

УДК 597.58.591.5

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРЕСТИЛИЩА БУРОГО ТЕРПУГА *HEXAGRAMMOS OCTOGRAMMUS* (HEXAGRAMMIDAE) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2024 г. Ю. А. Зуев^{1,*}, С. М. Русаев², Д. В. Гусев³

¹Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

²Магаданский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – МагаданНИРО, Магадан, Россия

³Российский государственный гидрометеорологический университет – РГГМУ, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: yzuiev@ya.ru

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.

После доработки 18.03.2024 г.

Принята к публикации 27.03.2024 г.

Подводные исследования типичного нерестилища бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* проводились в северной части Охотского моря на глубине 0.8–3.0 м. Выявлена приуроченность вида в период размножения к биотопам каменистых плато в пределах полосы макрофитов. Средняя плотность самцов составила 0.17 экз./м². Участки с оптимальными для нереста терпугов условиями располагались в центральной части полосы макрофитов на глубине 1.5–1.7 м среди валунов среднего размера. Из трёх размерных групп самцов только между крупными (общая длина тела 20–23 см) и мелкими (11–15 см) отмечены существенные различия в условиях размещения икры. Мелкие самцы располагались на меньшей глубине и ближе к прибойной полосе, крупные – на горизонте с доминированием бурых водорослей у нижней границы макрофитов. Терпуги среднего размера (16–19 см) демонстрировали предпочтения, характерные как для мелких, так и для крупных особей. Оценка численности и распределения самцов бурого терпуга, описание условий среды на нерестилищах (данные о рельефе, грунте и макрофитах) позволили получить характеристику пространственной организации нерестилища этого вида.

Ключевые слова: бурый терпуг, макрофиты, рельеф, грунт, нерест, воспроизводство, Тауйская губа.

DOI: 10.31857/S0042875224060073 EDN: QRYDRN

Бурый терпуг *Hexagrammos octogrammus* (Hexagrammidae) – широкобореальный вид, обитающий в морях Дальнего Востока (Золотов, 2012). Специфичной чертой биологии размножения бровастых терпугов (род *Hexagrammos*) является родительское поведение самцов – охрана ими кладки оплодотворённой икры (Бабанина и др., 1990; Антоненко, 1999). Этот сложный биологический процесс вдохновил ихтиологов на исследования территориального поведения видов рода (Гомелюк, 2000; Маркевич, 2004), процессов привлечения самцами самок и ухаживания за икрой, использования пространства гнездовой территории (Gross, Sargent, 1985; Munehara et al., 2000; Маркевич, 2011).

Распределение и поведение бровастых терпугов в период размножения изучали Кимура и Монехара (Kimura, Munehara, 2011) и Ли с соавторами (Lee et al., 2013, 2015). В этих исследованиях показана избирательность самцов к грунтам, глубинам, растительности, а также зависимость выбора ими места размножения от численности хищников.

В отечественной ихтиологии изучение поведения и распределения рыб и влияния на них экологических факторов начато ещё во второй половине прошлого века (Мочек, 1987; Экологические факторы ..., 1993). За рубежом эколого-этологическое направление продвигалось для промысловых популяций (Haegle, Schweigert, 1985) и сообществ

рыб, обитающих на рифах (Jones, Syms, 1998). Развитие этого направления с использованием термина “пространственная организация” в нашей стране продолжено в работах по изучению распределения карповых (Интересова, 2009) и камбалообразных (Дьяков, 2009). Однако популяционный уровень исследований, основанный на традиционных методах сбора материала сетными орудиями лова, не полностью учитывает роль поведения в экологии рыб и тем самым ограничивает возможность получения целостной картины пространственной организации рыб.

Исследования меньшего масштаба (группа особей, нерестовое скопление рыб) в большей степени дают возможность установить связь поведения рыб и факторов среды, особенно в нерестовый период (Zhang et al., 2021; Lin et al., 2023). Фокусирование на этологических особенностях рыб также раскрывает влияние неоднородности среды на их поведение (Михеев и др., 2010) и позволяет обнаружить индивидуальные реакции рыб в различных условиях (Mittelbach et al., 2014). Можно утверждать, что изучение поведения в системном исследовании экологии рыб и их распределении имеет большой прикладной и фундаментальный научный потенциал.

Анализ направлений современных исследований по экологической этологии рыб позволил сформулировать цель работы: описать пространственную организацию нерестилища бурого терпуга, включающую особенности поведения разноразмерных групп рыб. Достижение этой цели было бы невозможно без использования водолазного способа исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Таблица 1. Характеристики продольных 50-метровых разрезов через нерестилища бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в Тауйской губе Охотского моря

Разрез №	Глубина*, м	Положение разреза в полосе макрофитов	Число самцов, экз.	Плотность самцов, экз/м ²
1	1.7–2.3 (1.9)	Нижнее	19	0.19
2	0.9–1.1 (1.0)	Верхнее	8	0.08
3	1.7–2.4 (2.0)	Нижнее	14	0.14
4	1.4–1.9 (1.7)	Среднее	17	0.17
5	1.0–1.7 (1.4)	Верхнее	22	0.22
6	1.3–1.9 (1.6)	Среднее	23	0.23
7	1.4–2.1 (1.7)	То же	21	0.21

Примечание. *Приведены диапазоны варьирования и (в скобках) средние значения.

Исследования нерестилища бурого терпуга проводили 10–17.07.2022 г. и 22.06–02.07.2023 г. на участке, расположенном у о-ва Недоразумения ($59^{\circ}35'03''$ с.ш., $150^{\circ}40'03''$ в.д.) в Тауйской губе северной части Охотского моря, с использованием водолазной техники. Были выполнены задачи учёта численности рыб, описаны условия среды и особенности поведения самцов терпуга.

Оценка плотности и условий распределения самцов. Расположение самцов терпуга на нерестилище в 2023 г. оценивали по водолазным разрезам и сопровождали видеозаписью. Разрезы выполняли вдоль проложенного у дна 50-метрового троса (трансекты), размеченного через 1 м. Водолаз отмечал самца терпуга и проверял наличие кладки. Самцы хорошо обнаруживались визуально по характерному оборонительному поведению – нацеливанию и движению в сторону проплывающего водолаза.

На разрезах, расположенных перпендикулярно берегу, описывали рельеф, грунт и растительные сообщества, а также определяли ширину полосы кладок вдоль берега. Разрезы, на которых выполняли подсчёт кладок (самцов), располагались параллельно изобатам в середине полосы нерестилища (три разреза) и у его краёв (четыре разреза) (табл. 1).

Общая длина семи продольных и шести поперечных разрезов через различные участки нерестилища составила 453 м. Ширина полосы тщательного просмотра составила 2 м.

Размер рыб (общая длина тела – *TL*) определяли по видеозаписям, в качестве масштаба использовали деления (1 м) и метки (4 см) трансекты. Были зарегистрированы особи *TL* 11–23 см. Для дальнейшего анализа всех самцов разделили

на три размерные группы: малоразмерные (мелкие) – 11–15 см (34 экз.), среднеразмерные – 16–19 см (57 экз.) и крупные – 20–23 см (33 экз.). Средние размеры контролируемого участка и валунов также оценивали по присутствующей в кадре трансекте. Для повышения объективности анализа расшифровку видеозаписей проводили независимо два исследователя.

В качестве рабочего термина часть нерестилища, контролируемая самцом, определена как *нерестовый участок*, который в большинстве случаев представлял собой ограниченное камнями или макрофитами углубление (ямку), полностью находящееся в поле зрения одного самца (рис. 1). В качестве размерной характеристики участка использовали либо его диаметр (для окружной формы), либо среднее геометрическое из продольного и поперечного измерений (если участок имел вытянутую форму).

Особенности поведения самцов. Межвидовые отношения самцов бурого терпуга и контрольными нерестовыми участками исследовали по видеозаписям стационарно установленных камер GoPro 3 и 5 Black edition (“GoPro”, Китай), направленных на изучаемого самца с расстояния ~1 м. Общая длительность записей поведения составила 3 ч в 2022 г. (два самца) и 8 ч в 2023 г. (два самца).

Анализ данных. Для оценки связи размерных групп самцов бурых терпугов и характеристик среды применяли ранговый аналог дисперсионного анализа – метод Краскела–Уоллиса; для выявления межгрупповых различий – парный критерий Вилкоксона. Дискриминантный анализ использовали для выявления различий в размерных группах самцов. Процедуры были реализованы и графически оформлены в Past v. 4.08 (Clarke, 1993; Hammer et al., 2001) и в среде RStudio (Wickham, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Подводные ландшафты и условия среды на нерестилище. В верхней сублиторали у северо-восточного побережья о-ва Недоразумения в полосе макрофитов со слабым уклоном дна были обнаружены охраняющие икру (середина июля 2022 г.) и конкурирующие за территорию (конец июня 2023 г.) скопления самцов бурого терпуга.

Сообщества водорослей на нерестовом участке бурого терпуга были представлены красными (*Rhodophyta*), зелёными (*Chlorophyta*), бурыми (*Phaeophyceae*) водорослями. Среди красных доминировала *Odonthalia corymbifera*, среди зелёных – *Ulvaria splendens*. В основании бурых водорослей *Saccharina japonica* и *Stephanocystis*

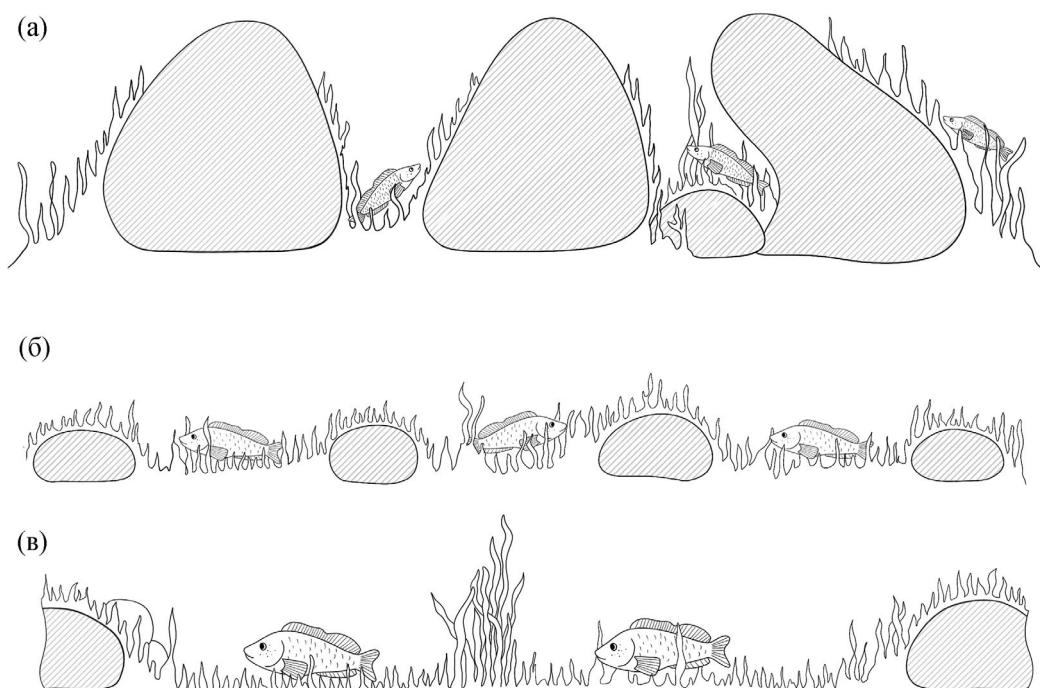


Рис. 1. Распределение самцов бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* на нерестовых участках разного типа: а – щели между валунами на небольшой глубине (0.8–1.0 м), б – валуны размером 10–40 см, средняя глубина (~1.5 м), в – валуны размером > 40 см в нижней части полосы макрофитов (1.7–2.2 м). Рисунки смоделированы по результатам визуальных наблюдений и видеозаписям.

crassipes вторым ярусом были расположены красные (*Ptilota asplenoides*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Hymenena ruthenica*), также характерные для морей Дальнего Востока (Клочкова и др., 2009). Разрезы были проложены у верхней границы водорослевого пояса, в его центре и у нижней границы (табл. 1).

Температура воды в период исследований варьировала в пределах 10–12°C. Ихтиофауна на участке, по визуальной оценке и последующей сверке с видеоматериалами, была представлена 10 видами. Наиболее многочисленными были бурый и пятнистый *H. stelleri* терпуги, молодь которых образовывала скопления, характерные для мелководий Тауйской губы в летний период (Шестаков, Грунин, 2018; Шестаков, 2019). Часто встречались дальневосточная зубатка *Anarhichas orientalis* (Anarhichadidae), керчак-ялок *Myoxocephalus jaok* (Psychrolutidae), восточная бельдюга *Zoarces elongatus* (Zoarcidae), навага *Eleginops gracilis* (Gadidae), глазчатый опистоцентр *Opisthocentrus ocellatus* (Opisthocentridae). Единично отмечены полосатый *Pholis fasciata* и длиннобрюхий *Rhodymenichthys dolichogaster* маслюки (Pholididae), молодь голубого окуня *Sebastes glaucus* (Scorpaenidae). Перечисленные виды также обычны для мелководий Тауйской губы (Поезжалова-Чегодаева, 2021).

Нерестилище бурого терпуга расположено на глубине 0.8–2.5 м. Грунт сложен покрытыми

водорослями валунами и обломками скал различного размера – от 0.2 до 5.0 м. Иногда между камнями встречались небольшие песчаные участки (не более 0.1% площади нерестилища). У верхней границы нерестилища кладки икры терпуга также встречались между щёток мидий *Mytilus trossulus*, у нижней границы – среди актиний *Metridium senile*.

Кладки икры терпугов располагались в основании кустов красных водорослей, идентифицированных как *Congregatocarpus kurilensis*, *Hideophyllum yezoense*, *Odonthalia corymbifera*. Одна кладка обнаружена в ветвях красных коралловых водорослей (Corallinales). На других участках побережья исследованного района, где нет каменистых плато, самцы бурого терпуга отмечались единично.

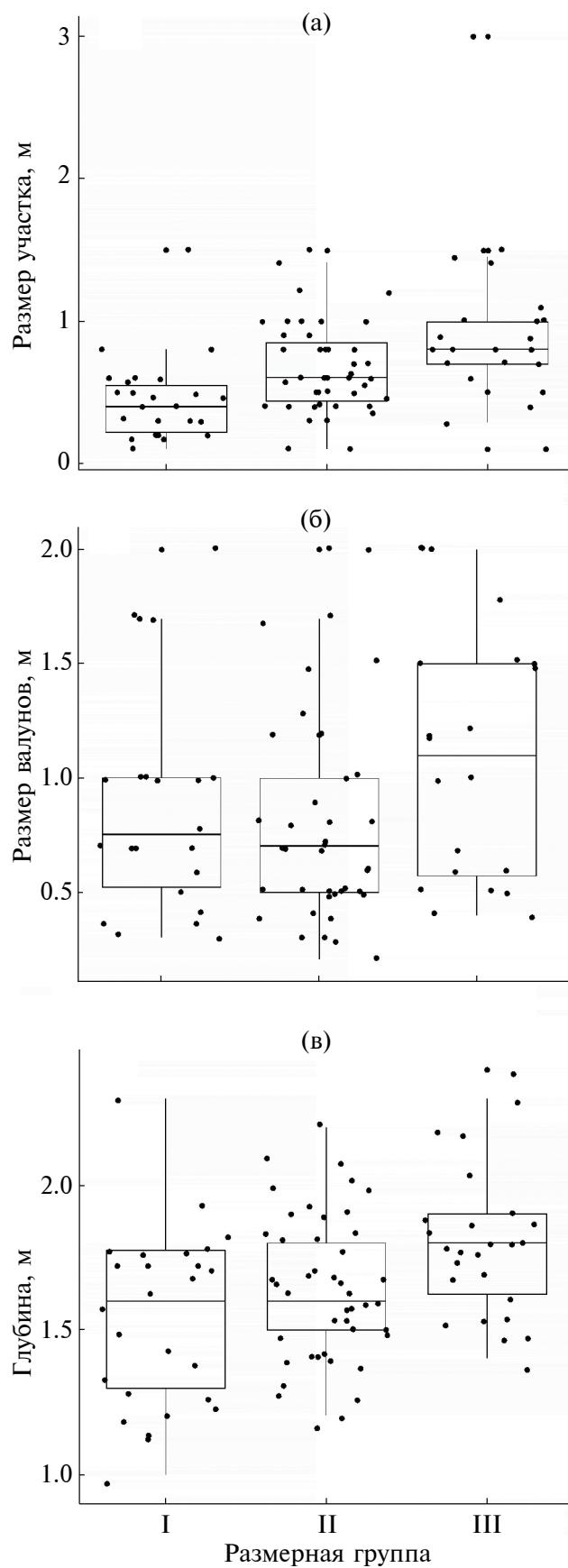
Характеристика нерестового участка бурого терпуга и распределение особей. Размер нерестового участка бурого терпуга может значительно варьировать (рис. 1, 2а). Ограничением площадки могут выступать как камни, валуны, так и талломы бурых водорослей *S. japonica* и *S. crassipes* в различных сочетаниях. Охраняемый участок иногда имел плоскую или даже выпуклую форму (<2%) – это заросшие водорослями плоскости обломков скал и верхние поверхности отдельных валунов.

Чем крупнее самец, тем достоверно больше размер охраняемого им нерестового участка. Подтверждённое различие наблюдается как

Таблица 2. Оценка связи размеров самцов терпуга *Hexagrammos octogrammus* на нерестилище с отдельными факторами среды по результатам тестов Краскела–Уоллиса и парного теста Вилкоксона с коррекцией Бон-Феррони

Показатель	Тест Краскела–Уоллиса		Тест Вилкоксона (<i>p</i>)		
	$\chi^2(df)$	<i>p</i>	Сравниваемые пары размерных групп		
			I и II	I и III	II и III
Размер охраняемого участка	21.05 (2)	<0.001	0.002	<0.001	0.092
Глубина охраняемого участка	10.48 (2)	0.005	0.409	0.006	0.074
Средний размер валунов	3.80 (2)	n.s.			
Проективное покрытие макрофитами	3.75 (2)	n.s.			
Наличие макрофитов-эдификаторов, создающих моносообщества					
<i>Saccharina japonica</i>	3.11 (2)	n.s.			
<i>Stephanocystis crassipes</i>	19.45 (2)	<0.001	0.006	<0.001	0.150
Доля бурых водорослей	7.86 (2)	0.020	0.410	0.017	0.260

Примечание. Группы самцов: I, II, III – соответственно малоразмерные (общая длина тела 11–15 см), среднеразмерные (16–19 см) и крупные (20–23 см). χ^2 – значение статистики Краскела–Уоллиса, *df* – степени свободы, *p* – уровень значимости, n.s. – связь размеров самцов терпуга с фактором не значима. Полужирным шрифтом выделены уровни значимости, указывающие на достоверность различий между группами.



между мелкими и крупными рыбами, так и между мелкими и среднеразмерными. Связи между размером рыбы и размером валунов на нерестовом участке не найдено (табл. 2; рис. 2а, б).

Глубины расположения нерестовых участков крупных самцов достоверно больше, чем у мелких. Общий диапазон распространения терпугов совпадает с полосой макрофитов на участке. Единичные мало- и среднеразмерные самцы встречались на глубине 0.8 м в щелях под камнями на дружах мидий с отдельными веточками красных водорослей. Предпочтения самцов по составу растительности на нерестовом участке выявлены только для бурых водорослей (табл. 2).

Самцы терпуга большую часть времени проводят у центра контролируемой территории. По визуальным наблюдениям и видеозаписи, поведение самцов разных размерных групп четко различается. Так, мелкие самцы никогда не отрываются от субстрата в случае приближения водолаза. Крупные демонстрируют наибольшую агрессию и даже имитируют броски на водолаза. Самцы средних размеров не всегда отрываются от грунта, но почти всегда демонстрируют оборонительную позицию — раскрывают грудные плавники. На видеозаписях отмечены случаи нападения охраняющих кладки крупных самцов на многократно превышающих их по размерам зубаток, бельдюг и морских окуней.

Плотность нерестовых участков и численность самцов. Плотность поселения самцов в преднерестовый период в среднем составила 0.17 экз./м². Приблизительное число готовых к нересту и демонстрирующих нерестовое поведение самцов бурого терпуга в преднерестовый период на расположенному у о-ва Недоразумения участке средней шириной 17 м и длиной 1.5 км (площадь — 25500 м²) составляет ~ 4.5 тыс. экз. Максимальная плотность рыб (оптимальные условия для нереста) отмечена в поясе бурых и красных водорослей на валунах размером 0.2–0.4 м и глубине ~ 1.5–1.7 м и составила 1.1 экз./м² (рис. 1). Минимальная плотность (<0.05 экз./м²) наблюдалась у верхней границы пояса водорослей (рис. 2в).

←
Рис. 2. Распределение трёх размерных групп самцов бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (•) в зависимости от: а — размера охраняемого нерестового участка, б — среднего размера валунов на нём, в — глубины его расположения. (|) — минимальное и максимальное значения; каждый бокс включает три горизонтальные линии, которые обозначают 25, 50 (медиана) и 75% данных.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка численности рыб. Мало- и среднеразмерные самцы часто придерживаются закрыто-маскировочной тактики (термин по: Маркевич, 2004). Мелкие терпуги наименее агрессивны и лучше всего прячутся, поэтому наибольшие ошибки могли быть в подсчёте численности именно этой группы. Такие самцы, как правило, располагались у берега, у полосы прибоя, на глубине 0.8–1.2 м, в глубоких расщелинах между камнями (могли быть пропущены оператором). Среднеразмерные самцы были наиболее многочисленными и встречались в широком диапазоне условий (рис. 3). Крупных терпугов учитывали наиболее точно, так как они ведут себя очень активно и агрессивно демонстрируют своё присутствие даже самым большим объектам – крупным рыбам и водолазам. Они часто располагались на открытых участках и занимали наибольшее пространство.

Характеристики нерестовых участков. В преднерестовый период происходит активная борьба самцов за пространство, характеризующаяся высокими тратами энергии рыб и стрессом. Сложная, неоднородная среда естественным образом

ограничивает поле зрения рыбы и способствует снижению стресса, улучшению защиты и, как следствие, увеличивает репродуктивный успех нерестящихся рыб (Myhre et al., 2013; Zhang et al., 2021). В нашем исследовании обнаружено, что неоднородная среда обеспечивает широкий спектр условий для самцов различных размерных групп. Большое количество валунов небольшого размера (покрытых макрофитами и эпифитами) образует значительное количество нерестовых участков – ямок, углублений и так далее (рис. 1).

Размеры контролируемой самцом территории оказались достоверно связаны с размерами самих рыб (табл. 2, рис. 2а). У среднеразмерных и крупных самцов размер охраняемого и просматриваемого ими участка существенно больше (рис. 1). На участках с большими открытыми пространствами охраняющий самец и кладка наиболее заметны, что, по-видимому, снижает вероятность нахождения здесь менее агрессивных и более уязвимых малых самцов. Исследования в преднерестовый период, когда самцы терпуга ещё не вступают в напряженные конкурентные отношения, зафиксировали их начальную приуроченность к тем или иным условиям среды. Таким образом,

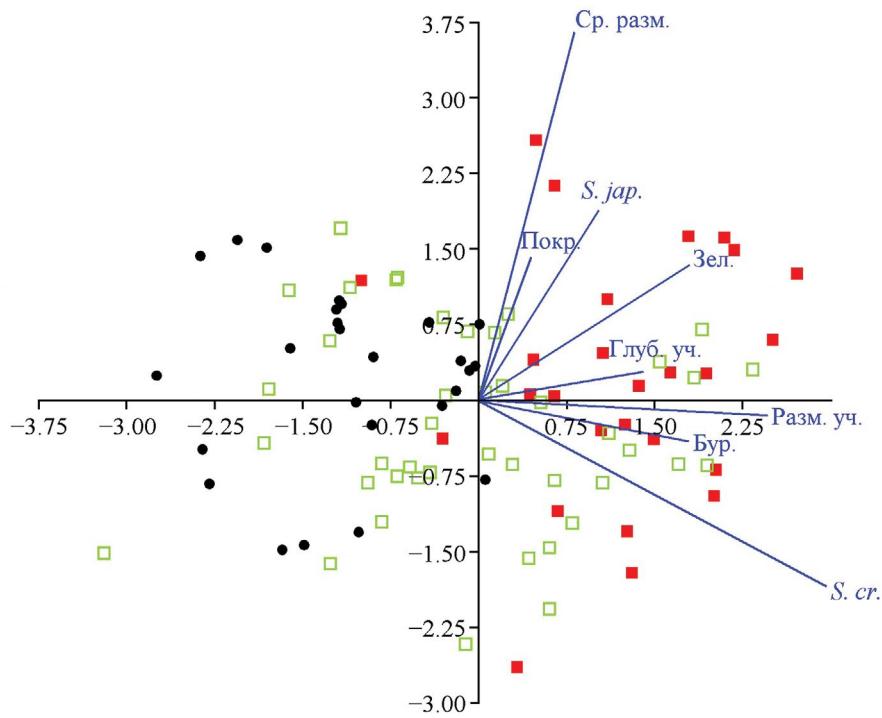


Рис. 3. Результат дискриминантного анализа всей матрицы некоррелируемых факторов: наличия на нерестовом участке бурых (Бур.) и зелёных (Зел.) водорослей, *Saccharina japonica* (*S. jap.*), *Stephanocystis crassipes* (*S. cr.*). Ср. разм. – средний размер валунов; Разм. уч., Глуб. уч. – размер нерестового участка и глубина его расположения, Покр. – проективное покрытие участка водорослями. Группы самцов: I (●), II (□), III (■) – соответственно малоразмерные (общая длина тела 11–15 см), среднеразмерные (16–19 см) и крупные (20–23 см).

исследование распределения разноразмерных рыб в преднерестовый период позволило изучить истинные предпочтения особей в условиях, когда ещё не обнаруживается сильный дефицит нерестового пространства.

Роль макрофитов в формировании нерестового участка терпуга (контролируемого самцом пространства) также велика. На глубине >1.7 м значительные площади дна покрыты плотными слоевищами *S. japonica*. Если на малых глубинах пространство для наблюдения самцов ограничивали валуны, то глубже 1.7 м такое визуальное разграничение среды создавали отдельные растения и заросли *S. crassipes* (рис. 1). Отсюда наличие *S. crassipes* на контролируемой территории было достоверно более значимо для крупных рыб (табл. 2).

Среди водорослей (зелёных, красных, бурых) только массовое наличие бурых показало их достоверное влияние на распределение, причём только крупных самцов. Вероятно, это связано с глубиной, так как покрытые слоевищами *S. japonica* с зарослями *S. crassipes* пространства распространены в нижней части пояса макрофитов, на большей глубине.

Распределение и поведение самцов разных размерных групп. Размер самцов по мере возрастания глубины достоверно увеличивается (табл. 2, рис. 2б). Самые мелкие самцы поселяются на периферийных участках нерестилища – на небольшой глубине у берега либо среди крупных валунов выше основного пояса макрофитов. Охраняемые ими кладки располагаются в пятнах или полосе макрофитов по периметру у основания камня, часто покрытого щётками мидий, иногда кладка размещается в щели под камнем. В этих условиях уязвимость кладки снижается за счёт естественной маскировки бурого терпуга среди красных водорослей в тёмных углублениях (Маркевич, 2004; Kimura, Munehara, 2011) и труднодоступности кладки в щелях. Тем самым для этой размерной группы до минимума сведена вероятность как внутривидовых конфликтов, так и атак крупных хищников. Напротив, крупных самцов достоверно больше на наибольшей глубине – на более открытом и ровном рельфе.

Для многих видов рыб (бычков семейства Gobiidae, трёхглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, терпугов рода *Hexagrammos*, окуней рода *Sebastes* и других) показано увеличение продолжительности выбора брачного партнёра и повышение агрессивности самцов на открытых пространствах (Hibler, Houde, 2006; Jordan, Brooks, 2012; Myhre et al., 2013). При этом в не-

однородной изменчивой среде агрессивность и стресс охраняющих потомство видов снижаются (Zhang et al., 2021; Зуев, Русяев, 2023; Lin et al., 2023). Поэтому сложный рельеф, создающий значительное количество потенциальных нерестовых участков, снижает уязвимость рыб, что хорошо согласуется с пространственным расположением рассмотренных в настоящей работе различных размерных групп терпуга (рис. 1).

Очевидно, неоднородность среды снижает стресс и агрессивность у защищающих территорию самцов многих видов рыб. Но также сложная среда вызывает затруднения в поиске самкой партнёра. Поэтому плотное локализованное поселение предоставляет некоторые преимущества для встречи самца и самки (Myhre et al., 2013; Zhang et al., 2021).

В нижней части пояса макрофитов, где проходит естественная граница нерестилищ, чаще встречаются хищники – дальневосточные зубатки и крупные керчаки-яоки. Для этих видов терпуги являются потенциальной добычей. Противостоять хищникам при защите кладки (случаи зафиксированы на видеозаписи) могут только самые крупные самцы.

Результаты нашего исследования у о-ва Недоразумения показали высокую избирательность бурого терпуга к нерестовым участкам. В северной части Японского моря нерестилища этого вида располагаются на песчаном субстрате с водорослями на глубинах 4–8 м (Munehara et al., 2000) либо в диапазоне от 1 до 6 м на скалах и искусственных субстратах на макрофитах, но не на валунах (Kimura, Munehara, 2009, 2011). Однако в Тауйской губе северной части Охотского моря отмеченные кладки и нерестовые участки самцов бурого терпуга располагались значительно мелководнее (1–3 м) – на пологих каменистых плато в пределах довольно узкого пояса макрофитов и в основном между валунами разного размера. Описание распределения по глубине самцов терпуга в указанных выше работах Кимуры и Монехары приведено с шагом 3 м. Наши исследования уточняют распределение рыб внутри этого диапазона глубин.

Высокая избирательность самцов бурого терпуга на исследованном нерестилище, по нашему мнению, обосновывается специфическими чертами подводного ландшафта северной части Охотского моря – расположением полосы макрофитов (естественного укрытия и субстрата для нереста), размером и формой каменисто-валунных участков верхней сублиторали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распространение нерестилищ бурого терпуга в различных районах Тауйской губы ограничивается поясом макрофитов в верхней (мелководной) части сублиторальной зоны. Детально исследованное нерестилище вида расположено на глубине 0.8–3.0 м при средней плотности кладок 0.17 шт./м².

Пространственная организация нерестилища бурого терпуга слагается из условий среды (рельеф, микрорельеф, наличие макрофитов) и свойств континуума самцов (определяющая плотность кладок численность рыб, их размерный состав). Неоднородность условий среды в полосе макрофитов обеспечивает самцов всех размерных групп выбором нерестовых участков. Важнейшим элементом пространственной организации нерестилища терпуга является территориальное поведение его самцов, которое в свою очередь обусловлено размерами особей не только во время нереста, но и в предшествующий ему период.

Полученная детальная характеристика пространственной организации нерестилища открывает перспективу изучения адаптивных форм поведения нерестящихся рыб, этологической организации их континуума и сообщества рыб данного участка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В.** 1999. О размножении бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 25. № 2. С. 90–91.
- Бабанина Л.Д., Седлецкий И.В., Матвеевский О.В.** 1990. Особенности ухода за икрой в естественных условиях у бурого терпуга в Дальневосточном морском заповеднике // Тез. докл. Всесоюз. конф. “Заповедники СССР – их настоящее и будущее”. Ч. 3. Новгород: Изд-во НГПИ и др. С. 194–195.
- Гомелюк В.Е.** 2000. Сравнительный анализ повседневного поведения и образа жизни трех видов терпугов рода *Hexagrammos* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 79–90.
- Дьяков Ю.П.** 2009. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России: пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.
- Золотов О.Г.** 2012. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских и смежных вод // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 24. С. 30–67.
- Зуев Ю.А., Руслев С.М.** 2023. Вариативность родительского поведения пингвина *Cyclopterus lumpsus* (Cyclopteridae) в изменяющихся условиях среды // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 1. С. 74–80.
<https://www.doi.org/10.31857/S0042875223010228>
- Интересова Е.А.** 2009. Пространственная организация нерестилищ карповых рыб (Cyprinidae) в условиях зарегулированного стока Верхней Оби // Там же. Т. 49. № 1. С. 78–84.
- Клочкива Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э.** 2009. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 218 с.
- Маркевич А.И.** 2004. Родительское поведение самцов японского *Hexagrammos otakii* и бурого *H. octogrammus* терпугов (Hexagrammidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 538–543.
- Маркевич А.И.** 2011. Использование территории “гнездового” участка и взаимоотношения конспецифическими особями в период заботы о потомстве у самцов бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) // Там же. Т. 51. № 4. С. 543–550.
- Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С.** 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Там же. Т. 50. № 3. С. 378–387.
- Мочек А.Д.** 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 269 с.
- Поеожалова-Чегодаева Е.А.** 2021. Видовое разнообразие и доминирующие виды рыб литорали Тауйской губы Охотского моря // Амур зоол. журн. Т. 13. № 3. С. 344–352.
<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-3-344-352>
- Шестаков А.В.** 2019. Биология пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) Тауйской губы Охотского моря // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 53. С. 67–73.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.53.67-73>
- Шестаков А.В., Грунин С.И.** 2018. Биология бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* Pallas, 1810 Тауйской губы Охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 101–106.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. 1993. СПб.: Гидрометеоиздат, 334 с.
- Clarke K.R.** 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. V. 18. № 1. P. 117–143.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.** 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. Article 4. 9 p.
- Gross M.R., Sargent R.C.** 1985. The evolution of male and female parental care in fishes // Am. Zool. V. 25. № 3. P. 807–822.
<https://doi.org/10.1093/icb/25.3.807>
- Haegel C.W., Schweigert J.F.** 1985. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. № S1. P. S39–S55.
<https://doi.org/10.1139/f85-261>
- Hibler T.L., Houde A.E.** 2006. The effect of visual obstructions on the sexual behaviour of guppies: the importance

- of privacy // Anim. Behav. V. 72. № 4. P. 959–964. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.007>
- Jones G.P., Syms C.* 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs // Aust. J. Ecol. V. 23. № 3. P. 287–297. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1998.tb00733.x>
- Jordan L.A., Brooks R.C.* 2012. Recent social history alters male courtship preferences // Evolution. V. 66. № 1. P. 280–287. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01421.x>
- Kimura M.R., Munehara H.* 2009. The disruption of habitat isolation among three *Hexagrammos* species by artificial habitat alterations that create mosaic-habitat // Ecol. Res. V. 25. № 1. P. 41–50. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0624-3>
- Kimura M.R., Munehara H.* 2011. Spawning substrata are important for breeding habitat selection but do not determine premating reproductive isolation in three sympatric *Hexagrammos* species // J. Fish Biol. V. 78. № 1. P. 112–126. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02839.x>
- Lee Y.-D., Kim J.-S., Jung J.-H. et al.* 2013. Direct observations of spawning characteristics on the hexagrammidae fishes in Korean coastal waters using SCUBA diving // Sea J. Kor. Soc. Oceanogr. V. 18. № 2. P. 104–109. <https://doi.org/10.7850/JKSO.2013.18.2.104>
- Lee Y.-D., Lee S.-H., Gwak W.-S.* 2015. Underwater observations of spawning of *Hexagrammos agrammus* off the Tongyeong coast, Korea // Fish. Aquat. Sci. V. 18. № 4. P. 395–399. <https://doi.org/10.5657/FAS.2015.0395>
- Lin T., Liu X., Zhang D., Li S.* 2023. Extensive parental care experience of male seahorses increases their future mating attractiveness // Curr. Zool. V. 69. № 1. P. 106–108. <https://doi.org/10.1093/cz/zoac017>
- Mittelbach G.G., Ballew N.G., Kjelvik M.K.* 2014. Fish behavioral types and their ecological consequences // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. № 6. P. 927–944. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0558>
- Munehara H., Kanamoto Z., Miura T.* 2000. Spawning behavior and interspecific breeding in three Japanese greenlings (Hexagrammidae) // Ichthyol. Res. V. 47. № 3. P. 287–292. <https://doi.org/10.1007/BF02674252>
- Myhre L.C., Forsgren E., Amundsen T.* 2013. Effects of habitat complexity on mating behavior and mating success in a marine fish // Behav. Ecol. V. 24. № 2. P. 553–563. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars197>
- Wickham H.* 2009. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. N.Y.: Springer, 216 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3>
- Zhang Z., Fu Y., Zhang Z. et al.* 2021. Comparative study on two territorial fishes: the influence of physical enrichment on aggressive behavior // Animals. V. 11. № 7. Article 1868. <https://doi.org/10.3390/ani11071868>

SPATIAL ORGANIZATION OF THE SPAWNING AREA OF THE MASKED GREENLING *HEXAGRAMMOS OCTOGRAMMUS* (HEXAGRAMMIDAE) IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

Yu. A. Zuyev^{1,*}, S. M. Rusyaev², and D. V. Gusev³

¹*St. Petersburg Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, St. Petersburg, Russia*

²*Magadan Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Magadan, Russia*

³*Russian State Hydrometeorological University, St. Petersburg, Russia*

*E-mail: yzuyev@ya.ru

The underwater studies of the typical spawning ground of the masked greenling *Hexagrammos octogrammus* conducted in the northern part of the Sea of Okhotsk at a depth of 0.8–3.0 m revealed the confinement of the species to the biotopes of rocky underwater plateaus in the macrophyte belt during the spawning season. The average density of males was 0.17 ind./m². The sites with the optimal conditions for spawning of greenlings are located in the central part of the macrophyte belt (1.5–1.7 m) on medium-sized boulders. Of the three size groups of males, significant differences in the conditions were noted only between large and small ones. Small males were located at shallower depths and closer to the shore line. Large males were located on the horizon with the dominance of brown algae at the lower boundary of macrophytes. The medium-sized greenlings (16–19 cm) showed preferences which were characteristic of both small and large individuals. An assessment of the abundance and distribution of males of masked greenling and a description of the environmental conditions at the spawning grounds (data on relief, sediments and macrophytes) made it possible to characterize the spatial organization of the spawning grounds of this species.

Keywords: masked greenling, macrophytes, relief, ground, spawning, reproduction, Taui Bay.