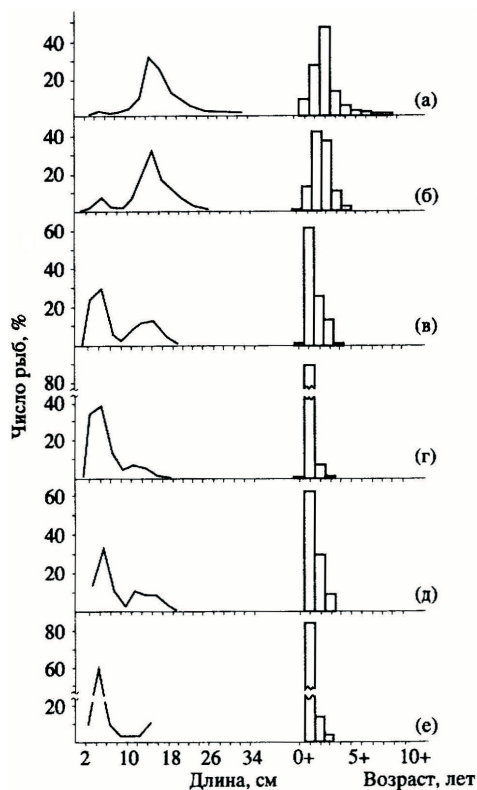


Рис. 14. Размерно-возрастной состав звездчатой камбалы в уловах малькового невода на различном удалении от устья р. Большой (Западная Камчатка) в июне–июле 1990 г.: а — менее 3 км (n = 949); б — 3–6 км (n = 568); в — 6–9 км (n = 264); г — 9–12 км (n = 251); д — 12–15 км (n = 238); е — 15–18 км (n = 30)

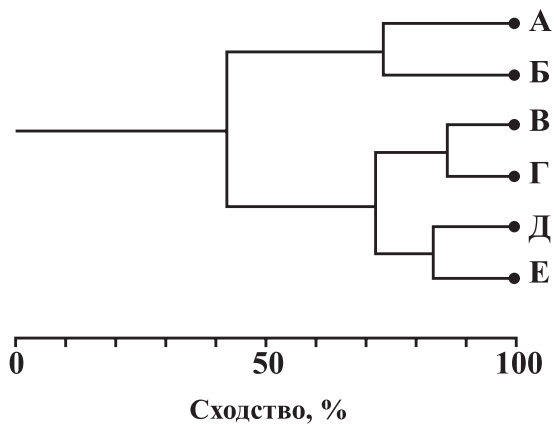


Рис. 15. Дендрограмма сходства состава пищи (% по массе) молоди звездчатой камбалы размером менее 10 см на различном удалении от устья р. Большой, западная Камчатка (20.06 – 20.07.1990 г.): А – менее 3 км; Б – 3–6 км; В – 6–9 км; Г – 9–12 км; Д – 12–15 км; Е – 15–18 км

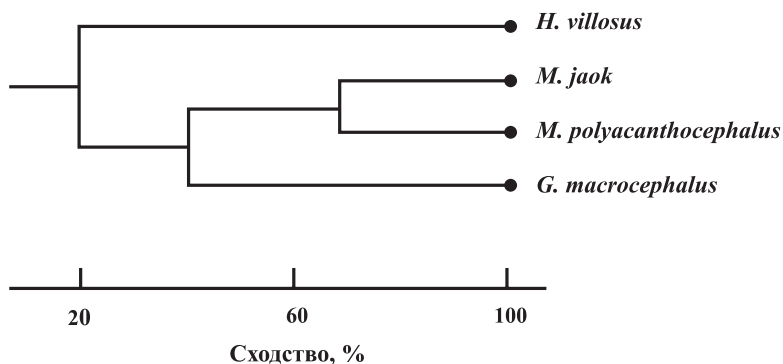


Рис. 16. Дендрограмма сходства состава пищи (% по массе) донных хищных рыб на западнокамчатском шельфе

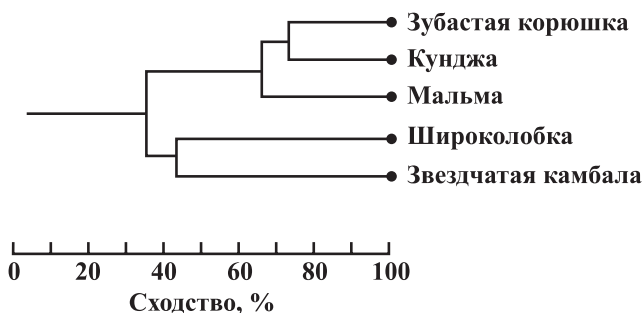


Рис. 17. Дендрограмма сходства состава пищи (% по массе) рыб-ихтиофагов в эстуарии р. Большой, Западная Камчатка (1990–1992 гг.)

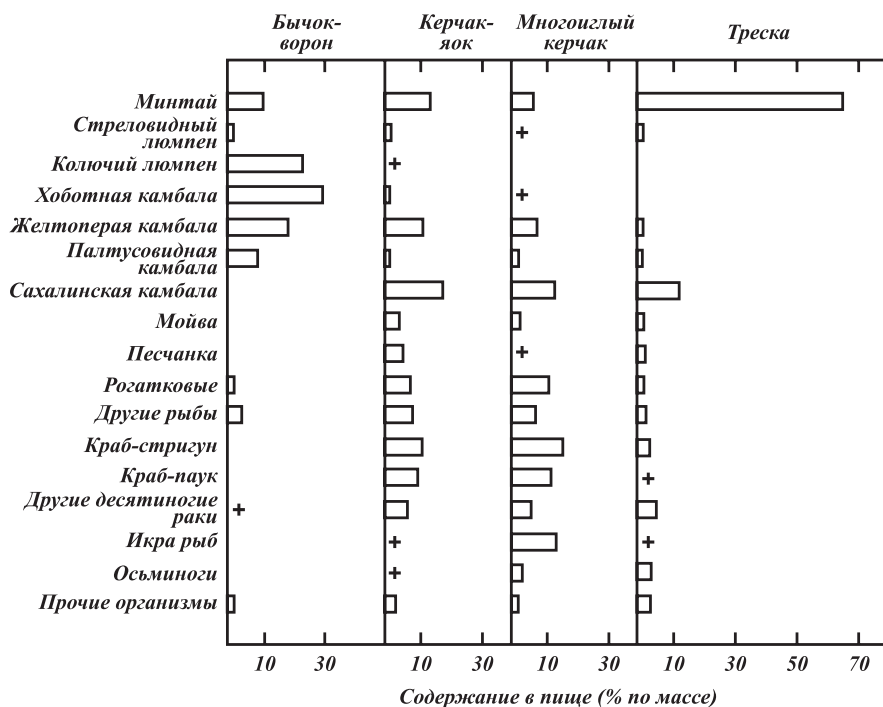


Рис. 18. Значение основных кормовых организмов (% по массе) в пище донных хищных рыб на западнокамчатском шельфе (1978–1988 гг.). Знак «+» означает менее 0.1%

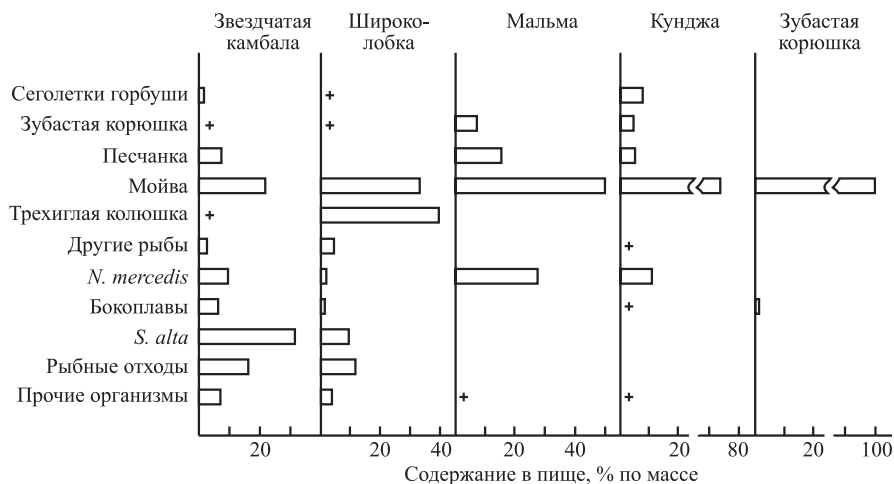


Рис. 19. Значение основных кормовых объектов (% по массе) в пище рыб-ихтиофагов в эстуарии р. Большой, Западная Камчатка (1990–1992 гг.). Знак «+» означает менее 0.1%

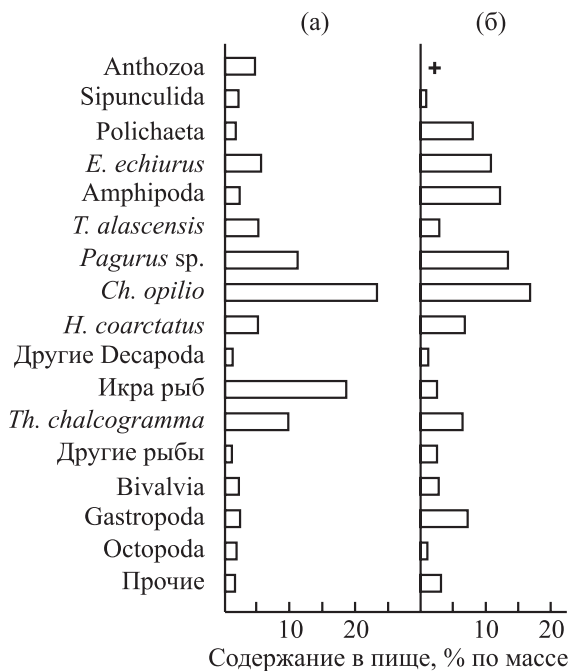


Рис. 20. Значение основных кормовых объектов (% по массе) в пище белобрюхого (а) и пестрого (б) полчешуйников в прикамчатских водах (1978–1989 гг.). Знак «+» означает менее 0.1%

ПРИЛОЖЕНИЕ: таблицы

Таблица 1. Состав пищи (% по массе) массовых видов сем. Cottidae и Hemitriptidae в прибрежных водах Камчатки

Компонент пищи	Вид					
	<i>Мухосерфалус jaok</i>	<i>Мухосерфалус polyacanthocephalus</i>	<i>Hemilepidotus jordani</i>	<i>Hemilepidotus gilberti</i>	<i>Hemilepidotus zapus</i>	<i>Hemimipterus villosus</i>
Anthozoa	-	+	4.4	-	-	-
Polychaeta	0.1	0.8	2.2	8.7	12.4	-
Echiurida	0.4	0.1	5.6	10.3	0.4	-
Sipunculida	-	+	2.0	0.3	-	-
Cirripedia	-	+	-	-	43.7	-
Isopoda	+	+	5.4	2.9	0.3	-
Amphipoda	0.2	+	2.5	12.8	8.6	-
Decapoda	26.2	32.5	41.5	40.5	1.6	0.1
Bivalvia	+	+	2.1	2.7	0.5	-
Gastropoda	+	+	2.0	6.9	7.5	-
Cephalopoda	0.2	2.2	1.4	0.2	2.6	-
Pisces	71.6	51.0	11.0	9.8	4.6	99.0
Икра рыб	0.3	1.8	18.3	2.2	3.8	-
Отходы рыбообработки	-	-	-	-	13.2	-
Прочие	1.0	1.8	1.6	2.7	0.8	0.9
Число рыб, экз.	409	407	1362	821	244	267

Примечание. Знак “+” здесь и во всех остальных таблицах означает менее 0,1%.

Таблица 2. Состав пищи (в % по массе) массовых в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов видов семейств *Psychrolutidae* и *Zoarctidae* (1995–2000 гг.)

Компонент пищи	Вид			
	<i>Malacosottus zonurus</i>	<i>Dasyctotus setiger</i>	<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	<i>Lycodes albolineatus</i>
Polychaeta	16.8	1.8	6.6	73.6
Echiurida	-	2.8	0.1	1.9
Sipunculida	0.4	-	-	1.3
Cirripedia	6.6	-	-	-
Isopoda	0.4	-	0.4	4.2
Amphipoda	7.1	2.4	59.1	5.3
Euphausiacea	-	2.1	-	-
Decapoda	1.7	18.4	4.4	0.1
Bivalvia	-	-	6.6	7.4
Gastropoda	21.8	-	1.6	0.1
Octopoda	30.6	24.0	7.3	0.1
Ophiuroidea	0.8	-	5.8	6.0
Holothuroidea	2.3	-	-	-
Pisces	47.9	2.4	-	-
Отходы рыбообработки	6.9	-	7.7	-
Прочие	2.2	0.6	0.4	+
Число рыб, экз.	331	77	168	165

Таблица 3. Состав пищи (% по массе) некоторых видов сем. *Cottidae* в зоне материкового склона тихоокеанских вод северных Курильских островов (1995–2002 гг.)

Компонент пищи	Вид					
	<i>Artedidichthys nigripinnis</i>	<i>Icelus canaliculatus</i>	<i>Icelus perminovi</i>	<i>Icelus spatula</i>	<i>Rastrinus scutiger</i>	<i>Thyriscus anoplus</i>
Polychaeta	9.7	2.3	8.2	2.7	23.1	10.5
Amphipoda	84.7	24.0	53.9	9.8	39.9	20.2
Mysidacea	-	-	-	-	5.4	-
Decapoda,	4.3	69.4	37.9	46.6	31.6	47.3
в том числе:						
Hippolytidae	4.3	68.1	37.9	28.3	31.6	35.1
Crangonidae	-	1.3	-	13.4	-	12.2
Pisces, juv	-	3.8	-	40.9	-	21.2
Прочие	1.3	0.5	+	-	-	0.8
Число рыб, экз.	100	110	105	80	10	77

Таблица 4. Состав пищи (в % по массе) морских личинок в прикамчатских водах (1984-2002 гг.)

Компонент пищи	Вид									
	<i>Podothecus sturioides</i>	<i>Podothecus accipenserinus</i>	<i>Sarritor leptorhynchus</i>	<i>Sarritor frenatus</i>	<i>Aspidophoroides bartoni</i>	<i>Ocella dodrion</i>	<i>Pallasina aix</i>	<i>Percis japonica</i>	<i>Hyp-sagonus quadricornis</i>	<i>Bathysagonus nigriventris</i>
Polychaeta	0.6	0.2	3.7	0.2	3.9	+	0.1	98.8	47.4	-
Copepoda	2.7	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-
Cumacea	7.8	23.3	-	-	0.2	+	-	-	0.1	0.1
Isopoda	0.1	+	-	0.5	1.0	-	-	0.8	0.3	-
Amphipoda	43.3	54.8	83.4	96.6	94.9	0.4	-	0.2	47.4	57.7
Mysidacea	2.5	0.6	1.0	-	-	99.6	63.1	-	-	2.4
Euphausiacea	30.8	1.1	8.7	0.9	-	-	28.0	-	-	4.6
Decapoda	11.2	18.9	2.6	1.8	-	+	8.8	+	0.9	35.0
Pisces, juv	0.3	1.0	-	-	-	-	-	-	3.1	-
Икра рыб	0.5	0.1	0.1	-	-	+	-	-	-	-
Прочие	0.2	+	0.1	-	-	+	-	0.2	0.8	0.2
Число рыб, экз.	1316	378	74	60	121	429	45	121	100	136

Таблица 5. Состав пищи (в % по массе) массовых в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов видов ларварных рыб (сентябрь–октябрь 1996 г.)

Компонент пищи	Вид					
	<i>Cristallichthys mirabilis</i>	<i>Careproctus furcellus</i>	<i>Careproctus rastrinus</i>	<i>Careproctus roseofuscus</i>	<i>Careproctus cf. cyclocephalus</i>	<i>Elasodiscus tremebundus</i>
Anthozoa	-	-	-	31,3	-	-
Polychaeta	10,8	1,6	0,2	6,8	0,2	0,2
Echiurida	-	-	-	33,1	-	-
Cumacea	-	+	-	-	-	15,6
Isopoda	0,7	3,7	-	-	0,1	0,9
Amphipoda	73,9	61,7	95,9	23,6	6,1	51,5
Euphausiacea	+	8,6	-	-	14,2	0,2
Decapoda, в том числе:	10,7	21,8	1,2	2,0	66,7	0,1
Crangonidae	7,1	18,2	0,8	1,8	-	-
Hippolytidae	1,6	0,6	0,4	-	65,3	0,1
Другие Decapoda	2,0	3,0	+	0,2	1,4	-
Octopoda	-	0,4	1,6	0,3	-	-
Ophiuroidea	-	-	-	-	-	31,5
Pisces	3,9	2,0	0,8	-	12,7	-
Прочие	+	0,2	0,1	2,9	+	+
Число рыб, экз.	85	110	70	60	60	80

82 **Таблица 6.** Состав пищи (в % по массе) массовых видов сем. *Stichaeidae* в прикамчатских водах Охотского моря (май-июнь, 1986 г.)

Компонент пищи	Вид		
	<i>Acantholumpenus mackayi</i>	<i>Lumpenus sagitta</i>	<i>Stichaeopsis nevelskoi</i> <i>Lumpenella longirostris</i>
Foraminifera	0.1	+	- 1.1
Anthozoa	-	-	1.1
Polychaeta	69.2	79.9	81.6
Echiurida	-	-	4.5
Cumacea	2.5	1.3	-
Amphipoda	10.5	13.7	1.0
Decapoda	-	-	7.7
Bivalvia	17.7	4.1	4.0
Прочие	+	1.0	0.1
Число рыб, экз.	80	163	43
			100

Таблица 7. Состав пищи (в % по массе) молоди звездчатой камбалы размером до 10 см на различном удалении от устья р. Большой, Западная Камчатка (20.06 – 20.07.1990 г.)

Компонент пищи	Расстояние от устья, км							
	до 3	3–6	6–9	9–12	12–15	15–18		
Chironomidae	10.4	18.8	47.0	58.4	80.0	83.7		
Cumacea	6.4	15.5	22.9	20.4	1.1	12.9		
Isopoda	0.5	-	3.5	3.8	1.1	-		
Amphipoda	53.2	47.0	19.5	14.6	16.7	-		
Mysidacea	17.4	6.4	5.0	0.3	-	-		
Decapoda	8.7	0.2	1.8	0.1	-	-		
Прочие	3.4	12.1	0.3	2.4	1.1	3.4		
Число рыб, экз.	57	62	86	70	55	25		
Индекс наполнения желудочно-кишечных трактов, ‰	93	72	169	190	355	145		
Средняя длина рыб, см	5.2±0.2	5.9±0.3	4.1±0.2	4.4±0.2	5.3±0.3	5.3±0.3		

