

УДК 597.556.31–113(265.54)

О.И. Пущина, С.Ф. Соломатов, П.В. Калчугин, Л.Л. Будникова*
Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ РОГАТКОВЫХ (COTTIDAE, PISCES) ЗАЛ. ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Большинство массовых представителей семейства рогатковых Cottidae, обитающих в зал. Петра Великого, являются факультативными хищниками (красный бычок *Alcichthys elongatus*, дальневосточный шлемоносец *Gymnocanthus herzensteini*, керчак-яок *Myoxocephalus jaok*, снежный *M. brandti* и многоиглый *M. polyacanthocephalus* керчаки), два вида — эврифагами (колючий ицел *Icelus cataphractus*, широколобый шлемоносец *Gymnocanthus detrisus*) и два — бентофагами (двурогий бычок *Enophrys diceraus* — бентофаг-полифаг, нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger* — бентофаг-червеед). Средние величины летних суточных рационов исследованных рыб, за исключением двурогого бычка, составляют 2,4–3,6 % массы тела. Сравнительно низкая интенсивность питания двурогого бычка (средний рацион 1,0 %) является, по-видимому, особенностью его физиологии. Пищевая конкуренция между рогатковыми в период летнего нагула выражена очень слабо, а случаи значительного перекрывания трофических ниш, отмеченные в основном у хищных рыб из-за потребления эхиуруса *Echiurus echiurus* и краба-стригуна *Chionoecetes opilio*, обусловлены обилием и доступностью этих видов корма.

Ключевые слова: рогатковые, питание, суточный рацион, пищевая конкуренция, зал. Петра Великого.

Pushchina O.I., Solomatov S.F., Kalchugin P.V., Budnikova L.L. Feeding and food relations of mass species of sculpins (Cottidae, Pisces) in Peter the Great Bay (Japan Sea) in summer // Izv. TINRO. — 2016. — Vol. 184. — P. 186–203.

Feeding and competitive relationships are considered qualitatively and quantitatively for 9 common species of sculpins (Cottidae) on the data of bottom-trawl surveys of the shelf and upper continental slope of Peter the Great Bay conducted in June–September of 2002–2009. Most of these species are facultative predators (elkhorn sculpin *Alcichthys elongatus*, blackedged sculpin *Gymnocanthus herzensteini*, plain sculpin *Myoxocephalus jaok*, snowy sculpin *M. brandti*, and great sculpin *M. polyacanthocephalus*), two of them are euryphages (thorny sculpin *Icelus cataphractus* and graypurple sculpin *G. detrisus*), and two other are benthophages (antlered sculpin *Enophrys diceraus* is benthophagous polyphage and thread sculpin *G. pistilliger* is benthofagous worm-feeder). Daily ration of these species is estimated as 2.4–3.6 % of body weight, with exception of antlered sculpin that is distinguished by lower feeding intensity (on

* 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; Калчугин Павел Васильевич, научный сотрудник, e-mail: vdovin@tinro.ru; Будникова Людмила Леонидовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: budmila@gmail.com.

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; Kalchugin Pavel V., researcher, e-mail: vdovin@tinro.ru; Budnikova Ludmila L., Ph.D., senior researcher, e-mail: budmila@gmail.com.

average 1.0 % per day) due to features of its physiology. Food competition between sculpins is estimated as very low, at least in summer feeding season. Cases of significant overlapping of trophic niches noted for the predatory species, as common consumption of echiuran *Echiurus echiurus* and snow crab *Chionoecetes opilio*, are reasoned by high abundance and availability of these prey, not by real competition.

Key words: sculpin, feeding, daily diet, food competition, Peter the Great Bay.

Введение

Благодаря большому видовому разнообразию и количественному обилию семейства рогатковых Cottidae играет важную роль в структуре и функционировании донных ихтиоценов дальневосточных морей (Борец, 1997). В зал. Петра Великого обитают 34 представителя этой таксономической группы (Соколовский и др., 2011), 25 из которых отмечены в траловых съемках 2000-х гг. Их доля от общей учтенной биомассы рыб составила в среднем 22,8 %, а наиболее массовыми были керчаки рода *Myoxocephalus* (снежный *M. brandti*, керчак-яок *M. jaok*, многоиглый *M. polyacanthocephalus*), шлемоносцы рода *Gymnocanthus* (нитчатый *G. pistilliger*, широколобый *G. detrisus*, дальневосточный *G. herzensteini*), двурогий *Enophrys diceraus* и красный *Alcichthys elongatus* бычки. Как и большинство демерсальных рыб, в теплое время года рогатковые сосредоточены в основном на шельфе. В число видов, доминирующих летом на материковом склоне, входит только самый глубоководный в заливе представитель семейства — колючий ицел *Icelus cataphractus* (Панченко, Зуенко, 2009; Соломатов, Калчугин, 2013).

Ранее при проведении трофологических исследований рогатковых в зал. Петра Великого основное внимание уделялось керчакам рода *Myoxocephalus* (Пущина, Панченко, 2002; Панченко, Пущина, 2004). Цель настоящей работы заключалась в определении состава и относительной величины суточных рационов 9 перечисленных выше видов семейства Cottidae, уточнении их трофического статуса и анализе пищевых отношений в летний период.

Материалы и методы

Материал для исследований (1551 желудок) получен на судах ТИНРО-центра в ходе донных траловых съемок по оценке запасов гидробионтов шельфа и верхней части материкового склона зал. Петра Великого в конце июня — начале сентября 2002–2009 гг. Сбор и обработку проб вели в соответствии с методикой (Методическое пособие ..., 1974*; Руководство ..., 1989), расчет суточных пищевых рационов (СПР) и степени пищевой конкуренции — по методикам, принятым в ТИНРО-центре (Чучукало, 2006). Средние величины рационов и соотношения компонентов корма оценивали с учетом онтогенетической изменчивости питания и биомассы видов в трех батиметрических зонах: сублиторали (на глубинах до 50 м), элиторали (51–200 м) и мезобентали (более 200 м). В расчетах использованы среднеголетние значения биомасс, вычисленные методом площадей (Аксютин, 1968).

Результаты и их обсуждение

Двурогий бычок. Летом встречается на глубинах от 9 до 380 м, но предпочитает диапазон 40–120 м. Наиболее плотные концентрации отмечаются в западной части залива. Половозрелым становится при длине около 18 см, максимальный размер — 38 см (Панченко, 2005; Панченко, Зуенко, 2009).

По литературным сведениям (Табунков, Чернышева, 1985; Fujita et al., 1995; Чучукало, 2006), двурогий бычок — эврифаг. В северо-западной части Японского моря его пищевой спектр формируется за счет донных беспозвоночных, в основном иглокожих, раков-отшельников и полихет (Ким, 2001; Пущина, 2005).

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

В зал. Петра Великого главную роль в питании взрослых особей двурогого бычка играют полихеты и декаподы (раки-отшельники, молодежь краба-стригуна *Chionoecetes opilio*), второстепенную — эхиурус *Echiurus echiurus*, асцидии, офиуры, амфиподы, двусторчатые моллюски (табл. 1). Доминирование эхиурид и асцидий в его рационе в сублиторальной зоне сменяется преобладанием полихет и декапод (в том числе молоди краба) в элиторальной (рис. 1). В летний период двурогий бычок питается слабо: СПР варьирует в пределах 0,7–1,4 % массы тела. Невысокие рационы в летние месяцы наблюдаются у этого вида и в других районах ареала: на североприморском шельфе у рыб длиной 10–20 см они составляют в среднем 1,8 % (Пущина, 2005), на западнокамчатском — 1,4 % (Чучукало, 2006).

Таблица 1
Характеристика питания двурогого бычка в зал. Петра Великого (глубина 24–65 м)
в летний период 2006–2007 гг., % от массы

Table 1
Diet of antlered sculpin in Peter the Great Bay (depth 24–65 m) in summer of 2006–2007, %

Компонент пищи	Размерная группа, см			В среднем
	16–20	21–25	26–30	
Polychaeta	40,0	72,8	3,2	43,7
<i>Aphrodita australis</i>	11,0	6,1	–	5,4
<i>Goniada maculata</i>	–	1,9	–	0,8
<i>Nereis</i> sp.	22,5	–	–	5,4
<i>Pherusa plumosa</i>	4,2	17,1	–	8,8
Ampharetidae gen. sp.	–	6,7	2,5	3,8
Sabellidae gen. sp.	–	40,8	0,1	18,6
Polychaeta varia	2,3	0,2	0,6	0,9
Echiurida	–	4,4	15,4	6,7
Amphipoda	9,0	2,6	–	3,3
<i>Ampelisca furcigera</i>	4,9	2,6	–	2,3
<i>Erichthonius tolli</i>	0,5	–	–	0,1
<i>Caprella</i> sp.	3,6	+	–	0,9
Decapoda	23,4	7,6	81,4	34,0
<i>Pagurus brachiomastus</i>	–	–	8,8	2,7
<i>P. pubescens</i>	–	–	64,2	19,7
<i>Chionoecetes opilio</i>	23,4	7,6	8,4	11,6
Bivalvia	4,2	1,3	–	1,6
Ophiuroidea	16,8	0,2	–	4,1
<i>Amphiodia rossica</i>	6,2	0,2	–	1,6
Ophiurae varia	10,6	–	–	2,5
Ascidiae	–	10,8	–	4,9
Прочие	6,6	0,3	–	1,7
СПР, % от массы тела	1,3	0,7	1,4	1,0
Кол-во желудков/проб, шт.	40/4	50/5	20/2	110/11
Доля пустых желудков, %	55,0	68,0	45,0	59,1

Ключий ицел. Летом обитает в широком батиметрическом диапазоне (38–608 м), образуя основные скопления на внешнем шельфе и верхнем отделе материкового склона залива (90–400 м). Достигает размера 32 см, половозрелым становится при длине около 15 см (Панченко, Зуенко, 2009; Панченко, Соломатов, 2014).

Немногочисленные литературные данные характеризуют колючего ицела как эврифага, использующего червей, донных и планктонных ракообразных, гребневиков, кальмаров (Ким, 2001; Пущина, 2005). В зал. Петра Великого ицел питается в основном декаподами (преимущественно креветками), мизидами и эвфаузидами; второстепенная пища включает полихет и амфипод (табл. 2). По мере роста бычка мелкие ракообразные в его желудках замещаются креветками и молодежью краба-стригуна, а величина СПР снижается с 7,1 до 3,8 % массы тела. С увеличением глубины обитания из рациона ицела практически исчезают бентосные организмы (полихеты, гаммариды), при этом

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

Fig. 1. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams) for antlered sculpin in the sublittoral (a) and elittoral (b) zones in Peter the Great Bay in summer

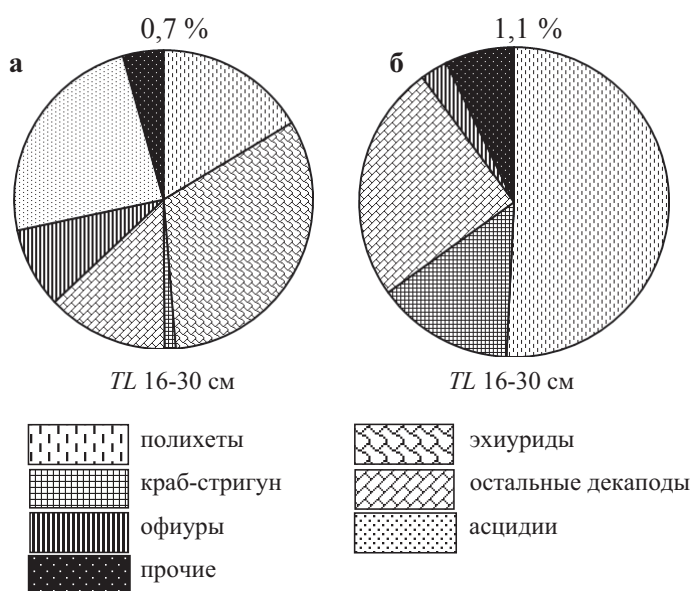


Таблица 2
Характеристика питания колючего ицела в зал. Петра Великого (глубина 101–415 м) в летний период 2007, 2009 гг., % от массы

Table 2
Diet of thorny sculpin in Peter the Great Bay (depth 101–415 m) in summer of 2007 and 2009, %

Компонент пищи	Размерная группа, см					В среднем
	6–10	11–15	16–20	21–25	26–30	
Polychaeta	–	1,1	4,7	1,6	2,3	3,2
Amphipoda	10,7	14,9	5,4	1,9	–	4,4
<i>Arctolembos arcticus</i>	–	–	2,7	–	–	1,4
<i>Rhachothropis oculata</i>	10,7	9,7	0,5	–	–	0,8
<i>Syrrhoe crenulata</i>	–	3,9	–	–	–	0,2
<i>Gammaridea varia</i>	–	–	0,3	0,5	–	0,3
<i>Primno macropa</i>	–	–	–	0,4	–	0,2
<i>Themisto japonica</i>	–	1,3	1,9	1,0	–	1,5
Mysidacea	45,5	67,2	43,8	19,9	–	34,8
<i>Acanthomysis borealis</i>	–	–	–	7,5	–	3,0
<i>Disacanthomysis dybowskii</i>	–	–	1,6	1,7	–	1,6
<i>Inusitatomysis insolita</i>	45,5	53,9	26,9	6,1	–	19,5
<i>Xenacanthomysis pseudomacropsis</i>	–	13,3	15,3	4,6	–	10,7
Euphausiacea	43,8	16,8	22,4	7,5	–	15,9
<i>Euphausia pacifica</i>	43,8	16,8	12,8	6,1	–	10,3
<i>Thysanoessa longipes</i>	–	–	9,6	1,4	–	5,6
Decapoda	–	–	23,0	65,9	97,7	40,0
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	–	23,6	97,7	10,6
<i>P. pensator</i>	–	–	–	10,4	–	4,2
<i>Eualus macilentus</i>	–	–	20,9	7,4	–	14,1
<i>Spirontocaris arcuata</i>	–	–	–	7,9	–	3,2
Hippolytidae gen. sp.	–	–	0,7	–	–	0,3
<i>Crangon dalli</i>	–	–	–	4,5	–	1,9
<i>Chionoecetes opilio</i>	–	–	1,4	12,1	–	5,7
Pteropoda	–	–	0,6	1,2	–	0,8
Chaetognatha	–	–	0,1	0,1	–	0,1
Pisces	–	–	–	1,9	–	0,8
СПР, % от массы тела	7,1	5,0	3,6	2,5	3,8	3,1
Кол-во желудков/проб, шт.	6/2	28/3	50/5	57/6	4/1	145/17
Доля пустых желудков, %	–	–	4,0	17,5	–	8,3

существенно возрастает доля зоопланктона (в основном эвфаузиид) и северной креветки *Pandalus borealis* (рис. 2).

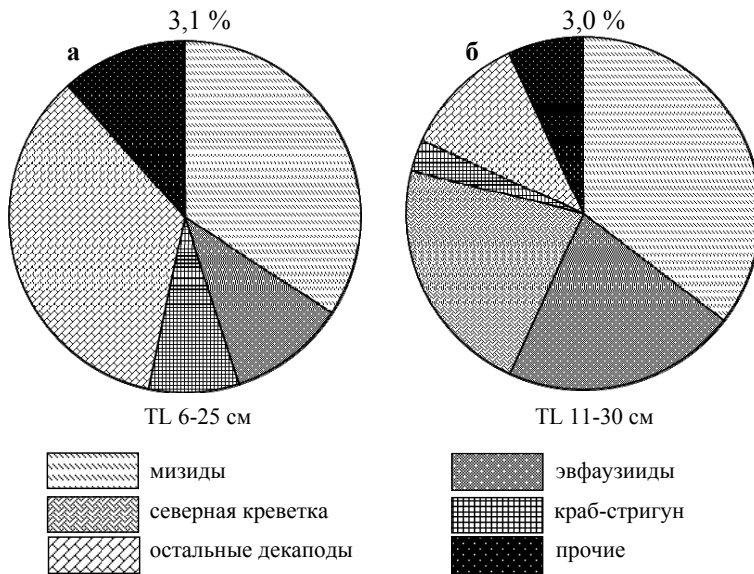


Рис. 2. Состав (% от массы) и средняя величина суточного рациона (числа над диаграммами) колючего ицеля в элиторали (а) и мезобентали (б) зал. Петра Великого в летний период

Fig. 2. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams) for thorny sculpin in the ellittoral (а) and mesobenthal (б) zones in Peter the Great Bay in summer

Красный бычок. Летом встречается в пределах 10–245 м, придерживаясь в основном глубин 40–100 м в центральной части залива. Созревает при длине около 20 см, максимальный размер — 47 см (Панченко, Зуенко, 2009; Панченко и др., 2011).

Питание красного бычка изучено очень слабо. Известно, что у тихоокеанского побережья Японии он потребляет в основном крабов (50,0 %) и рыб (24,0 %), в небольшом количестве — полихет, головоногих моллюсков, эвфаузиид и некоторых других животных (Fujita et al., 1995; Yamamura et al., 1998). Близкое соотношение главных компонентов наблюдается в рационе этого вида и в зал. Петра Великого, где он поедает преимущественно молодь краба-стригуна и мелкие виды рогатковых (табл. 3). В питании молоди бычка не менее важную роль играют мизиды и креветки, но с увеличением размеров тела и глубины обитания потребление основной пищи (особенно краба) возрастает (рис. 3). СПР красного бычка составляет 4,1–2,8 % массы тела.

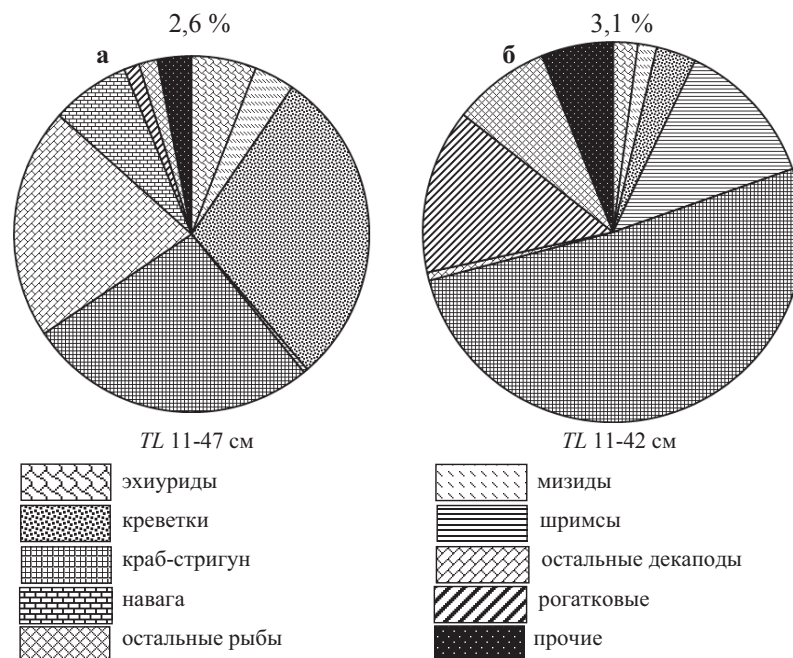


Рис. 3. Состав (% от массы) и средняя величина суточного рациона (числа над диаграммами) красного бычка в сублиторали (а) и элиторали (б) зал. Петра Великого в летний период

Fig. 3. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams) for elkhorn sculpin in the sublittoral (а) and ellittoral (б) zones in Peter the Great Bay in summer

Таблица 3
Характеристика питания красного бычка в зал. Петра Великого (глубина 19–97 м)
в летний период 2009 г., % от массы

Table 3

Diet of elkhorn sculpin in Peter the Great Bay (depth 19–97 m) in summer of 2009, %

Компонент пищи	Размерная группа, см				В среднем
	11–20	21–30	31–40	41–47	
Polychaeta	5,8	1,1	–	–	0,6
Echiurida	–	2,8	3,1	–	2,7
Mysidacea	17,0	4,5	–	–	2,0
<i>Acanthomysis borealis</i>	4,9	0,3	–	–	0,2
<i>Inusitatomysis insolita</i>	6,6	4,0	–	–	1,5
<i>Neomysis czerniawskii</i>	3,0	0,2	–	–	0,2
<i>Xenacanthomysis pseudomacropsis</i>	2,5	–	–	–	0,1
Decapoda	61,7	51,4	86,2	29,0	69,2
<i>Pandalus pensior</i>	4,9	1,4	5,3	–	3,6
<i>Eualus fabricii</i>	0,5	2,3	1,0	–	1,3
<i>E. middendorffi</i>	–	4,0	0,1	–	1,4
<i>Spirontocaris arcuata</i>	14,9	0,4	0,2	–	0,6
Hippolytidae varia	3,5	1,4	–	–	0,5
<i>Argis lar</i>	10,8	0,3	6,8	–	4,2
<i>Crangon dalli</i>	–	7,1	0,3	–	2,5
<i>Sclerocrangon salebroza</i>	–	2,5	5,1	0,7	3,7
<i>Pagurus pectinatus</i>	–	4,4	–	–	1,4
<i>Chionoecetes opilio</i>	17,3	20,8	67,4	28,3	47,4
Decapoda varia	9,8	6,8	–	–	2,6
Pisces	12,0	31,3	10,5	47,6	20,5
<i>Eleginus gracilis</i>	–	–	2,0	–	1,1
<i>Cottiusculus gonez</i>	8,8	2,9	0,7	–	1,6
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	–	–	–	44,3	3,6
<i>Triglops jordani</i>	–	–	5,5	–	3,1
Cottidae gen. sp.	3,2	7,3	2,3	–	3,8
Pleuronectidae gen. sp.	–	–	–	3,3	0,3
Pisces varia	–	21,1	–	–	7,0
Pisces ova	–	–	–	23,4	1,9
Прочие	3,5	8,9	0,2	–	3,1
СПР, % от массы тела	4,1	3,1	2,9	2,8	3,0
Кол-во желудков/проб, шт.	19/10	78/26	18/16	5/5	120/57
Доля пустых желудков, %	–	3,8	–	–	2,5

Нитчатый шлемоносец. Батиметрический диапазон обитания в летний период ограничивается 5–104 м, наиболее плотные концентрации располагаются на глубинах 40–70 м в центральной части залива. Половозрелым становится при длине около 17 см, максимальный размер — 31 см (Панченко, Зуенко, 2009; Панченко, 2012).

Нитчатый шлемоносец относится к бентофагам-полифагам, но из множества групп животных он предпочитает червей и ракообразных (Токранов, 1985; Wakabayashi, 1986; Hoff, 2000; Напазаков, Чучукало, 2003; Пущина, 2005; Чучукало, 2006). В зал. Петра Великого молодь шлемоносца наряду с полихетами активно поедает гаммарид, а в пище взрослых рыб увеличивается значение более крупных организмов, в основном эхиурид и моллюсков (табл. 4). С глубиной доля основного корма — червей — в рационе бычка практически не меняется (около 71 %), поскольку снижение потребления эхиурид в элиторали компенсируется полихетами (рис. 4). СПР исследованных размерных групп нитчатого шлемоносца в летний период очень близки (3,5–3,3 %).

Широколобый шлемоносец. Летом распространен в пределах 20–330 м, концентрируясь в основном на внешнем шельфе центрального и восточного районов залива глубже 90 м. Достигает размера 39 см, массовое половое созревание происходит при длине более 20 см (Панченко, Зуенко, 2009; Панченко, 2012).

Таблица 4

Характеристика питания нитчатого шлемоносца в зал. Петра Великого (глубина 42–62 м)
в летний период 2006–2009 гг., % от массы

Table 4

Diet of threaded sculpin in Peter the Great Bay (depth 42–62 m) in summer of 2006–2009, %

Компонент пищи	Размерная группа, см			В среднем
	11–15	16–20	21–25	
Polychaeta	54,9	68,0	39,5	54,4
<i>Eteone barbata</i>	–	0,7	1,7	1,1
<i>Eulalia bilineata</i>	–	0,9	–	0,4
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	–	4,2	1,3	2,6
<i>Glycera capitata</i>	–	1,6	–	0,8
<i>Nephtys</i> sp.	–	4,8	9,1	6,5
Cirratulidae gen. sp.	9,3	8,8	3,9	6,7
<i>Pherusa plumosa</i>	–	3,7	2,4	2,9
<i>Asychis disparidentata punctata</i>	–	1,3	3,8	2,4
<i>Asychis</i> sp.	–	9,1	–	4,5
<i>Ampharete acutifrons</i>	–	3,0	13,4	7,7
Ampharetidae gen. sp.	45,6	6,5	–	5,6
Sabellidae gen. sp.	–	4,2	1,4	2,7
Polychaeta varia	–	19,2	2,5	10,5
Echiurida	–	5,3	31,6	17,1
Amphipoda	40,6	7,4	5,5	8,2
<i>Ampelisca furcigera</i>	–	1,2	1,6	1,4
<i>A. macrocephala</i>	2,0	0,3	1,6	1,0
<i>Arctolembos arcticus</i>	–	1,8	0,6	1,2
<i>Protomedeia popovi</i>	16,2	–	–	0,8
<i>Anonyx lilljeborgi</i>	–	1,7	0,2	1,0
<i>Monoculodes crassirostris</i>	16,2	0,2	0,2	1,0
Amphipoda varia	6,2	2,2	1,3	1,8
Mysidacea	2,3	1,5	0,4	1,0
Decapoda	–	1,5	2,2	1,7
Gastropoda	–	8,4	2,5	5,3
Bivalvia	–	6,7	17,8	11,5
<i>Nucula tenuis</i>	–	1,8	0,8	1,2
<i>Yoldia seminuda</i>	–	–	11,1	5,2
<i>Yoldia</i> sp.	–	4,5	3,9	4,0
Bivalvia varia	–	0,4	2,0	1,1
Прочие	2,2	1,2	0,5	0,8
СПР, % от массы тела	3,5	3,3	3,3	3,4
Кол-во желудков/проб, шт.	10/1	50/5	50/5	110/11
Доля пустых желудков, %	20,0	8,0	2,0	6,4

Широколобый шлемоносец — эврифаг, в питании которого часто преобладает желетельный планктон (медузы, гребневики) (Токранов, 1985; Борец, 1997; Напазков, Чучукало, 2003; Чучукало, 2006; Горбатенко, Савин, 2012). В водах северного Приморья в мае-июне бычок потребляет эвфаузиид и гипериид (Пушина, 2005).

В зал. Петра Великого главный компонент летнего рациона широколобого шлемоносца — гиперииды *Themisto japonica*, хотя в пище отдельных размерных групп рыб значительную роль играют и другие планктеры, в том числе сальпы *Cyclosalpa bakeri* и гидроидные медузы *Polyorchis* sp. (табл. 5). Доля бентоса и нектобентоса в целом составляет около 9 % содержимого желудков исследованных рыб, но у молоди она заметно выше за счет полихет и мизид *Xenacanthomysis pseudomacropsis*. В летние месяцы СПР шлемоносца варьирует от 3,5 до 2,4 %. На западнокамчатском шельфе этот показатель у особей длиной 21–40 см оценивается в 4,2–5,8 % (Чучукало, 2006).

Рис. 4. Состав (% от массы) и средняя величина суточного рациона (числа над диаграммами) нитчатого шлемоносца в сублиторали (а) и элиторали (б) зал. Петра Великого в летний период

Fig. 4. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams) for threaded sculpin in the sublittoral (a) and elittoral (б) zones in Peter the Great Bay in summer

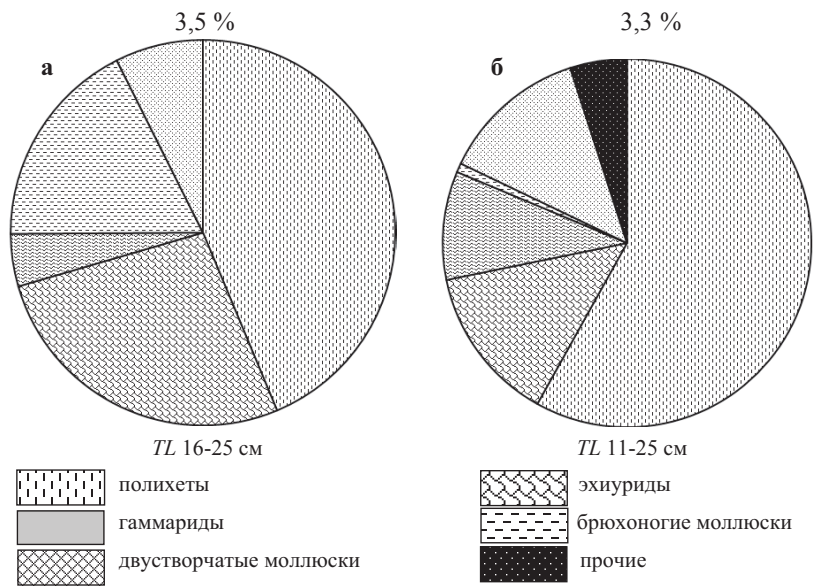


Таблица 5
Характеристика питания широколобого шлемоносца в зал. Петра Великого (глубина 70–153 м) в летний период 2006–2007 гг., % от массы

Table 5
Diet of graypurple sculpin in Peter the Great Bay (depth 70–153 m) in summer of 2006–2007, %

Компонент пищи	Размерная группа, см					В среднем
	11–15	16–20	21–25	26–30	31–35	
Hydrozoa	–	0,9	22,0	1,6	0,3	8,2
Polychaeta	6,0	3,7	8,7	0,8	0,5	4,1
<i>Nereis</i> sp.	–	–	1,4	–	–	0,5
Cirratulidae gen. sp.	2,6	–	0,6	0,1	0,1	0,4
<i>Pherusa plumosa</i>	–	–	3,6	0,2	–	1,3
<i>Asychis</i> sp.	–	–	1,0	–	–	0,3
Maldanidae gen. sp.	3,4	–	–	–	–	0,2
Terebellidae gen. sp.	–	–	0,7	0,2	–	0,3
Polychaeta varia	–	3,7	1,4	0,3	0,4	1,1
Copepoda	9,0	0,1	–	+	–	0,5
Cumacea	0,5	0,1	–	–	–	+
Amphipoda	15,1	37,5	47,3	64,6	86,9	54,3
Gammaridea varia	1,3	0,4	0,6	0,2	1,8	0,4
<i>Primno macropa</i>	–	–	–	0,3	–	0,1
<i>Themisto japonica</i>	13,8	37,1	46,7	64,1	85,1	53,8
Mysidacea	20,5	8,1	2,4	0,6	–	3,3
Euphausiacea	2,8	2,4	3,2	11,1	8,0	6,3
<i>Euphausia pacifica</i>	–	–	–	3,2	2,7	1,4
<i>Thysanoessa inermis</i>	2,8	2,4	0,2	4,3	–	2,1
<i>Th. longipes</i>	–	–	3,0	3,6	5,3	2,8
Pteropoda	–	–	1,0	2,1	3,2	1,4
Cephalopoda	–	–	1,1	2,1	–	1,1
<i>Gonatopsis octopedatus</i>	–	–	–	1,4	–	0,5
<i>Rossia pacifica</i>	–	–	–	0,7	–	0,2
Sepiolidae gen. sp.	–	–	1,1	–	–	0,4
Chaetognatha	+	21,4	6,3	3,2	1,1	6,8
Tunicata	46,1	25,5	7,3	13,7	–	13,6
Pisces	–	0,3	0,7	0,2	–	0,4
СПР, % от массы тела	3,0	3,5	2,9	2,7	2,4	2,8
Кол-во желудков/проб, шт.	20/2	60/6	78/8	78/8	30/3	266/27
Доля пустых желудков, %	10,0	1,7	11,5	1,3	6,7	5,6

Дальневосточный шлемоносец. Летом встречается в диапазоне 14–230 м, предпочитая западную часть залива с глубинами 50–80 м. Достигает размера 44 см, созревает при длине 20–25 см (Панченко, Зуенко, 2009; Панченко, 2012).

Сведения по трофологии дальневосточного шлемоносца до недавнего времени ограничивались фрагментарными данными о потреблении им в основном донных беспозвоночных (Табунков, Чернышева, 1985; Пущина, 2005). Более подробные исследования в южнокорейских водах показали, что этот вид является хищником: 50,1 % его годового рациона составляют рыбы, 26,5 — декаподы, 14,9 — головоногие моллюски и 6,4 % — эвфаузииды (Yang et al., 2013).

В зал. Петра Великого молодь дальневосточного шлемоносца размером 11–15 см питается главным образом мизидами и полихетами, более крупные особи предпочитают декапод (в основном шримсов и молодь краба-стригуна), мелких рыб (японского анчоуса *Engraulis japonicus*, бычка-гонца *Cottiusculus gonz* и др.) и двустворчатых моллюсков (откусывают мягкие ткани) (табл. 6). Величина СПР бычка по мере роста снижается с 4,6 до 2,3 % от массы тела. С глубиной доля рыб в его рационе сокращается, а мелкие ракообразные и черви замещаются крабами, моллюсками и эхиуридами (рис. 5).

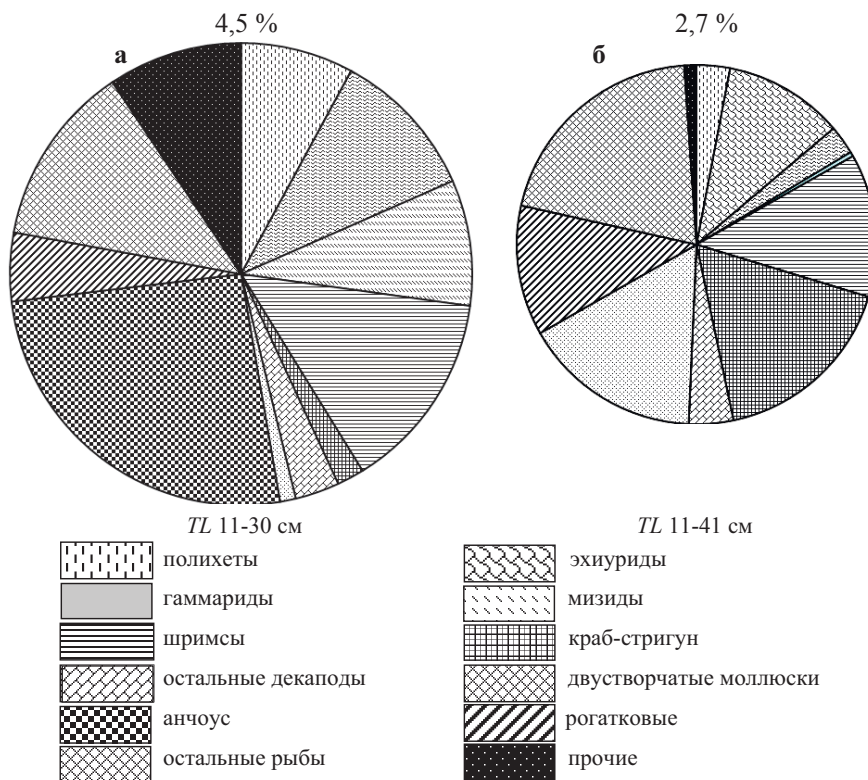


Рис. 5. Состав (% от массы) и средняя величина суточного рациона (числа над диаграммами) дальневосточного шлемоносца в сублиторали (а) и элиторали (б) зал. Петра Великого в летний период

Fig. 5. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams) for blackedged sculpin in the sublittoral (а) and elittoral (б) zones in Peter the Great Bay in summer

Снежный керчак. В летний период обитает в пределах 0,5–75,0 м, основные скопления образует на глубинах 20–40 м во всех заливах второго порядка. Половозрелым становится при длине 22–26 см, максимальный размер — 42 см (Панченко, Пущина, 2004; Панченко, Зуенко, 2009).

Как и другие представители рода *Muohoscephalus*, снежный керчак — хищник: на мелководьях зал. Петра Великого он питается в основном прибрежными крабами рода *Nemigrapsus* и рыбой, а глубже 20 м — эхиурусом (Пущина, Панченко, 2002; Панченко, Пущина, 2004). По нашим данным, в сублиторали залива главная пища

Таблица 6

Характеристика питания дальневосточного шлемоносца в зал. Петра Великого
(глубина 27–144 м) в летний период 2007, 2009 гг., % от массы

Table 6

Diet of blackedged sculpin in Peter the Great Bay (depth 27–144 m) in summer of 2007 and 2009, %

Компонент пищи	Размерная группа, см						В среднем
	11–15	16–20	21–25	26–30	31–35	36–41	
Polychaeta	29,1	7,4	7,3	0,7	0,9	1,4	5,1
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	2,8	0,2	3,9	–	–	–	1,3
<i>Lumbrineris</i> sp.	–	1,6	–	–	–	0,4	0,3
<i>Nothria</i> sp.	5,7	0,5	–	–	0,1	–	0,4
<i>Cirratulidae</i> gen. sp.	2,9	–	0,4	–	–	–	0,3
<i>Ammothrypane aulogaster</i>	–	1,4	0,1	–	–	–	0,3
<i>Maldanidae</i> gen. sp.	7,2	–	0,5	0,2	0,3	–	0,6
<i>Polychaeta varia</i>	10,5	3,7	2,4	0,5	0,5	1,0	1,9
Echiurida	–	8,6	0,5	9,8	8,4	6,7	6,0
Isopoda	4,0	1,4	3,9	0,2	–	–	1,6
Amphipoda	1,0	7,9	14,8	1,4	1,3	–	6,2
<i>Ampelisca macrocephala</i>	–	0,7	9,5	–	–	–	2,8
<i>Byblis erithrops</i>	–	2,6	–	0,3	–	–	0,5
<i>Arctolembos arcticus</i>	–	–	1,2	1,1	1,3	–	0,9
<i>Anonyx nugax</i>	–	0,7	2,7	–	–	–	0,9
<i>Gammaridea varia</i>	1,0	3,9	1,4	–	–	–	1,1
Mysidacea	43,0	12,1	0,7	–	–	–	4,2
<i>Inusitatomysis insolita</i>	34,6	1,6	0,1	–	–	–	2,1
<i>Neomysis mirabilis</i>	4,9	8,9	–	–	–	–	1,6
<i>Mysidacea varia</i>	3,5	1,6	0,6	–	–	–	0,5
Decapoda	–	19,8	37,6	19,7	32,9	35,5	27,2
<i>Pandalus pensior</i>	–	6,6	0,8	0,6	–	1,1	1,4
<i>Eualus</i> sp.	–	1,1	0,3	0,1	–	–	0,3
<i>Argis lar</i>	–	–	12,6	7,7	3,7	6,5	6,8
<i>Crangon dalli</i>	–	8,1	10,4	4,2	1,3	–	5,6
<i>Sclerocrangon salebrosa</i>	–	–	1,5	1,2	1,3	–	1,0
<i>Pagurus brachiomastus</i>	–	–	–	–	1,8	–	0,3
<i>P. ochotensis</i>	–	–	–	–	–	5,2	0,4
<i>Chionoecetes opilio</i>	–	1,7	9,1	5,9	24,7	22,4	10,2
<i>Decapoda varia</i>	–	2,3	2,9	–	0,1	0,3	1,2
Bivalvia	–	–	1,8	10,1	21,1	36,7	9,4
Cephalopoda	–	13,9	–	–	–	–	2,1
Pisces	16,9	25,0	32,8	58,1	34,9	19,7	37,2
<i>Engraulis japonicus</i>	–	–	–	42,6	–	–	11,6
<i>Hexagrammos</i> sp.	–	–	8,5	–	–	–	2,5
<i>Cottiusculus gonz</i>	–	17,7	6,7	2,1	3,0	–	5,6
<i>Enophrys diceraus</i>	–	–	–	–	–	1,5	0,1
<i>Gymnocanthus pistilliger</i>	–	–	–	1,6	–	–	0,4
<i>Icelus cataphractus</i>	–	–	–	–	5,1	–	0,9
<i>Triglops</i> sp.	–	–	–	–	3,6	–	0,6
<i>Cottidae</i> gen. sp.	–	–	–	0,4	–	8,2	0,7
<i>Percis japonicus</i>	–	–	–	–	–	9,5	0,7
<i>Lumpenus sagitta</i>	6,7	–	–	0,4	–	–	0,5
<i>Arctoscopus japonicus</i>	–	–	–	3,5	–	–	1,0
<i>Pisces varia</i>	10,2	7,3	17,6	7,5	23,2	0,5	12,6
Прочие	6,0	3,9	0,6	–	0,5	–	1,0
СПР, % от массы тела	4,6	4,0	3,3	3,4	2,9	2,3	3,3
Кол-во желудков/проб, шт.	27/7	29/9	33/12	38/10	22/8	14/10	163/56
Доля пустых желудков, %	3,7	3,4	–	5,3	–	7,1	3,1

взрослых особей бычка помимо эхиурид включает декапод (преимущественно креветок и овального краба *Cancer amphioetus*) и рыб, среди которых преобладают молодь наваги *Eleginus gracilis* и желтоперой камбалы *Limanda aspera*, а также стреловидный люмпен *Lumpenus sagitta* (табл. 7). Второстепенное значение имеют полихеты и тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus*. По мере роста СПР керчака снижается с 2,7 до 1,1 % от массы тела.

Таблица 7
Характеристика питания снежного керчака в зал. Петра Великого (глубина 7–50 м)
в летний период 2002, 2006, 2008 гг., % от массы

Table 7

Diet of snowy sculpin in Peter the Great Bay (depth 7–50 m) in summer of 2002, 2006 and 2008, %

Компонент пищи	Размерная группа, см			В среднем
	21–30	31–40	41–43	
Polychaeta	2,3	1,6	21,8	3,0
<i>Aphrodita australis</i>	–	1,5	21,8	2,3
<i>Flabelligera affinis</i>	2,3	–	–	0,6
<i>Polychaeta varia</i>	–	0,1	–	0,1
Echiurida	3,1	61,3	–	42,6
Decapoda	52,6	17,5	6,2	25,9
<i>Pandalus pensilvanicus</i>	24,6	8,5	–	12,2
<i>Eualus middendorffi</i>	0,9	0,1	0,6	0,3
<i>Crangon dalli</i>	2,3	0,6	–	1,0
<i>C. propinquus</i>	2,7	0,3	–	0,9
<i>Chionoecetes opilio</i>	2,2	0,1	5,6	1,0
<i>Pisoides bidentata</i>	2,1	0,8	–	1,1
<i>Cancer amphioetus</i>	10,9	3,0	–	4,9
<i>Hemigrapsus penicillatus</i>	2,0	0,5	–	0,9
<i>Decapoda varia</i>	4,9	3,6	–	3,6
Cephalopoda	–	5,7	–	3,9
Pisces	41,5	12,3	72,0	23,3
<i>Hypomesus japonicus</i>	2,0	–	–	0,5
<i>Eleginus gracilis</i>	17,4	3,4	8,5	7,3
<i>Cottiusculus gonez</i>	–	0,7	–	0,5
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	–	0,8	–	0,5
<i>Cottidae gen. sp.</i>	0,9	–	–	0,2
<i>Lumpenus sagitta</i>	12,5	1,4	–	4,2
<i>Arctoscopus japonicus</i>	–	1,4	–	1,0
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	–	0,8	–	0,5
<i>Limanda aspera</i>	–	–	50,3	3,0
<i>Pleuronectidae gen. sp.</i>	–	1,1	–	0,7
<i>Pisces varia</i>	8,7	2,7	13,2	4,9
Прочие	0,5	1,6	–	1,3
СПР, % от массы тела	2,7	2,6	1,1	2,4
Кол-во желудков/проб, шт.	48/17	144/31	8/7	200/55
Доля пустых желудков, %	31,3	33,3	50,0	33,5

Керчак-яок. Летом распространен на глубинах от 3 до 140 м. Концентрируется в заливах второго порядка (особенно в Уссурийском и Амурском) в диапазоне 20–60 м. Достигает размера 67 см, в массе созревает при длине 31–43 см (Панченко, Пушина, 2004; Панченко, Зуенко, 2009).

Пищевой спектр керчака-яока очень широк, но обычно в нем доминируют креветки, крабы и рыбы (Токранов, 1986; Wakabayashi, 1986; Nishikawa et al., 2000; Напазаков, Чучукало, 2003; Напазаков, 2015; и др.). На западнокамчатском шельфе значительную часть пищи бычка составляет также эхиурус (Борец, 1997).

Характер питания керчака-яока в зал. Петра Великого сходен с таковым в других районах ареала (Панченко, Пушина, 2004). По нашим наблюдениям, к числу наиболее

лее значимых компонентов летнего рациона его молоди относятся эхиуриды, песчаный шримс *Crangon propinquus*, анчоус, молодь наваги, южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*, люмпена. Взрослые бычки (особенно крупнее 50 см) отдают предпочтение крабу-стригуну, камбалам, терпугам (табл. 8). В сублиторали залива керчак-яок потребляет в основном рыб и эхиурид, а в элиторали — декапод (краба, шримса-медвежонка *Sclerocrangon salebrosa*) и рыб, однако доля последних сокращается почти вдвое (рис. 6). Величины СПР этого вида (6,8–2,2 % от массы тела) очень близки к таковым на западнокамчатском шельфе (6,8–1,9 %) (Чучукало, 2006).

Таблица 8
Характеристика питания керчака-яока в зал. Петра Великого (глубина 16–92 м)
в летний период 2002, 2007, 2009 гг., % от массы

Table 8
Diet of plain sculpin in Peter the Great Bay (depth 16–92 m) in summer of 2002, 2007 and 2009, %

Компонент пищи	Размерная группа, см					В среднем
	11–20	21–30	31–40	41–50	51–65	
Polychaeta	2,9	0,3	2,3	0,9	–	1,5
Echiurida	–	46,4	39,9	2,7	0,3	26,4
Decapoda	49,8	6,1	18,3	30,8	55,1	23,5
<i>Pandalus pensior</i>	3,1	0,6	–	0,1	–	0,2
<i>Crangon dalli</i>	–	1,2	1,2	0,3	–	0,8
<i>C. propinquus</i>	40,4	0,6	0,4	–	–	1,6
<i>Sclerocrangon salebrosa</i>	–	0,1	2,8	7,5	0,8	3,4
<i>Pagurus brachiomastus</i>	–	–	2,0	–	–	0,9
<i>Pagurus</i> sp.	3,2	–	1,4	–	–	0,7
<i>Chionoecetes opilio</i>	–	2,8	10,5	22,9	54,2	15,6
<i>Pisoides bidentata</i>	3,1	–	–	–	–	0,1
Decapoda varia	–	0,8	–	–	0,1	0,2
Cephalopoda	–	1,6	0,3	0,2	2,2	0,5
Pisces	46,7	45,5	38,6	64,7	41,9	47,7
<i>Engraulis japonicus</i>	–	9,9	10,9	–	2,2	6,6
Osmeridae gen sp.	–	–	0,5	–	–	0,2
<i>Eleginus gracilis</i>	–	10,4	2,5	7,9	–	5,1
<i>Hexagrammos stelleri</i>	–	+	–	16,8	9,6	5,4
<i>Pleurogrammus azonus</i>	–	11,5	5,0	–	–	4,1
<i>Cottiusculus gonz</i>	–	3,4	1,8	–	–	1,4
<i>Gymnocanthus pistilliger</i>	–	–	4,3	–	–	1,9
<i>Gymnocanthus</i> sp.	–	–	1,9	–	–	0,8
<i>Triglops jordani</i>	–	–	–	–	0,8	0,1
Cottidae gen. sp.	–	–	2,8	–	2,6	1,4
<i>Hemitriperus villosus</i>	–	1,1	–	–	–	0,2
<i>Dasycottus setiger</i>	0,9	+	+	–	–	0,1
<i>Lumpenus sagitta</i>	39,6	6,5	8,6	1,4	–	6,6
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–	+	–	16,8	5,4	5,1
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	1,5	0,3	7,6	13,4	3,5
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	–	–	–	11,5	–	3,3
Pisces varia	6,2	1,2	–	2,7	7,9	1,9
Прочие	0,6	0,1	0,6	0,7	0,5	0,4
СПР, % от массы тела	6,8	5,2	4,1	2,8	2,2	3,6
Кол-во желудков/проб, шт.	34/5	74/9	87/10	43/9	43/21	281/54
Доля пустых желудков, %	47,1	33,8	23,0	25,6	20,9	28,8

Многоиглый керчак. Батиметрический диапазон обитания в летний период составляет 22–245 м, основные скопления располагаются на внешнем шельфе центральной и юго-западной частей залива (50–120 м). Половозрелым становится при длине 38–58 см, максимальный размер — 79 см (Панченко, Пущина, 2004; Панченко, Зуенко, 2009).

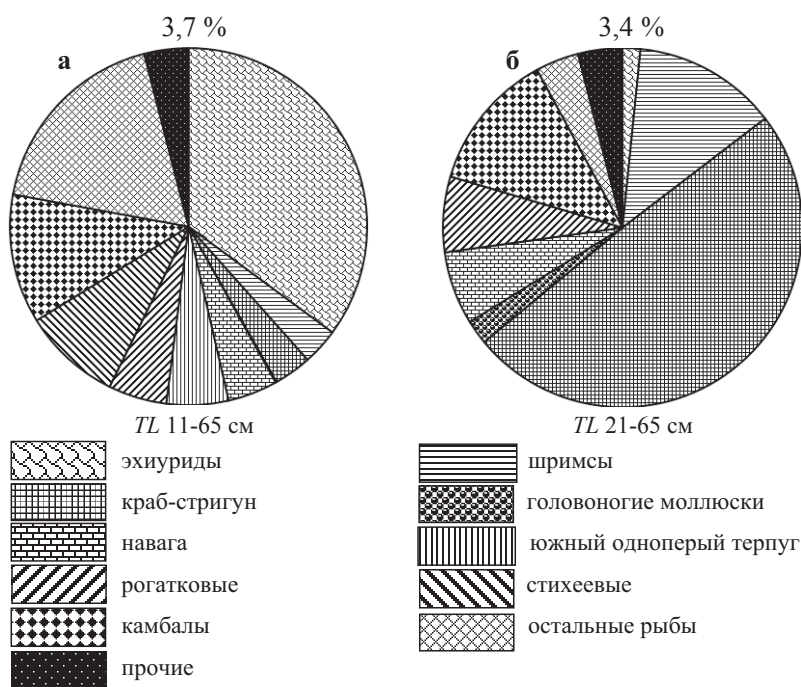


Рис. 6. Состав (% от массы) и средняя величина суточного рациона (числа над диаграммами) керчака-яока в сублиторали (а) и элиторали (б) зал. Петра Великого в летний период

Fig. 6. Diet (diagrams, %) and daily rations (numbers above the diagrams) for plain sculpin in the sublittoral (a) and elittoral (b) zones in Peter the Great Bay in summer

В различных районах дальневосточных морей главные компоненты пищи многоиглого керчака — крабы и рыбы, второстепенные — эхиуриды, креветки, раки-отшельники, осьминоги (Табунков, Чернышева, 1985; Токранов, 1986; Wakabayashi, 1986; Борец, 1997; Ким, 2001; Напазаков, Чучукало, 2003; Напазаков, 2015; и др.).

В зал. Петра Великого в рационе многоиглого керчака также преобладают декаподы (главным образом краб-стригун) и рыбы (табл. 9). В желудках бычков длиной 11–20 см доминируют молодь камбал и мелкие виды рогатковых; с увеличением размеров тела в питании возрастает роль краба, шримса-медвежонка и мраморного осьминога *Octopus cf. yendoi*. Наиболее крупные особи потребляют преимущественно краба, а рыбная часть пищи представлена в основном минтаем *Theragra chalcogramma*, южным одноперым терпугом и камбалами. СПР исследованных размерных групп многоиглого керчака (4,4–2,3 % от массы тела) близки к оценкам интенсивности его питания в Охотском море, где в летний период рационы особей длиной от 20–30 до 60–70 см находятся в пределах 4,9–2,2 % (Чучукало, 2006; Напазаков, 2008).

Трофический статус и пищевые отношения рогатковых. Анализ полученных материалов показал, что пять из девяти массовых видов рогатковых зал. Петра Великого — факультативные хищники (красный бычок, дальневосточный шлемоносец, керчак-яок, снежный и многоиглый керчаки), два вида — эврифаги (колючий ицел, широколобый шлемоносец) и два — бентофаги (двурогий бычок — бентофаг-полифаг, нитчатый шлемоносец — бентофаг-червеед). В период летнего нагула средние величины суточных рационов исследованных рыб (кроме двурогого бычка) довольно близки и составляют 2,4–3,6 % массы тела. Поскольку нерест двурогого бычка, как и большинства Cottidae, происходит в холодное время года (Панченко, 2005), сравнительно низкая интенсивность его питания (средний СПР 1,0 %) не может быть связана с этой фазой генеративного цикла и является, по-видимому, особенностью физиологии вида.

Несмотря на видоспецифичность состава и изменчивости пищевых спектров рогатковых, в них прослеживаются и общие закономерности. Так, с увеличением глубины в рационе бентофагов существенно возрастает доля полихет, у эврифагов — зоопланктона, а у факультативных хищников — декапод (особенно краба-стригуна). Вместе с тем сокращается потребление эхиурид бентофагами и хищниками, донных беспозвоночных — эврифагами и рыб — хищниками. Аналогичные тенденции на-

Таблица 9

Характеристика питания многоиглового керчака в зал. Петра Великого (глубина 52–121 м)
в летний период 2002, 2004–2007 гг., % от массы

Table 9

Diet of great sculpin in Peter the Great Bay (depth 52–121 m) in summer of 2002 and 2004–2007, %

Компонент пищи	Размерная группа, см						В среднем
	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	61–74	
Decapoda	13,8	53,8	67,1	58,6	57,7	68,7	62,2
<i>Argis lar</i>	–	3,1	1,2	–	–	–	0,5
<i>Sclerocrangon salebrosa</i>	–	5,3	14,3	18,2	9,4	–	8,1
<i>Pagurus pubescens</i>	–	–	3,0	0,6	–	1,2	0,9
<i>Chionoecetes opilio</i>	13,8	44,7	47,6	37,2	48,1	67,5	51,9
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	–	–	–	2,6	–	–	0,6
Decapoda varia	–	0,7	1,0	–	0,2	–	0,2
Cephalopoda	–	–	0,2	7,5	19,9	–	5,4
Pisces	86,2	45,9	31,7	33,6	22,4	31,3	32,2
<i>Eleginus gracilis</i>	2,5	–	–	–	–	–	+
<i>Theragra chalcogramma</i>	–	–	–	–	–	11,5	4,1
<i>Sebastes</i> sp.	–	–	–	3,4	–	–	0,7
<i>Pleurogrammus azonus</i>	–	–	–	–	15,4	8,9	6,1
<i>Artediellus dydymovi</i>	15,2	3,9	0,6	–	–	–	0,6
<i>Cottiusculus gonez</i>	5,2	5,5	0,4	–	–	–	0,7
<i>Enophrys diceraus</i>	–	2,3	–	–	–	–	0,2
<i>Gymnocanthus</i> sp.	27,3	3,6	11,4	–	–	2,7	3,0
<i>Icelus cataphractus</i>	–	1,8	5,5	–	1,3	–	1,1
<i>Triglops</i> sp.	–	–	–	6,6	4,1	–	2,2
Cottidae gen. sp.	–	4,8	–	–	–	–	0,5
<i>Eumicrotremus pacificus</i>	–	–	0,5	2,7	–	–	0,7
<i>Lycodes</i> sp.	–	–	–	4,6	–	–	1,0
<i>Chirolophis japonicus</i>	–	7,0	–	–	–	–	0,7
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–	–	6,8	–	–	–	0,8
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	–	–	1,6	–	4,8	2,1
Pleuronectidae gen. sp.	34,0	–	–	–	–	3,4	1,5
Pisces varia	2,0	17,0	6,5	14,7	1,6	–	6,2
Прочие	–	0,3	1,0	0,3	–	–	0,2
СПР, % от массы тела	4,4	3,5	2,3	2,6	2,6	2,3	2,5
Кол-во желудков/проб, шт.	10/8	41/20	38/27	33/18	16/14	18/17	156/104
Доля пустых желудков, %	10,0	9,8	18,4	12,1	12,5	5,6	12,2

блюдаются также у других представителей этих трофических группировок рыб зал. Петра Великого (Пушина, Соломатов, 2010; Пушина и др., 2012, 2014), что обусловлено главным образом изменениями структуры их кормовой базы. Как известно, полихеты и эхиуриды входят в число самых массовых групп кормового бентоса зал. Петра Великого, но, в отличие от довольно равномерно населяющих дно полихет, эхиуриды распределены очень мозаично: максимального развития они достигают в Уссурийском заливе на глубинах около 30–70 м, отдельные скопления образуют и в других районах шельфа, однако на большей части акватории отсутствуют (Надточий и др., 2005). Краб-стригун летом встречается в широком батиметрическом диапазоне (от 12 до более 600 м), предпочитая глубины 50–200 м в центральном и западном районах залива (Слизкин, Кобликов, 2013). В то же время нагул основной массы рыб (в том числе их молоди — одной из главных составляющих рациона хищников) происходит на внутреннем шельфе. По мере перехода от сублиторальной зоны к мезобентальной плотность концентраций рыб снижается в 3 раза (Соломатов, Калчугин, 2013), а кормового бентоса — на порядок (Дерюгин, Сомова, 1941; Надточий и др., 2005), вследствие чего в питании рыб на внешнем шельфе и свале глубин возрастает роль нектобентосных беспозвоночных и макропланктона (животных крупной фракции), количество которого максимально в открытых водах залива (Долганова, Надточий, 2015).

В летний период у представителей семейства рогатковых хорошо выражена пространственная дифференциация, проявляющаяся в различии районов и глубин образования основных концентраций (Панченко, Зуенко, 2009). Биотопические особенности состава кормовой базы, характер распределения и трофическая специализация рыб приводят к существенному расхождению пищевых спектров по видам поедаемых организмов, однако в ряде случаев степень их перекрытия довольно значительна. В сублиторальной зоне средний уровень сходства пищи (36,2–51,1 %) отмечен у керчака-яока, снежного керчака и двурогого бычка за счет эхиурид (табл. 10). В элиторали средние и высокие индексы сходства (43,0–70,6 %) выявлены у хищников в основном за счет краба-стригуна (табл. 11).

Таблица 10

Индексы сходства пищи массовых видов рогатковых в сублиторали зал. Петра Великого в летний период, %

Table 10

Indices of diet similarity between mass sculpin species in the sublittoral zone of Peter the Great Bay in summer, %

Вид	2	3	4	5	6
1. Двурогий бычок	7,1	29,0	2,0	36,7	36,2
2. Красный бычок	–	5,9	8,3	29,8	19,8
3. Нитчатый шлемоносец		–	2,2	27,0	27,3
4. Дальневосточный шлемоносец			–	10,6	21,1
5. Снежный керчак				–	51,1
6. Керчак-яок					–

Примечание. Здесь и в табл. 11 выделены средние и высокие индексы сходства.

Таблица 11

Индексы сходства пищи массовых видов рогатковых в элиторали зал. Петра Великого в летний период, %

Table 11

Indices of diet similarity between mass sculpin species in the elittoral zone of Peter the Great Bay in summer, %

Вид	2	3	4	5	6	7	8
1. Двурогий бычок	8,3	14,8	2,7	15,9	16,2	16,4	15,2
2. Колючий ицел	–	12,4	1,8	3,5	13,4	8,7	8,9
3. Красный бычок		–	0,8	6,8	43,0	61,7	65,9
4. Широколобий шлемоносец			–	5,0	2,4	0,5	0,3
5. Нитчатый шлемоносец				–	18,3	4,3	2,7
6. Дальневосточный шлемоносец					–	28,3	29,9
7. Керчак-яок						–	70,6
8. Многоиглый керчак							–

Тем не менее расчеты по модифицированному методу Мартино-Карапетковой (Чучукало, 2006) показали очень слабую степень конкурентного взаимовлияния рассматриваемых видов (менее 100 ед.) или же практически полное его отсутствие (табл. 12, 13). Очевидно, что сходство состава пищи рыб из-за потребления эхиурид и краба-стригуна обусловлено обилием и доступностью этих беспозвоночных. Как уже отмечалось выше, в зал. Петра Великого эхиуриды являются одной из доминирующих групп кормового бентоса. Биомасса краба-стригуна в истекшем десятилетии также была значительна, о чем свидетельствует высокий уровень его промыслового запаса в 2007–2012 гг., последовавший за ростом численности молоди в первой половине 2000-х гг. (Слизкин, Кобликов, 2013).

В силу своей массовости и принадлежности к консументам высших порядков рогатковые играют важную роль в функционировании донных сообществ дальневосточных морей, а масштабы выедания ими коммерчески ценных гидробионтов многократно превосходят объемы промыслового изъятия последних (Напазаков, Чучукало, 2003; Чучукало, 2006; Напазаков, 2015). В период наших исследований доля представителей

Таблица 12

Степень пищевой конкуренции между массовыми видами рогатковых в сублиторали зал. Петра Великого в летний период

Table 12

Degree of competition for food between mass sculpin species in the sublittoral zone of Peter the Great Bay in summer

Вид	1	2	3	4	5	6
1. Двурогий бычок	–	+	0,6	0,1	0,9	7,6
2. Красный бычок	0,4	–	1,6	3,7	9,8	52,4
3. Нитчатый шлемоносец	0,8	0,2	–	0,4	4,1	33,2
4. Дальневосточный шлемоносец	0,1	0,3	0,3	–	1,6	25,6
5. Снежный керчак	0,4	0,4	1,3	0,8	–	23,8
6. Керчак-яок	0,1	0,1	0,4	0,5	0,9	–
Биомасса рыб, т	467,1	136,7	400,8	516,1	718,6	3762,8

Таблица 13

Степень пищевой конкуренции между массовыми видами рогатковых в элиторали зал. Петра Великого в летний период

Table 13

Degree of competition for food between mass sculpin species in the elittoral zone of Peter the Great Bay in summer

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Двурогий бычок	–	0,1	0,3	0,2	0,5	0,4	1,4	0,4
2. Колючий ицел	1,4	–	3,1	1,4	1,7	4,5	10,3	3,4
3. Красный бычок	1,0	0,5	–	0,3	1,3	5,6	28,6	9,7
4. Широколобий шлемоносец	+	+	+	–	0,2	0,1	0,1	+
5. Нитчатый шлемоносец	0,6	0,1	0,4	0,9	–	1,4	1,2	0,2
6. Дальневосточный шлемоносец	0,6	0,3	2,3	0,4	1,9	–	7,3	2,5
7. Керчак-яок	0,3	0,1	1,5	+	0,2	0,9	–	2,6
8. Многоиглый керчак	0,4	0,1	2,7	+	0,2	1,7	13,9	–
Биомасса рыб, т	1222,4	241,6	618,8	2241,1	1125,9	964,8	2720,0	1173,8

этого семейства в общем объеме сезонного потребления пищи демерсальным нектоном зал. Петра Великого была близка к их доле в учтенной ихтиомассе и составила в среднем 20,6 % (45,6 тыс. т). Особенно велик был вклад рогатковых (в первую очередь керчака-яока и многоиглого керчака) в потребление таких промысловых объектов, как краб-стригун (66,4 %), шримс-медвежонок (93,7 %), анчоус (85,1 %), камбалы (62,6 %), южный одноперый терпуг (49,5 %) (Вдовин и др., 2011, 2015).

Заключение

Большинство массовых видов рогатковых зал. Петра Великого являются факультативными хищниками (красный бычок, дальневосточный шлемоносец, керчак-яок, снежный и многоиглый керчаки), два вида — эврифагами (колючий ицел, широколобий шлемоносец) и два — бентофагами (двурогий бычок — бентофаг-полифаг, нитчатый шлемоносец — бентофаг-червеед). В летний период средние величины суточных рационов исследованных рыб, за исключением двурогого бычка, довольно близки и составляют 2,4–3,6 % массы тела. Сравнительно низкая интенсивность питания последнего (средний СПР 1,0 %) связана, по-видимому, с особенностями его физиологии. В 2000-е гг. пищевая конкуренция между рогатковыми была выражена очень слабо, а случаи значительного перекрытия их спектров из-за потребления эхиурид и краба-стригуна являлись следствием обилия и доступности этих животных. Доля рогатковых в общем объеме сезонного потребления пищи демерсальным нектоном залива составила в среднем 20,6 %.

Авторы искренне признательны В.В. Панченко и Д.В. Антоненко за помощь в сборе желудков, а также В.А. Надточему, Н.М. Мокрину и Г.А. Шевцову за определение видовой принадлежности моллюсков.

Список литературы

- Аксютин З.М.** Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Вдовин А.Н., Пушина О.И., Дробязин Е.Н., Федотов П.А.** Выедание рыбами обыкновенного краба-стригуна *Chionoecetes opilio* и шримса-медвежонка *Sclerocrangon salebrosa* в заливе Петра Великого (Японское море) в летний период // Вопр. рыб-ва. — 2015. — Т. 16, № 2. — С. 220–232.
- Вдовин А.Н., Пушина О.И., Соломатов С.Ф.** Возможность корректировки оценок запасов рыб с учетом данных трофологических исследований // Вопр. рыб-ва. — 2011. — Т. 12, № 4(48). — С. 813–821.
- Горбатенко К.М., Савин А.Б.** Состав, биомасса и трофические характеристики рыб на западнокамчатском шельфе // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 40–61.
- Дерюгин К.М., Сомова Н.М.** Материалы по количественному учету бентоса зал. Петра Великого (Японское море) // Исслед. дальневост. морей СССР. — 1941. — Вып. 1. — С. 13–36.
- Долганова Н.Т., Надточий В.В.** Состав, сезонная и межгодовая динамика зоопланктона залива Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 181. — С. 169–190.
- Ким Сен Ток.** Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западной части Сахалина // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 5. — С. 593–604.
- Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г.** Макрозообентос залива Петра Великого (Японское море): состав, распределение, ресурсы // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 170–195.
- Напазаков В.В.** Питание и пищевые отношения хищных рыб в зал. Шелихова (Охотское море) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 215–224.
- Напазаков В.В.** Трофический статус и пищевые отношения массовых хищных рыб западнокамчатского шельфа // Вопр. ихтиол. — 2015. — Т. 55, № 1. — С. 63–73.
- Напазаков В.В., Чучукало В.И.** Пищевые рационы и трофический статус массовых видов рогатковых (Cottidae) в западной части Берингова моря в осенний период // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 2. — С. 200–208.
- Панченко В.В.** Возраст и рост шлемоносных бычков рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в заливе Петра Великого и прилегающих районах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 2. — С. 234–247.
- Панченко В.В.** Сезонное распределение двурогого бычка *Enophrys diceraus* (Cottidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 2005. — Т. 31, № 5. — С. 323–328.
- Панченко В.В., Зуенко Ю.И.** Распределение бычков семейства Cottidae в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Вопр. рыб-ва. — 2009. — Т. 10, № 4(40). — С. 750–763.
- Панченко В.В., Пушина О.И.** Биологическая характеристика керчаковых рыб рода *Muoxoscephalus* (Cottidae) зал. Петра Великого Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 120–153.
- Панченко В.В., Пушина О.И., Антоненко Д.В. и др.** Распределение и некоторые черты биологии красного бычка *Alcichthys elongatus* в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, № 2. — С. 195–204.
- Панченко В.В., Соломатов С.Ф.** Распределение и некоторые черты биологии колючего ицела *Icelus cataphractus* (Cottidae) в Японском море // Вопр. ихтиол. — 2014. — Т. 54, № 6. — С. 682–689.
- Пушина О.И.** Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 142. — С. 246–269.
- Пушина О.И., Панченко В.В.** Питание дальневосточного *Muoxoscephalus stelleri* и снежного *M. brandti* керчаков (Cottidae) в прибрежье Амурского залива Японского моря // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 42, № 4. — С. 536–542.
- Пушина О.И., Соломатов С.Ф.** Трофические связи хищных рыб зал. Петра Великого в летний период // Мат-лы Междунар. науч.-техн. конф. «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана». — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2010. — Ч. 1. — С. 91–95.
- Пушина О.И., Соломатов С.Ф., Борисов Б.М.** Особенности питания тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, мятяга *Theragra chalcogramma* и южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 189–200.
- Пушина О.И., Соломатов С.Ф., Будникова Л.Л., Надточий В.А.** Питание и пищевые отношения камбал зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 240–266.

- Руководство по изучению питания рыб** / В.И. Чучукало, А.Ф. Волков. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 31 с.
- Слизкин Ф.Г., Кобликов В.Н.** Динамика биологических параметров, распределение и некоторые вопросы прогнозирования состояния запасов краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны Приморье // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 26–41.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.** Рыбы залива Петра Великого : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — 431 с.
- Соломатов С.Ф., Калчугин П.В.** Современное состояние ресурсов рыб в зал. Петра Великого (Японское море) // Тр. СахНИРО. — 2013. — Т. 14. — С. 36–45.
- Табунков В.Д., Чернышева Э.Р.** Питание непромысловых видов рыб в заливе Терпения // Изв. ТИНРО. — 1985. — Т. 110. — С. 98–104.
- Токранов А.М.** Питание многооиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* Pallas и керчака-яока *M. jaok* (Cuvier) (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, вып. 6. — С. 980–989.
- Токранов А.М.** Питание рогатковых рода *Gymnacanthus* Swainson (Cottidae) прикамчатских вод // Вопр. ихтиол. — 1985. — Т. 25, вып. 3. — С. 433–437.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 483 с.
- Fujita T., Kitagawa D., Okuyama Y. et al.** Diets of the demersal fishes on the shelf off Iwate, northern Japan // Mar. Biol. — 1995. — Vol. 123, № 2. — P. 219–233.
- Hoff G.R.** Biology and ecology of threaded sculpin, *Gymnacanthus pistilliger*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. — 2000. — Vol. 98. — P. 711–722.
- Nishikawa J., Sonoda T., Sakurai I. et al.** Diets of demersal fishes and macrobenthos in the coastal water off Tomakomai, Hokkaido // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 2000. — Vol. 66, № 1. — P. 33–43. (In Jap.)
- Wakabayashi K.** Interspecific feeding relationships on the continental shelf of the eastern Bering Sea, with special reference to yellowfin sole // Bull. North Pacific Fish. Comm. — 1986. — Vol. 47. — P. 3–30.
- Yamamura O., Inada T., Shimazaki K.** Predation on *Euphausia pacifica* by demersal fishes: predation impact and influence of physical variability // Mar. Biol. — 1998. — Vol. 132. — P. 195–208.
- Yang J.H., Yoon S.C., Park J.H. et al.** Feeding habits of the black-edged sculpin *Gymnacanthus herzensteini* in the coastal waters off Mukho, Gangwondo of Korea // Kor. J. Fish. Aquat. Sci. — 2013. — Vol. 46, № 2. — P. 168–175. (In Korean.)

Поступила в редакцию 9.09.15 г.