

УДК 597–113(265.54)

О.И. Пущина<sup>1</sup>, С.Ф. Соломатов<sup>1</sup>, Б.М. Борисов<sup>2\*</sup><sup>1</sup> Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;<sup>2</sup> Дальневосточный региональный научно-исследовательский  
гидрометеорологический институт, 690091, г. Владивосток, ул. Фонтанная, 24

**ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ  
*CLUPEA PALLASII*, МИНТАЯ *THERAGRA CHALCOGRAMMA*  
И ЮЖНОГО ОДНОПЕРЕГО ТЕРПУГА *PLEUROGRAMMUS AZONUS*  
В ЗАЛ. ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД**

По материалам донных траловых съемок, выполненных на шельфе и верхней части материкового склона зал. Петра Великого в июне–сентябре 2002–2009 гг., исследованы качественные и количественные характеристики питания, а также конкурентные отношения тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, минтая *Theragra chalcogramma* и южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*. Средние величины суточных рационов указанных видов в летний период оценены соответственно в 4,5, 3,0 и 4,3 % от массы тела. Показано, что доля планктонных и нектобентосных организмов в рационах рыб отражает степень их связи с придонными слоями воды: у сельди оно составляет соответственно 66,9 и 32,1 %, у минтая — 45,2 и 46,9, у терпуга — 30,2 и 31,8 %. Значительная часть пищи последнего представлена также бентосными беспозвоночными (24,8 %) и нектоном (13,2 %). Одним из главных компонентов корма исследованных видов являются мизиды, доля которых в пищевых спектрах сельди и минтая гораздо выше, чем в других районах их ареалов. Предполагается, что на фоне пониженных концентраций крупной фракции зоопланктона (особенно эвфаузиид) на шельфе зал. Петра Великого обилие мизид в придонном слое создает благоприятные условия для питания эврифагов и планктофагов. В результате перераспределения скоплений рыб в процессе сезонных миграций, а также низких величин запасов сельди и минтая в истекшем десятилетии биомасса рассматриваемых видов в демерсальных ихтиоценах залива не достигала уровня, при котором возможно обострение пищевой конкуренции.

**Ключевые слова:** тихоокеанская сельдь, минтай, южный одноперый терпуг, питание, суточный рацион, пищевая конкуренция.

**Pushchina O.I., Solomatov S.F., Borisov B.M.** Features of feeding for pacific herring *Clupea pallasii*, walleye pollock *Theragra chalcogramma*, and arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in Peter the Great Bay (Japan Sea) in summer season // *Izv. TINRO.* — 2014. — Vol. 176. — P. 189–200.

\* Пущина Ольга Игоревна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: vdovin@tinro.ru; Соломатов Сергей Федорович, кандидат биологических наук, заведующий сектором, e-mail: vdovin@tinro.ru; Борисов Борис Михайлович, научный сотрудник, e-mail: bborisov@ferhri.ru.

Pushchina Olga I., Ph.D., senior researcher, e-mail: vdovin@tinro.ru; Solomatov Sergey F., Ph.D., head of section, e-mail: vdovin@tinro.ru; Borisov Boris M., researcher, e-mail: bborisov@ferhri.ru.

Qualitative and quantitative indices of feeding and competitive relationships are investigated for pacific herring *Clupea pallasii*, walleye pollock *Theragra chalcogramma*, and arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* on the data of bottom trawl surveys conducted over the shelf and upper continental slope of Peter the Great Bay in June–September of 2002–2009. Daily rations of these species in summer are estimated as 4.5, 3.0 and 4.3 % of body weight on average, respectively. The diet depends on their bathymetric distribution and structure of prey: generally, the portion of plankton and nektobenthos reflects the species ability to dwell beyond the bottom and changes from 66.9 and 32.1 % for herring and 45.2 and 46.9 % for pollock to 30.2 and 31.8 % for greenling. The rest of the greenling diet is presented by benthic invertebrates (24.8 %) and nekton (13.2 %). Mysids are the main common diet component for all three species, their portion in the herring and pollock diets is extremely high in Peter the Great Bay comparing with other habitats of these species, obviously because of high abundance of mysid shrimps and low concentrations of large-sized zooplankton (particularly euphausiids) in the Bay. Role of the considered species in demersal ichthyocenosis of Peter the Great Bay is not high enough for food competition between them, taking into account their active seasonal migrations and low stocks of herring and pollock in recent times.

**Key words:** pacific herring, walleye pollock, arabesque greenling, feeding, daily ration, food competition.

## Введение

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, минтай *Theragra chalcogramma* и южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus* — наиболее массовые придонно-пелагические рыбы северо-западной части Японского моря и традиционные объекты промысла. У берегов Приморья около 27 % биомассы сельди, 50 минтая и 60 % терпуга сосредоточено в придонных слоях воды (Вдовин, 2005), что определяет их важную роль в структуре и функционировании демерсальных сообществ. По среднесреднегодным оценкам доля этих видов от общей учтенной биомассы демерсального нектона зал. Петра Великого в истекшем десятилетии составила соответственно 2,8 %, 8,3 и 14,4 % (Соломатов, Калчугин, 2011).

Несмотря на то что исследование указанных рыб в зал. Петра Великого началось более ста лет назад, сведений по их трофологии немного. Данные по сельди (Амброз, 1931; Кун, 1949а) и минтаю (Микулич, 1949а; Кагановская, 1951; Марковцев, 1978) ограничиваются описанием пищевых спектров и степени накормленности рыб в отдельные годы и сезоны. Несколько подробнее изучено питание южного одноперого терпуга и его конкурентные отношения с минтаем в водах Приморья (Микулич, 1949б, 1965; Марковцев, 1980; Пушина, 2000, 2005), тем не менее вопросы количественной оценки рационов и трофических связей этого вида, так же как минтая и сельди, по-прежнему остаются актуальными.

Цель настоящей работы — определение качественных и количественных характеристик питания и анализ пищевых отношений тихоокеанской сельди, минтая и южного одноперого терпуга в зал. Петра Великого в летний период.

## Материалы и методы

Материал для исследований (180 желудков сельди, 552 — минтая и 426 — терпуга) был получен на судах ТИНРО-центра в ходе выполнения донных траловых съемок по оценке запасов гидробионтов шельфа и верхней части материкового склона зал. Петра Великого (5–600 м) в конце июня — начале сентября 2002–2009 гг. Сбор и обработку проб вели в соответствии с общепринятой методикой\* (Руководство ..., 1986); расчет суточных пищевых рационов (СПР) и степени пищевой конкуренции рыб — по методикам, подробно описанным в монографии В.И. Чучукало (2006) и применявшимся нами ранее (Пушина, 2000, 2005).

Средние величины рационов видов и соотношения компонентов корма вычисляли с учетом биомасс особей отдельных размерных групп и их вклада в общее потребление

---

\* Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 256 с.

пищи в трех батиметрических зонах: сублиторали (менее 50 м), элиторали (50–200 м) и мезобентали (более 200 м). Биомассу рыб оценивали методом площадей (Аксютин, 1968). В трофологических расчетах использованы среднемноголетние значения биомасс.

### Результаты и их обсуждение

**Тихоокеанская сельдь.** Нагульный ареал сельди зал. Петра Великого охватывает акваторию залива и сопредельные районы северного Приморья до широты зал. Ольги (Черноиванова, 2004). Сеголетки обитают вблизи берегов: в придонных слоях они опускаются до 20–25 м, а в толще воды держатся над глубинами до 40–60 м. Рыбы более старших возрастных групп летом избегают прогретого поверхностного горизонта, встречаясь в толще воды и у дна на глубинах от 16 до 300 м и более (в основном на 50–80 м) (Вдовин, Зуенко, 1997).

Список пищевых компонентов, обнаруженных нами в желудках сельди зал. Петра Великого в летний период (табл. 1), не выходит за рамки установленного предыдущими исследователями (Амброз, 1931; Кун, 1949а) для других сезонов.

Таблица 1  
Характеристика питания сельди в зал. Петра Великого в летний период 2008–2009 гг.,  
% от массы

Table 1  
Diet of Pacific herring in Peter the Great Bay in summer 2008–2009, % in mass

Компонент пищи	Размерная группа, см				Всего
	11–15	16–20	21–25	26–30	
<b>Copepoda</b>	<b>11,0</b>	<b>18,1</b>	<b>49,2</b>	<b>13,9</b>	<b>19,9</b>
<i>Calanus glacialis</i>	6,1	–	–	–	1,5
<i>Neocalanus plumchrus</i>	–	18,1	49,2	13,7	17,1
<i>Paracalanus parvus</i>	0,8	–	–	–	0,2
<i>Pseudocalanus newmani</i>	4,1	–	–	0,2	1,1
<b>Amphipoda</b>	–	–	<b>3,1</b>	<b>1,7</b>	<b>0,8</b>
<b>Mysidacea</b>	–	<b>39,9</b>	<b>40,9</b>	<b>49,8</b>	<b>32,1</b>
<i>Acanthomysis borealis</i>	–	37,5	–	–	15,2
<i>Neomysis mirabilis</i>	–	2,4	15,1	5,2	4,2
<i>Xenacanthomysis pseudomacropsis</i>	–	–	25,8	44,6	12,7
<b>Euphausiacea</b>	–	–	<b>0,2</b>	<b>26,1</b>	<b>5,3</b>
<b>Decapoda larvae</b>	<b>56,4</b>	<b>4,8</b>	<b>4,7</b>	–	<b>16,6</b>
<b>Chaetognatha</b>	<b>32,6</b>	<b>35,0</b>	<b>1,0</b>	<b>8,5</b>	<b>24,3</b>
<b>Pisces larvae</b>	–	<b>2,2</b>	<b>0,9</b>	–	<b>1,0</b>
СПР, % от массы тела	7,9	5,7	3,1	2,8	4,5
Кол-во желудков/проб, шт.	30/3	20/2	70/7	60/6	180/18
Доля пустых желудков, %	–	–	10,0	6,7	6,1

По нашим данным, ведущую роль в рационе рыб играют мизиды (32,1 %) (в основном *Acanthomysis borealis* и *Xenacanthomysis pseudomacropsis*), щетинкочелюстные *Sagitta elegans* (24,3 %) и копеподы (19,9 %), среди которых доминирует *Neocalanus plumchrus*. Второстепенным кормом являются личинки крабов (16,6 %) и эвфаузииды *Thysanoessa longipes* (5,3 %). Редко и в небольших количествах сельдь использует гипериид *Themisto japonica* и личинок рыб. Годовики длиной менее 16 см питаются в основном личинками крабов и щетинкочелюстными. В рационе особей длиной 16–25 см увеличивается доля копепод и мизид, а более крупные откармливаются главным образом мизидами и эвфаузиидами.

Величина суточного рациона рыб по мере роста снижается с 7,9 до 2,8 % от массы тела и в среднем составляет 4,5 %. Полученные оценки интенсивности питания сельди зал. Петра Великого очень близки к таковым корфо-карагинской: в июне-августе СПР особей этой популяции в возрасте от 1 до 6 лет (что соответствует возрасту исследованных нами рыб) находятся в пределах 7,6–2,2 % (Naumenko, 1999; Ефимкин,

2007). Более высокие значения приводятся в литературе для сельди северной части Охотского моря: в среднем 5,5 % для придонной (Чучукало и др., 1999а) и 5,2–9,8 % для пелагической (Чучукало и др., 1995; Кузнецова, 2005).

Батиметрическая изменчивость состава и величины рациона сельди в заливе тесно связана с размерно-возрастной: в сублиторальной зоне, где преобладает молодь, пища рыб представлена в основном щетинкочелюстными (29,4 %), мизидами (25,9 %) и личинками крабов (21,0 %), а в элиторальной, где обитают взрослые особи, — мизидами (55,9 %) и копеподами (39,5 %). Интенсивность питания сельди с увеличением глубины обитания снижается в два раза (рис. 1).

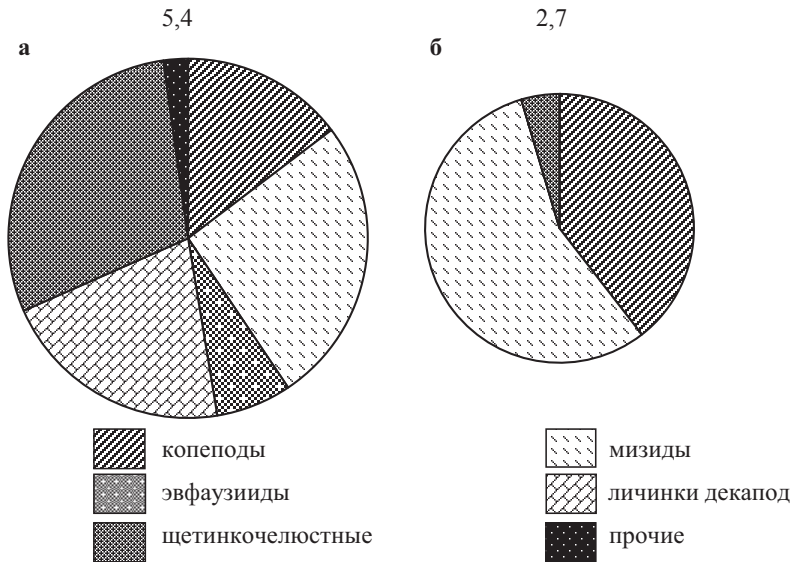


Рис. 1. Состав (% от массы) и средняя величина суточного рациона (% от массы тела, числа над диаграммами) тихоокеанской сельди в сублиторали (а) и элиторали (б) зал. Петра Великого в летний период

Fig. 1. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams, % of body weight) of pacific herring in the sublittoral (a) and elittoral (б) zones in Peter the Great Bay in summer

**Минтай.** После окончания нереста основная масса южноприморского минтая покидает зал. Петра Великого, уходя на нагул в воды северного Приморья и глубоководные котловины северо-западной части Японского моря. Остающийся в заливе минтай в летний период держится на глубинах от 25 до 480 м, предпочитая диапазон 50–200 м (Шунтов и др., 1993; Нуждин, 2008). В это время он избегает прогретого приповерхностного горизонта воды и обитает только в ее толще и у дна. Молодь начинает встречаться в придонном слое с большими, чем половозрелые особи, глубин (Вдовин, Зуенко, 1997).

По нашим наблюдениям, характер летнего питания минтая в заливе в целом соответствует описанному ранее Л.В. Микулич (1949а), однако соотношение компонентов в рационе иное (табл. 2). Наиболее значительная его часть представлена мизидами (40,1 %) (главным образом *X. pseudomacropsis*), которые вместе с копеподами (20,1 %), преимущественно *N. plumchrus*, являются основным кормом. В составе второстепенной пищи преобладает зоопланктон (эвфаузииды — 11,3 %, гиперииды — 7,8, щетинкочелюстные — 5,6 %), меньшее значение имеют декаподы (6,8 %), рыбы (4,6 %) и черви (2,3 %).

В размерно-возрастной и батиметрической изменчивости питания придонного минтая в зал. Петра Великого прослеживаются те же общие закономерности, что и в большинстве других районов ареала (Шунтов и др., 1993; Чучукало, 2006). Молодь длиной 11–20 см поедает главным образом планктон (в основном копепод и щетинкочелюстных) и отчасти мизид. С увеличением размеров рыб количество планктона в их рационе значительно снижается, при этом копеподы и щетинкочелюстные постепенно замещаются гипериидами и эвфаузиидами. Одновременно возрастает потребление минтаем бентосных и нектобентосных беспозвоночных (в основном мизид, креветок,

Характеристика питания минтая в зал. Петра Великого в летний период 2006–2009 гг.,  
% от массы

Table 2

Diet of walleye pollock in Peter the Great Bay in summer of 2006–2009, % in mass

Компонент пищи	Размерная группа, см						Всего
	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	> 60	
<b>Echiurida</b>	–	<b>9,9</b>	–	<b>1,1</b>	<b>0,3</b>	<b>8,4</b>	<b>2,2</b>
<b>Copepoda</b>	<b>55,5</b>	<b>10,5</b>	<b>9,9</b>	<b>0,8</b>	<b>0,1</b>	–	<b>20,1</b>
<i>Calanus glacialis</i>	13,4	0,1	0,1	–	–	–	3,6
<i>Neocalanus plumchrus</i>	37,2	9,6	9,8	0,7	–	–	15,1
<i>Metridia pacifica</i>	4,7	0,3	–	–	–	–	1,3
Copepoda varia	0,2	0,5	–	0,1	0,1	–	0,1
<b>Amphipoda</b>	<b>0,3</b>	<b>1,1</b>	<b>14,6</b>	<b>15,0</b>	<b>16,4</b>	<b>23,1</b>	<b>8,7</b>
<i>Ampelisca furcigera</i>	–	–	–	0,9	–	21,3	0,6
<i>Primno macropa</i>	–	–	1,0	–	–	–	0,3
<i>Themisto japonica</i>	0,3	1,1	13,6	14,1	16,4	1,8	7,8
<b>Mysidacea</b>	<b>16,1</b>	<b>69,6</b>	<b>44,5</b>	<b>39,9</b>	<b>41,1</b>	<b>19,6</b>	<b>40,1</b>
<i>Inusitatomysis insolita</i>	1,7	0,6	5,6	2,1	1,6	1,2	2,8
<i>Neomysis mirabilis</i>	1,5	0,2	2,2	0,8	4,9	2,4	1,7
<i>Xenacanthomysis pseudomacropsis</i>	12,9	68,8	36,0	36,2	33,4	15,5	35,2
Mysidacea varia	–	–	0,7	0,8	1,2	0,5	0,4
<b>Euphausiacea</b>	<b>9,5</b>	<b>3,3</b>	<b>13,6</b>	<b>21,0</b>	<b>12,5</b>	<b>9,6</b>	<b>11,3</b>
<i>Euphausia pacifica</i>	6,1	3,2	11,2	12,7	7,5	2,8	8,0
<i>Thysanoessa inermis</i>	–	–	0,1	0,1	2,2	2,0	0,3
<i>Th. longipes</i>	0,8	0,1	0,3	1,1	0,5	0,1	0,5
<i>Th. raschii</i>	2,6	–	2,0	7,1	2,3	4,7	2,5
<b>Decapoda</b>	<b>0,2</b>	<b>4,9</b>	<b>8,2</b>	<b>13,2</b>	<b>12,2</b>	<b>26,9</b>	<b>6,8</b>
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	–	1,1	4,8	0,1	0,5
<i>P. hypsinotus</i>	–	–	–	–	0,7	3,0	0,1
<i>P. prensor</i>	–	–	1,3	1,0	–	1,5	0,6
<i>Eualus fabricii</i>	–	1,3	0,3	1,0	0,3	–	0,5
<i>E. macilentus</i>	–	0,4	0,6	0,1	0,4	0,3	0,3
<i>E. middendorffi</i>	–	0,3	0,9	1,7	0,2	6,7	0,7
<i>Argis lar lar</i>	–	–	1,6	0,8	1,7	7,8	1,0
<i>Crangon dalli</i>	–	2,7	3,1	7,0	3,9	7,5	2,8
Decapoda varia	0,2	0,2	0,4	0,5	0,2	–	0,3
<b>Cephalopoda</b>	–	–	<b>1,2</b>	–	–	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>
<b>Chaetognatha</b>	<b>18,4</b>	<b>0,4</b>	<b>0,8</b>	<b>1,7</b>	<b>1,2</b>	–	<b>5,6</b>
<b>Pisces</b>	–	<b>0,3</b>	<b>6,3</b>	<b>7,3</b>	<b>16,0</b>	<b>11,9</b>	<b>4,6</b>
<i>Engraulis japonicus</i>	–	–	–	–	1,1	–	0,1
<i>Theragra chalcogramma</i>	–	–	3,7	0,3	0,9	–	1,3
<i>Cottiusculus gonez</i>	–	–	–	0,4	0,2	2,1	0,1
<i>Lumpenus sagitta</i>	–	–	1,2	1,7	0,1	0,2	0,6
<i>Arctoscopus japonicus</i>	–	–	–	0,7	9,0	–	0,9
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–	–	–	+	1,5	–	0,1
Pisces varia	–	0,3	1,4	4,2	3,2	9,6	1,5
<b>Прочие</b>	–	+	<b>0,9</b>	–	<b>0,2</b>	–	<b>0,2</b>
СПР, % от массы тела	4,1	3,2	2,8	2,6	2,4	2,1	3,0
Кол-во желудков/проб, шт.	99/21	57/22	176/44	121/50	85/44	14/12	552/193
Доля пустых желудков, %	1,0	1,8	2,3	1,7	4,7	–	2,2

шримсов), а также мелких рыб. Среди последней группы жертв несколько большую долю, чем другие виды, имеют японский волосозуб *Arctoscopus japonicus*, стреловид-

ный люмпен *Lumpenus sagitta* и собственная молодь, однако из-за пониженной плотности концентраций в заливе всех размерно-возрастных групп минтая масштабы его каннибализма в летний период невелики.

Средняя величина суточного рациона минтая составляет 3,0 % от массы тела, снижаясь по мере роста рыб с 4,1 до 2,1 %, что сопоставимо с оценками СПР придонного минтая в северной части Охотского и западной части Берингова морей, где в летне-осенний период рационы особей длиной от 10 до 70 см (исключая сеголеток) находятся в пределах 5,4–1,5 % (Чучукало и др., 1999а, б; Напазаков и др., 2001).

С увеличением глубины обитания доля зоопланктона в пище минтая возрастает с 20,9 до 55,2 % (в основном за счет гипериид и эвфаузиид), а мизид — сокращается с 50,9 до 20,0 %, однако и на материковом склоне они остаются в числе главных компонентов корма наряду с гипериидами (23,8 %) и копеподами (23,3 %) (рис. 2). Десятиногие ракообразные имеют наиболее существенное значение в рационе в сублиторали и мезобентали: в первом случае доминируют характерные для этого биотопа средний чилим *Pandalus prensor* и песчаный шримс *Crangon dalli*, во втором — северная креветка *Pandalus borealis* и *Eualus macilentus*. Рыбы поедаются минтаем на шельфе, а кальмары (в основном тихоокеанский *Todarodes pacificus*) — только на свале глубин. Интенсивность питания с глубиной незначительно снижается.

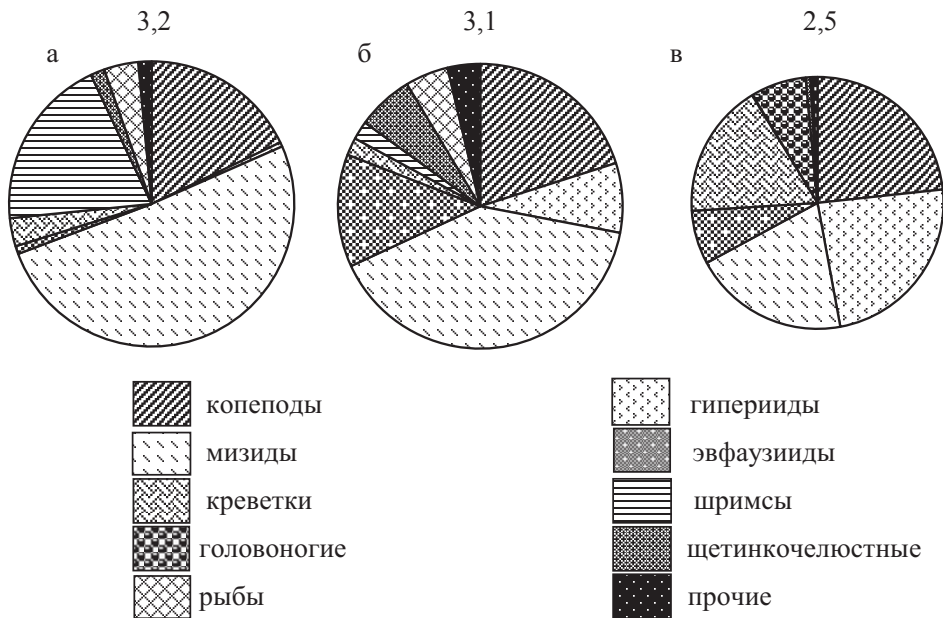


Рис. 2. Состав (% от массы) и средняя величина суточного рациона (% от массы тела, числа над диаграммами) минтая в сублиторали (а), элиторали (б) и мезобентали (в) зал. Петра Великого в летний период

Fig. 2. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams, % of body weight) of walleye pollock in the sublittoral (а), elittoral (б), and mesobethal (в) zones in Peter the Great Bay in summer

**Южный одноперый терпуг.** В летний период сеголетки терпуга распространены в поверхностном горизонте (0–40 м) как у берега, так и на значительном удалении от него. Основные скопления взрослых особей (молоди крупнее 20 см и половозрелых) держатся в придонных слоях на глубинах от 15 до 150 м (преимущественно на 40–80 м), изредка поднимаясь к поверхности за пределами прогретых прибрежных вод. В конце июля — августе начинаются преднерестовые миграции терпуга на мелководье (Вдовин, Зуенко, 1997; Вдовин, 1998).

Как было установлено ранее (Микулич, 1965; Марковцев, 1980; Пушина, 2000), состав пищи взрослого терпуга подвержен значительной сезонной изменчивости, причем наиболее существенная перестройка характера его питания (переход от план-

ктофагии к хищничеству) происходит в июле-октябре, с выходом большинства рыб в зону внутреннего шельфа. По нашим данным, в летний период главными и практически равнозначными компонентами корма терпуга в зал. Петра Великого являются мизиды (23,1 %), в основном *X. pseudomacropsis*, гиперииды *T. japonica* (22,9 %) и эхиурус *Echiurus echiurus* (20,4 %), второстепенными — рыбы (11,6 %), декаподы (10,1 %) и эвфаузииды (5,7 %) (табл. 3). Терпуг длиной 21–30 см предпочитает планктонных

Таблица 3

Характеристика питания южного одноперого терпуга в зал. Петра Великого в летний период 2002–2008 гг., % от массы

Table 3

Diet of arabesque greenling in Peter the Great Bay in summer of 2002–2008, % in mass

Компонент пищи	Размерная группа, см			Всего
	21–30	31–40	41–50	
<b>Polychaeta</b>	<b>1,1</b>	<b>0,4</b>	<b>0,4</b>	<b>0,7</b>
<b>Echiurida</b>	<b>10,2</b>	<b>22,3</b>	<b>56,0</b>	<b>20,4</b>
<b>Amphipoda</b>	<b>43,2</b>	<b>16,0</b>	<b>8,4</b>	<b>24,6</b>
<i>Erichthonius tolli</i>	–	0,4	–	0,3
<i>Orchomenella japonica</i>	–	0,6	–	0,4
<i>Gammaridea varia</i>	0,8	0,6	–	0,7
<i>Caprella</i> sp.	0,1	0,5	–	0,3
<i>Themisto japonica</i>	42,3	13,9	8,4	22,9
<b>Mysidacea</b>	<b>1,6</b>	<b>36,4</b>	<b>7,1</b>	<b>23,1</b>
<i>Inusitatomysis insolita</i>	–	0,8	–	0,5
<i>Xenacanthomysis pseudomacropsis</i>	1,6	35,6	7,1	22,6
<b>Euphausiacea</b>	<b>16,4</b>	<b>0,4</b>	<b>0,2</b>	<b>5,7</b>
<i>Euphausia pacifica</i>	–	0,4	0,2	0,2
<i>Thysanoessa inermis</i>	12,6	–	–	4,2
<i>Th. raschii</i>	3,8	–	–	1,3
<b>Decapoda</b>	<b>5,1</b>	<b>13,3</b>	<b>5,2</b>	<b>10,1</b>
<i>Pandalus prensor</i>	0,1	0,4	1,4	0,4
<i>Eualus middendorffi</i>	0,1	0,6	–	0,4
<i>Hippolytidae varia</i>	0,1	0,4	0,1	0,4
<i>Crangon dalli</i>	–	0,1	0,5	0,1
<i>Crangonidae varia</i>	–	0,3	–	0,2
<i>Pagurus brachiomastus</i>	0,2	0,1	–	0,1
<i>Chionoecetes opilio</i>	–	5,1	–	3,1
Икра <i>Ch. opilio</i>	–	6,3	3,2	4,0
Decapoda larva	4,6	–	–	1,4
<b>Bivalvia</b>	<b>3,5</b>	<b>0,9</b>	<b>0,5</b>	<b>1,7</b>
<b>Cephalopoda</b>	<b>4,7</b>	<b>0,1</b>	–	<b>1,6</b>
<b>Pisces</b>	<b>13,8</b>	<b>9,6</b>	<b>22,1</b>	<b>11,6</b>
<i>Clupea pallasii</i>	–	0,8	0,5	0,5
<i>Ilisha elongata</i>	–	0,3	–	0,2
<i>Eleginus gracilis</i>	8,0	2,6	16,5	5,2
<i>Hypoptychus dybowskii</i>	3,8	2,3	0,7	2,7
<i>Sebastes minor</i>	0,3	0,6	–	0,5
<i>Pleurogrammus azonus</i>	–	–	1,9	0,1
<i>Lumpenus sagitta</i>	0,6	0,6	–	0,5
<i>Stichaeidae</i> gen. sp.	–	0,6	–	0,4
<i>Arctoscopus japonicus</i>	–	0,2	0,1	0,1
<i>Limanda aspera</i>	–	–	1,6	0,1
<i>Pisces varia</i>	1,1	1,6	0,8	1,3
<b>Прочие</b>	<b>0,4</b>	<b>0,6</b>	<b>0,1</b>	<b>0,5</b>
СПР, % от массы тела	4,4	4,1	5,6	4,3
Кол-во желудков/проб, шт.	117/12	240/24	69/8	426/44
Доля пустых желудков, %	0,9	5,4	4,3	4,0

ракообразных и мелкий нектон. В желудках особей размером 31–40 см возрастает количество бентоса и нектобентоса (эхиурид, мизид, креветок, молоди краба-стригуна и его икры, откушенной вместе с плеоподами самок), а более крупные откармливаются в основном эхиурусом и рыбами (преимущественно молодью наваги *Eleginus gracilis*). В связи с различиями в пространственном распределении молоди и взрослых особей каннибализм у терпуга в летний период выражен слабо.

Максимальная в сезонном аспекте интенсивность питания у взрослого терпуга наблюдается летом, в сроки, близкие к началу нереста: в июле средний суточный рацион особей длиной 21–40 см достигает 6,7 % от массы тела (Пушина, 2000). По нашим оценкам, средняя для летнего периода величина СПР терпуга составляет 4,3 %. Наиболее интенсивно питаются самые крупные рыбы, уже в июле концентрирующиеся на глубинах до 50 м в районе нерестилищ. Не менее активно в сублиторали нагуливается и терпуг длиной 21–40 см, но в целом рационы этих особей, распространенных в более широком батиметрическом диапазоне, заметно ниже. С глубиной средний СПР взрослого терпуга уменьшается с 5,8 до 3,3 %, а доминирование эхиуруса (36,5 %) и рыб (20,3 %) в его пище сменяется преобладанием мизид (37,3 %) и гипериид (30,3 %) (рис. 3).

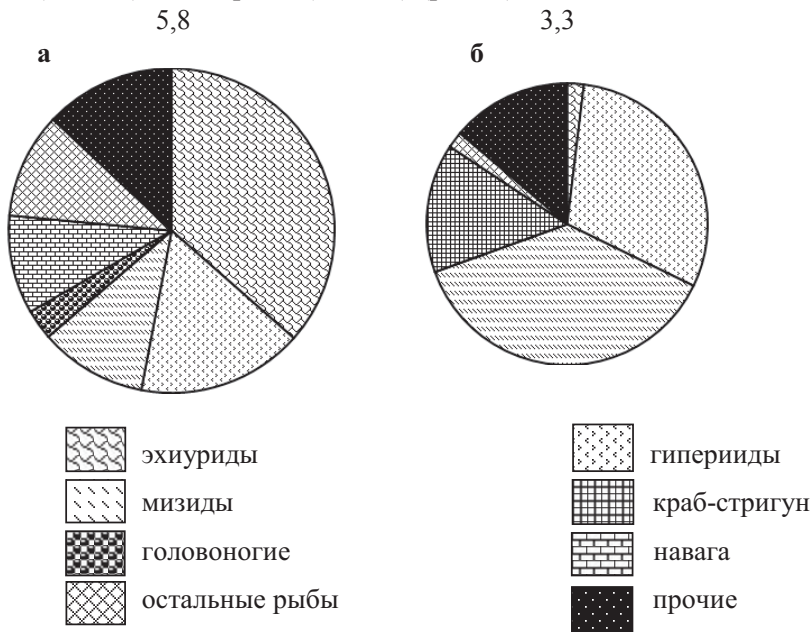


Рис. 3. Состав (% от массы) и средняя величина суточного рациона (% от массы тела, числа над диаграммами) южного одноперого терпуга в сублиторали (а) и элиторали (б) зал. Петра Великого в летний период

Fig. 3. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams, % of body weight) of arabesque greenling in the sublittoral (а) and elittoral (б) zones in Peter the Great Bay in summer

**Трофические связи рыб.** Анализ полученных нами данных и литературных сведений по экологии сельди, минтая и южного одноперого терпуга в зал. Петра Великого показал, что существенное влияние на характер их питания, помимо морфо-функциональных видовых свойств, оказывают особенности поведения и батиметрического распределения. Соотношение планктона и нектобентоса в рационах отражает степень связи рыб с придонными слоями воды: у сельди оно составляет соответственно 66,9 и 32,1 %, у минтая — 45,2 и 46,9, у терпуга — 30,2 и 31,8 %. Значительная часть пищевого спектра последнего представлена также бентосными беспозвоночными (24,8 %) и нектоном (13,2 %). Кроме того, в питании рассматриваемых видов привлекает внимание высокая доля мизид. В отличие от терпуга, для которого эти ракообразные являются, по-видимому, одним из основных компонентов летнего рациона и в других районах



обитания (Takemura, Yamane, 1953; Биология ..., 1956\*; Элькина, 1962), для сельди и минтая подобная картина нехарактерна. Повышенное количество мизид в пище сельди морских популяций (до 65,0–81,1 %) обычно наблюдается у тяготеющей к мелководьям молоди (Покровская, 1954а; Качина, Акимова, 1972; и др.), но у взрослых особей отмечается редко и в основном в северной части Японского моря (Кун, 1949б; Покровская, 1954б; Кузнецова, 2005). В желудках минтая из придонных и пелагических скоплений мизиды встречаются во все сезоны и по всему ареалу (Шунтов и др., 1993; Орлов, 1998; Напазаков и др., 2001; Kooka et al., 2001; Yamamura et al., 2002; Пущина, 2005; Urban, 2012; и др.). Иногда (преимущественно в холодный период года) они могут составлять до 20,0–37,0 % рациона отдельных размерных групп половозрелых рыб (Волков, 2000; Кузнецова, 2005) и до 78,9–90,0 % у молоди (Соболевский, Сенченко, 1996; Чучукало и др., 1999б), однако в целом существенной роли в питании этого вида не играют. Основные трофические связи сельди и минтая замыкаются, как известно, на зоопланктон.

В северо-западной части Японского моря средняя величина биомассы планктона и уровень преобладания в ней крупной («кормовой») фракции заметно ниже, чем в более северных дальневосточных морях (Шунтов, 2001). По последним данным, полученным в период наших исследований (Долганова, 2010), летом на внутреннем шельфе зал. Петра Великого образуются высокие концентрации планктона (в среднем около 2000 мг/м<sup>3</sup>), но основу их формируют личинки донных беспозвоночных (40,2 %), мелкие копеподы (32,8 %) и щетинкочелюстные (19,0 %). По мере удаления от берега биомасса планктона снижается более чем в два раза (до 849 мг/м<sup>3</sup> в водах материкового склона), однако в нем возрастает количество крупных интерзональных и океанических видов копепод (51,6 %), гиперид (8,7 %), эвфаузиид (11,4 %), щетинкочелюстных (24,2 %) и в целом доля крупной фракции (с 21,3 до 75,0 %).

Перечисленные особенности состава и структуры зоопланктона находят свое отражение в питании рассматриваемых нами видов, а недостаток в своем излюбленном корме — эвфаузидах — они, очевидно, компенсируют мизидами. Из-за сложности количественного учета ресурсы этих мелких нектобентосных ракообразных в заливе изучены слабо. Так, по данным обловов планктонной сетью в неритической зоне биомасса мизид в летний период составляет в среднем 5,3 мг/м<sup>3</sup> (Долганова, 2010), а по результатам дражных съемок достигает 120,0–168,0 мг/м<sup>3</sup>\*. Судя по той роли, которую мизиды играют в питании рыб зал. Петра Великого, они являются очень важным элементом кормовой базы демерсального нектона (Пущина, 2013). При пониженных концентрациях макропланктона на шельфе обилие мизид в придонном слое создает благоприятные условия для откорма не только эврифагов, но и такого типичного планктофага, как сельдь.

Рассматривая трофические отношения минтая и южного одноперого терпуга в водах Приморья, В.Г. Марковцев (1980) пришел к заключению, что большую часть года эти виды не вступают в острые пищевые противоречия благодаря различиям в сроках и районах нагула и нереста, а также в сезонной динамике интенсивности питания. Летом, по данным указанного исследователя, ослабление конкуренции между минтаем и терпугом происходит за счет миграции последнего в прибрежную зону и перехода его на потребление бентосных животных, приводящего к снижению пищевого сходства до 5,0–38,0 %. Результаты наших исследований показали, что значительное расхождение трофических ниш сельди, минтая и терпуга в это время наблюдается только на внутреннем шельфе залива (табл. 4). С глубиной индексы сходства их пищи возрастают до 36,2–56,6 %, что обусловлено в основном потреблением мизиды *X. pseudomacropsis*.

---

\* Биология, промысел и сырьевые запасы собственно одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz у берегов Хоккайдо : Снюрреводное рыболовство на о. Хоккайдо и его ресурсы : докл. по исследованию биологических ресурсов вод Хоккайдо. 1956. № 1. 51 с. (Пер. с яп.)

\*\* Состояние промысловых ресурсов. Прогноз общего вылова гидробионтов по Дальневосточному рыбохозяйственному бассейну на 2011 г. (краткая версия). Владивосток: ТИПРО-центр, 2010. 322 с.

Таблица 4

Индексы сходства пищи сельди, минтая и южного одноперого терпуга  
в зал. Петра Великого в летний период, %

Table 4

Indices of diet similarity for pacific herring, walleye pollock and arabesque greenling  
in Peter the Great Bay in summer, %

Вид	Сублитораль		Элитораль	
	Минтай	Терпуг	Минтай	Терпуг
Сельдь	18,9	7,4	56,6	36,2
Минтай	–	14,3	–	48,6

Однако расчеты, проведенные нами модифицированным методом Мартино-Карапетковой (Чучукало, 2006), не выявили значимой степени межвидовой конкуренции (более 1000 ед.) ни в сублиторальной зоне, где рыбы питаются наиболее интенсивно, ни в элиторальной, где существенно увеличивается сходство пищи, особенно в паре сельдь-минтай (табл. 5). В результате перераспределения скоплений рыб в процессе сезонных миграций, а также низких величин запасов сельди и минтая в истекшем десятилетии (Соломатов, Калчугин, 2011) биомасса рассматриваемых видов в демерсальных ихтиоценах зал. Петра Великого не достигала уровня, при котором возможно обострение конкурентных отношений.

Таблица 5

Степень пищевой конкуренции между сельдью, минтаем и южным одноперым терпугом  
в зал. Петра Великого в летний период

Table 5

Rate of competition for food between pacific herring, walleye pollock and arabesque greenling  
in Peter the Great Bay in summer

Вид	Сублитораль			Элитораль		
	Сельдь	Минтай	Терпуг	Сельдь	Минтай	Терпуг
Сельдь	–	1,7	9,6	–	28,4	21,0
Минтай	6,3	–	21,2	0,8	–	5,4
Терпуг	0,6	0,3	–	0,5	4,6	–
Биомасса рыб, т	1327,5	687,2	5487,6	896,5	5373,0	5831,5
СПР, %	5,4	3,2	5,8	2,7	3,1	3,3

### Заключение

Существенное влияние на характер питания сельди, минтая и южного одноперого терпуга в зал. Петра Великого оказывают особенности их поведения, батиметрического распределения и структура кормовой базы. Соотношение планктонных и нектобентосных организмов в рационах отражает степень связи рыб с придонными слоями воды. В летний период одним из главных компонентов корма исследованных видов являются мизиды, доля которых в пищевых спектрах сельди и минтая гораздо выше, чем в других районах их ареалов. На фоне пониженных концентраций крупной фракции зоопланктона (особенно эвфаузиид) на шельфе зал. Петра Великого обилие мизид в придонном слое создает, по-видимому, благоприятные условия для питания эврифагов и планктофагов. Средние величины суточных рационов сельди, минтая и терпуга оценены соответственно в 4,5, 3,0 и 4,3 % от массы тела. В результате перераспределения скоплений рыб в процессе сезонных миграций, а также низких величин запасов сельди и минтая в истекшем десятилетии биомасса рассматриваемых видов в демерсальных ихтиоценах залива не достигала уровня, при котором возможно обострение пищевой конкуренции.

### Список литературы

Аксютин З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.

- Амброз А.И.** Сельдь (*Clupea harengus pallasi* С. V.) залива Петра Великого : Изв. ТИРХ. — 1931. — Т. 6. — 312 с.
- Вдовин А.Н.** Биология и динамика численности южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 123. — С. 16–45.
- Вдовин А.Н.** Изучение состояния запасов основных промысловых рыб в водах Приморья // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 141. — С. 74–102.
- Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И.** Вертикальная зональность и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 152–176.
- Волков А.Ф.** Питание минтая в эпипелагиали Охотского моря и состояние его кормовой базы в зимне-весенний период 1998 г. // Океанол. — 2000. — Т. 40, № 5. — С. 742–755.
- Долганова Н.Т.** Зоопланктон Японского моря как потенциальная кормовая база для пастбищного выращивания лососей // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 311–337.
- Ефимкин А.Я.** Питание тихоокеанской сельди в Беринговом море // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 111–121.
- Кагановская С.М.** Новые данные по минтаю залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 34. — С. 81–87.
- Качина Т.Ф., Акимова Р.Я.** К биологии сеголеток корфо-карагинской сельди // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 313–320.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.
- Кун М.С.** О зимнем питании молоди сельди в Амурском заливе (зал. Петра Великого) // Изв. ТИНРО. — 1949а. — Т. 31. — С. 198–199.
- Кун М.С.** Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 1949б. — Т. 29. — С. 107–138.
- Марковцев В.Г.** Питание тресковых залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 1978. — Т. 102. — С. 61–66.
- Марковцев В.Г.** Сезонная динамика пищевых отношений минтая и южного одноперого терпуга в водах Приморья // Изв. ТИНРО. — 1980. — Т. 104. — С. 109–112.
- Микулич Л.В.** Некоторые данные по питанию минтая // Изв. ТИНРО. — 1949а. — Т. 29. — С. 51–56.
- Микулич Л.В.** Выедание терпугом крупных моллюсков *Serripes groenlandicus* // Изв. ТИНРО. — 1949б. — Т. 31. — С. 199–200.
- Микулич Л.В.** Питание южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz в водах северной части Японского моря // Вопр. ихтиол. — 1965. — Т. 5, № 4(37). — С. 680–694.
- Напазаков В.В., Чучукало В.И., Кузнецова Н.А. и др.** Питание и некоторые черты экологии тресковых рыб западной части Берингова моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 907–928.
- Нуждин В.А.** Биология и состояние запасов минтая *Theragra chalcogramma* в водах Приморья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 20 с.
- Орлов А.М.** Питание планктоноядных рыб материкового склона северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 602–613.
- Покровская И.С.** Питание молоди сельди у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1954а. — Т. 39. — С. 351–352.
- Покровская И.С.** Питание тихоокеанской сельди в юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 1954б. — Т. 41. — С. 309–318.
- Пущина О.И.** Особенности питания южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 203–208.
- Пущина О.И.** Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 142. — С. 246–269.
- Пущина О.И.** Трофическая роль мизид в зал. Петра Великого (Японское море) // Тр. науч. конф. «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов». — Калининград : КГТУ, 2013. — С. 100–103.
- Руководство по изучению питания рыб** / В.И. Чучукало, А.Ф. Волков. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 31 с.
- Соболевский Е.И., Сенченко И.А.** Пространственная структура и трофические связи массовых видов пелагических рыб в водах восточной Камчатки в осенне-зимний период // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 1. — С. 34–43.
- Соломатов С.Ф., Калчугин П.В.** Современное состояние ресурсов рыб в зал. Петра Великого (Японское море) // Тез. докл. Четвертой Междунар. науч.-практ. конф. «Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2011. — С. 108–109.

**Черноиванова Л.А.** Распределение, миграции и динамика численности сельди в Японском море // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 8 : Японское море; вып. 2 : Гидрохимические условия и океанологические основы биологической продуктивности. — СПб. : Гидрометеозидат, 2004. — С. 259–264.

**Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 483 с.

**Чучукало В.И., Ефимкин А.Я., Лапко В.В.** Питание некоторых планктоноядных рыб в Охотском море в летний период // Биол. моря. — 1995. — Т. 21. — С. 132–136.

**Чучукало В.И., Лапко В.В., Кузнецова Н.А. и др.** Питание донных рыб на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря летом 1997 г. // Изв. ТИНРО. — 1999а. — Т. 126. — С. 24–57.

**Чучукало В.И., Радченко В.И., Надточий В.А. и др.** Питание и некоторые черты экологии тресковых рыб западнокамчатского шельфа летом 1996г. // Вопр. ихтиол. — 1999б. — Т. 39, № 3. — С. 362–374.

**Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

**Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

**Элькина Б.Н.** Материалы по одноперому терпугу юго-восточной части Татарского пролива // Тр. ИОАН СССР. — 1962. — Т. 59. — С. 110–117.

**Kooka K., Wada A., Ishida R. et al.** Summer and winter feeding habits of adult walleye pollock in the offshore waters of western Hokkaido, northern Japan Sea // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. — 2001. — Vol. 60. — P. 25–27.

**Naumenko N.I.** Euphausiids in herrings feeding in the western Bering Sea // Eight. Ann. Meet. PICES. — Vladivostok, 1999. — P. 72–73.

**Takemura I., Yamane T.** Notes of the food of *Pleurogrammus azonus* taken from the western coast of Hokkaido // Bull. Japan Soc. Sci. Fish. — 1953. — Vol. 19. — P. 11–117. (In Jap.)

**Urban D.** Food habits of Pacific cod and walleye pollock in the northern Gulf of Alaska // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2012. — Vol. 469. — P. 215–222.

**Yamamura O., Honda S., Shida O., Hamatsu T.** Diets of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Doto area, northern Japan: ontogenetic and seasonal variations // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2002. — Vol. 238. — P. 187–198.

*Поступила в редакцию 19.06.13 г.*