
БИОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.553.1(265. 51)

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НЕРЕСТОВЫХ
СУБСТРАТОВ СЕЛЬДЮ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ**

© 2008 г. М.Н. Белый

*Магаданский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии, Магадан 685000*

Поступила в редакцию 26.07.2007 г.

Окончательный вариант получен 12.10.2007 г.

По материалам учетных икорных съемок нерестилищ охотской и гижигинско-камчатской сельдей, выполненных в 2002, 2003, 2006 гг., анализируются особенности распределения кладок икры сельди на основных типах нерестовых субстратов. Показана возможность использования степени обикрения водорослей, как индикатора условий нереста и уровня выживаемости икры.

Первые исследования нереста дальневосточных сельдей относятся к началу XX в. и связаны с работами М.Н. Павленко (1914), А.И. Амброза (1931), Б.Н. Аюшина (1947), А.Г. Кагановского, И.А. Полутова (1950), И.А. Пискунова (1954). Период наиболее активного исследования вопросов нереста северо-охотоморских сельдей приходится на 60-70-е годы XX в. (Тюрнин, 1965, 1973; Правоторова, 1965). Особо необходимо выделить работы Л.А. Галкиной (Душкиной) (1959, 1960, 1988), в основном посвященные изучению особенностей развития и выживаемости икры сельди в зависимости от условий среды. В некоторой части эти исследования нашли свое продолжение в 70-80-х годах прошлого века при проведении Магаданским отделением ТИНРО работ по повышению эффективности нереста охотской сельди с использованием искусственных нерестилищ.

С конца 60-х годов прошлого века и до настоящего времени при изучении нерестовой сельди северной части Охотского моря регулярно выполнялись сначала дражные, а затем и водолазные обследования нерестилищ. В этой области необходимо отметить исследования М.В. Суховеевой (1976) по изучению макрофитов в районах нереста сельди. Однако, в основной своей части результаты обследования нерестилищ использовались практически только для определения нерестового запаса сельди и весьма слабо были освещены в публикациях (Вышегородцев, 1994; Смирнов, Васильева, 2001; Смирнов, Белый, 2004).

В настоящей статье на основе материалов икорных учетных съемок нерестилищ гижигинско-камчатской (2002, 2003 гг.) и охотской (2006 г.) сельдей, выполненных в ходе исследований МагаданНИРО (всего 267 станций), анализируются особенности распределения икры сельди по типам нерестовых субстратов, и определяется возможность прогнозирования уровня численности пополнения по характеру обикрения макрофитов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нерест северо-охотоморских сельдей

Нерест северо-охотоморских сельдей (охотской и гижигинско-камчатской) проходит один раз в год, примерно с середины мая по середину июня. Сельдь преимущественно нерестует в относительно закрытых акваториях (бухты, заливы). Отмечается также регулярный нерест на практически открытых участках побережья: Охотский и Северо-Эвенский рейды. Однако, как правило, и на этих участках ядро нереста приурочено к изгибу берега, основанию мыса и т.п.

Период нереста сельди совпадает с окончанием разрушения ледового покрова и началом прогрева вод в прибрежной зоне. Как указывает Б.В. Тюрнин (1973, с. 13-14): «Начало массового нерестового хода сельди приурочено к прогреву воды до 2-3 °С. Для нормального развития эмбрионов требуется температура порядка 5-8 °С ... Отсутствие оптимальных температурных условий для размножения – основная причина, заставляющая сельдь избегать участки ареала, длительное время покрытые густым льдом». Видимо, именно температурный режим определяет, что северо-охотоморские сельди нерестятся преимущественно на глубинах, не превышающих 10 м (Галкина, 1960). В аномальные по температурным и ледовым условиям годы возможны либо повышенная концентрация производителей на ограниченных по площади прогретых участках, либо нерест проходит в местах с неблагоприятными условиями: песчаное или галечное дно, глубины свыше 10-15 м и т.п. В любом случае это приводит к массовой гибели икры и, соответственно, резкому снижению пополнения (Тюрнин, 1973; Бенко и др., 1987).

Соленость воды для нереста северо-охотоморских сельдей не является столь определяющим фактором, как температура. И.А. Пискунов (1954) приводит данные об обнаружении кладок икры в устье р. Имповеем, где соленость воды колебалась от 2,12-4,89‰ по отливу и до 24,07‰ в период полного прилива. Выклюнувшиеся личинки были нормальными и не проявляли болезненных признаков. Нашими наблюдениями в 2002 и 2003 гг. установлено, что кутовая часть бухты Имповеем и в настоящее время используется сельдью для нереста. По данным Б.В. Тюрнина (1965), в период развития икры соленость воды на нерестилищах охотской сельди колеблется от 9 до 32‰. Но, по его мнению, сильное опреснение вод побережья ведет к малочисленности поколения сельди.

Помимо распреснения, береговой сток повышает мутность воды за счет выноса частиц терригенного материала. По наблюдениям И.А. Пискунова (1954), сельдь старается избегать подобных участков. Повышенная мутность воды отмечается и на прибрежном мелководье с песчаным или илистым дном, которое взмучивается под влиянием приливо-отливной и штормовой деятельности. В случаях, когда сельдь все же откладывает икру на этих участках, кладки со временем сильно заиливаются, что зачастую приводит к их массовой гибели (Галкина, 1959, 1960).

Наиболее интенсивные подходы сельди к берегу для нереста отмечаются в период полной воды. Высокие уровни приливов (3-4 м в районе Охотска и 6-8 м в Гижигинской губе), характерные для исследуемой акватории, определяют, что при отливе осушаются значительные площади нерестилищ. Длительное осушение икры в самых верхних горизонтах литорали приводит к ее полной гибели (Галкина, 1959, 1960). В более низких горизонтах литорали время экспозиции на воздухе уменьшается, и негативное воздействие осушения испытывают только верхние ряды кладок. В нижней литорали осушение может оказывать и положительное влияние, проявляющееся в ускоренном развитии икры при умеренном повышении температуры. Наши наблюдения в бухте Тихой (Гижигинская губа) показывают, что при сизигийных отливах, когда непродолжительному осушению подвергалась основная часть нерестилища, в течение двух суток происходил массовый выклев личинок. В то же время, икра, находящаяся по отливу на глубине 1-2 м, продолжала развиваться еще на протяжении 5-7 дней. По мнению Л.А. Галкиной (1959) именно особенности температурного режима, определяемого высокими приливо-отливными колебаниями уровня воды в Гижигинской губе, обуславливают короткий (около 14 дней) эмбриональный период гижигинско-камчатской сельди.

Обследования нерестилищ сельди, в которых участвовал автор, производились преимущественно по окончании массового нереста. В связи с этим только однажды удалось провести наблюдения за процессом самого нереста. Однако, в целом, они полностью совпадают с описаниями, приводимыми в литературе (Павленко, 1914; Галкина, 1959). На участке нереста сельдь держится небольшими группами, плотно прижимаясь к субстрату, зачастую даже трется об него своими боками и брюшком, делая резкие движения и сильно изгибая тело. Аналогичное поведение сельди неоднократно наблюдалось при ее нересте в ловушках ставных неводов, когда самки, выметывая икру, практически трутся о стенки ловушки. В водорослях рыбы забираются в самую их гущу, выметывая там половые продукты, в результате чего даже в плотных зарослях лессонии ламинариевидной с биомассой 20-25 кг/м², икра полностью покрывает слоевища водорослей. Подобная картина позволяет считать тактильный контакт сельди с субстратом в процессе нереста необходимым.

Одним из важнейших количественных показателей нереста сельди является плотность обикрения (количество икры на единицу площади нерестилища), определение которой и является одной из основных задач учетных икорных съемок. Однако, при оценке эффективности нереста необходимо учитывать не только количественные, но и качественные характеристики, которые определяются уровнем выживаемости икры. По результатам работ исследователей, изучавших этот вопрос (Галкина (Душкина), 1959, 1960, 1988; Бенко, 1981; Ковалевская, Бенко, 1988), в качестве основных факторов, оказывающих влияние на развитие икры, можно выделить следующие: температура, осыхание, толщина кладки, волновое воздействие, заиливание, тип субстрата.

В ходе дальнейшего изложения мы попытаемся проанализировать особенности формирования кладок икры сельди на основных типах нерестовых субстратов и определить возможность использования степени обрыбленности макрофитов, как индикатора условий нереста и выживаемости икры.

Нерестовые субстраты северо-охотоморских сельдей

По данным литературных источников (Пискунов, 1954; Галкина, 1959, 1960; Тюрнин 1973; Суховеева, 1976; Вышегородцев, 1994) и нашим собственным наблюдениям, кладки икры сельди отмечаются на различных видах субстрата, которые можно разделить на следующие группы:

1. **Грунт.** Используются различные типы грунта: скальные выходы, крупные глыбы и валуны, галька, песок, ил.
2. **Подводная растительность.**
3. **Донные гидробионты.** Как правило, это неподвижные или малоподвижные объекты: двусторчатые моллюски, баянусы, крабы, крабонды и др.
4. **Объекты антропогенного происхождения** (преимущественно это орудия лова – сети, ставные невода).

В естественных условиях субстраты последних двух групп в силу своей специфики не могут считаться типичными и значимыми для воспроизводства сельди, и поэтому в ходе дальнейшего изложения рассматриваться не будут.

И.А. Пискунов (1954) отмечал, что сельдь откладывает икру на камни или грунт безотносительно к тому, имеется на них растительность или нет. Большинство же последующих исследователей склоняется к выводу, что сельдь явно предпочитает растительный субстрат (Галкина (Душкина), 1959, 1988; Тюрнин, 1973). При этом они указывают, что количество икры, отложенной на грунт, зависит от гидрометеорологических условий (чем менее благоприятны условия, тем больше икры откладывается на грунт) и от интенсивности подхода производителей (чем больше рыбы нерестует на каком-либо участке, тем больше икры оказывается на других видах субстрата, кроме растительного).

Наш опыт изучения нерестилищ североохотоморских сельдей подтверждает это мнение. Учитывая, что наиболее важным определяющим фактором для нереста сельди является температура воды, представляется целесообразным рассмотреть общую картину формирования гидрологического режима в прибрежной зоне. Результаты исследований, выполненных МагаданНИРО в 1998-2004 гг., позволяют выделить четыре основных типа ландшафта прибрежного комплекса, краткой характеристикой которых необходимо предварить последующее изложение.

1 тип. Открытые морские скалистые побережья. Это открытые скалистые мысы, острова и стенки, резко обрывающиеся в море. Уклон дна очень крутой – от 70° до 90°. Грунт скальный или глыбово-скальный, простирается до глубины 20-40 м. Гидрологический режим характеризуется отсутствием материкового стока и повышенными уровнями водообмена и гидродинамики, которые

определяют достаточно однородную структуру водных масс с уровнем солености 32,1-32,8‰ и довольно узкий диапазон колебания температур в течение года – от -1 до +4,7 °С.

II тип. Открытые морские побережья с развитыми береговыми галечными пляжами. Как правило, этот тип характерен для районов выхода на побережье низин и равнин. Обширные галечные или галечно-песчаные береговые пляжи полого уходят в море, 10-метровая изобата может быть удалена от берега на 1-3 мили. Грунты представляют собой мозаику песчаных и галечных участков. Гидрологический режим характеризуется повышенной гидродинамикой. Формирующийся в летний период поверхностный слой занимает всю толщу воды на глубинах до 4-7 м и определяет прогрев придонного слоя воды до 6-9 °С. На глубинах 10-12 м температура придонного слоя не превышает 1,5-2,5 °С.

Береговые равнины и низины естественным образом являются местом сосредоточения многочисленных рек, вынос от которых оказывает значительное воздействие на приэстуарные морские акватории.

III тип. Полузакрытые побережья со слабо развитыми береговыми пляжами. Этот ландшафтный тип прибрежного комплекса обычен для бухт и заливов на участках от входных мысов до кутовой части. Характеризуется обрывистыми абразионными берегами, которые в процессе своего разрушения и осыпания образуют узкие валунные или крупногалечные пляжи. Дно на глубинах до 15-20 м имеет сильный уклон – 40°-70° и представлено валунными или глыбово-валунными развалами. Уровень водообмена достаточно высок, а некоторая защищенность акватории обуславливает пониженную степень прибойности. Соленость воды составляет около 31-32‰. На глубинах до 6-8 м придонный слой воды прогревается до 6-10 °С, а на глубине 10-12 м – до 3-4 °С. Фитоценозы, типичные для этого ландшафтного типа, отличаются наибольшим видовым разнообразием.

IV тип. Кутовые части бухт и заливов. К этому типу относятся защищенные, мелководные конечные части бухт и заливов, для которых характерны выраженные береговые песчано-галечные пляжи; пологое, преимущественно, песчаное дно, которое в значительной степени обнажается во время отлива. Эти участки бухт обычно являются местами впадения рек и ручьев, что приводит к некоторому снижению солености воды. Высокий прогрев воды (до 11-12 °С), доминирование песчаных и илистых грунтов, пониженный водообмен и накопление различных органических остатков определяют данный тип прибрежного ландшафта как мало пригодный для произрастания большинства видов макрофитов.

Очевидно, что различия в условиях, присущих каждому типу, не могут не отразиться на особенностях формирования структуры прибрежных вод в весенний период. Весной в первую очередьгреваются мелководные участки, особенно находящиеся под влиянием интенсивного материкового стока. В соответствии с используемой нами типизацией ландшафтов прибрежного комплекса эти участки соответствуют II и IV типам ландшафта, которые характеризуются явным

доминированием подвижных грунтов и наиболее слабым развитием (а часто и полным отсутствием) прибрежных фитоценозов. Очевидно, что в годы с неблагоприятной ледовой обстановкой и пониженной инсоляцией температурный режим прибрежных вод будет соответствовать уровню, необходимому для нереста сельди, только в узкой литоральной полосе на этих участках. Это определяет резкое сокращение пригодных для нереста площадей. Сам нерест в основной своей части приурочен к верхним горизонтам литорали, отмечаясь и в местах, где в нормальных условиях сельдь не размножается. Значительное количество икры (по нашим данным, до 30-40%, а на отдельных нерестилищах – до 80-100%) откладывается на грунт. При этом, особенно при высокой численности нерестового стада, наблюдается переполнение задействованных нерестилищ производителями: плотность обикрения может достигать аномально высоких значений – до 117 млн. икринок/м² (Тюрнин, 1973; Бенко и др., 1987; Науменко, 2001).

Как показывают результаты работ Л.А. Галкиной (1959, 1960), икра, отложенная на грунт и осушаемая во время отлива, в подавляющем своем большинстве гибнет в первые дни развития независимо от толщины кладок. В несколько лучших условиях находится икра, отложенная на водоросли, слоевища которых обеспечивают повышенную влажность кладки при осушении и дополнительно несколько затеняют ее. Тем не менее, практически из всей икры, отложенной в верхней литорали, выклеваются уродливые нежизнеспособные личинки. В нижней литорали из икры, отложенной на водоросли, в 1-2-слойных кладках выклеывается до 16-20% нормальных личинок, а в 3-4-слойных – до 40-45%.

Помимо осушения на развитие и выживаемость икры в таких условиях значительное влияние оказывают волновое воздействие (особенно в условиях II ландшафтного типа) и заиливание (IV тип). Как показывают наши исследования, после штормов подавляющую часть береговых выбросов икры составляет икра, смытая с грунта. Зафиксированные нами количественные показатели мощности выбросов колебалась от 0,5-2 до 15-20 кг икры на 1 м² берега, при протяженности по береговой линии от нескольких десятков до 300-600 м, а иногда и больше.

Под влиянием динамики вод и воздействия речного стока происходит заиливание кладок, находящихся на грунте. Частицы ила, детрита, мелкие фракции песка оседают на кладки, заполняя промежутки между икринками, нарушают их газообмен и оказывают повреждающее механическое воздействие (Бенко и др., 1987). По оценке Л.А. Галкиной (1960), средняя выживаемость икры из двух поверхностных рядов таких кладок не превышает 40%. В случаях повышенного содержания в составе илов органических остатков условия газообмена внутри кладок значительно ухудшаются, радикально снижая выживаемость икры.

Таким образом, ситуация, когда значительное количество икры отложено на грунт в литорали в условиях II и IV типов ландшафта прибрежного комплекса, должна рассматриваться как экстремальная и крайне неблагоприятная для воспроизводства сельди.

При раннем разрушении ледового покрова и интенсивном прогреве прибрежных вод, необходимому для нереста сельди температурному режиму будет соответствовать гораздо более широкая и протяженная полоса прибрежного мелководья. В том числе и на участках, относящихся к III ландшафтному типу, где, как правило, расположены хорошо развитые водорослевые заросли. Более высокий уровень прогрева вод обуславливает расположение ядра нереста в сублиторальной зоне. Кладки икры на грунте отмечаются практически повсеместно, но, как правило, они имеют мозаичный характер и толщину в 1-3 слоя. По нашей оценке доля икры на грунте от общего количества, отложенного на нерестилищах, составляет от 3 до 15% (Смирнов, Белый, 2004). Остальная масса икры, откладывается на водоросли, где по оценке Л.А. Галкиной (1959, 1960) в зависимости от толщины кладок и степени осушения, ее выживаемость может достигать 50-60%.

Таким образом, вполне очевидна справедливость утверждения Б.В. Тюрнина (1973), что гидрологические условия года, в частности особенности разрушения ледового покрова, определяют степень использования сельдью нерестового ареала и характер распределения икры на нерестилищах. Но необходимо заметить, что значительная протяженность нерестового ареала, разнообразие условий на различных его участках и разновременность подходов косяков сельди подразумевают, что полное однообразие нереста в соответствии с тем или иным вышеизложенным сценарием на всей задействованной площади вряд ли возможно. Следовательно, об эффективности прошедшего нереста в целом можно судить только по результатам достаточно полного обследования нерестилищ и соотношения количества икры, отложенной в тех или иных условиях.

Установив, что распределение кладок икры сельди по типам субстрата зависит от гидрометеорологических условий года, мы попытались определить наличие у сельди избирательности в выборе нерестового субстрата, проанализировав зависимость между биомассой водорослей и значением коэффициента обыкрения.

Коэффициент обыкрения (КО) используется для определения количества икры, отложенной на водоросли, и определяется по формуле:

$$КО = \frac{m}{M}$$

где m – масса икры в пробе, г; M – масса всей пробы (т.е. икры вместе с субстратом), г.

Очевидно, что значение коэффициента равно 0 в случаях, когда икры нет, и по мере увеличения мощности кладок будет бесконечно приближаться к 1. Следовательно, значение коэффициента обыкрения позволяет оценить, насколько полно был использован в процессе нереста сельди потенциал водорослей как субстрата для откладывания икры: чем ближе значения коэффициента к единице, тем выше степень использования потенциала водорослей.

Таблица 1. Корреляционная связь значений величины биомассы водорослей и коэффициента обыкрения (КО).

Table 1. Correlation connection of values of the seaweeds biomass and factor of quantity of herring eggs on their (КО).

Район и год исследований	Количество станций	Колебания биомассы водорослей, кг/м ²	Пределы колебаний КО	Коэффициент корреляции	Критерий достоверности	Пороговое значение критерия Стьюдента	Уровень значимости
Охотск-Магадан, 2006 г.	63	0,01-9,07	0,09-0,95	-0,33	2,73	2,66	0,01
Гижигинская губа, 2002 г.	31	0,45-10,90	0,29-0,92	-0,51	3,19	2,75	0,01
Гижигинская губа, 2003 г.	38	0,25-14,82	0,29-0,85	-0,09	-	-	-

В ходе корреляционного анализа данных с нерестилищ охотской сельди (табл. 1), было установлено, что в пределах обследованных в 2006 г. нерестилищ охотской сельди, между величиной биомассы водорослей и значением коэффициента обыкрения существует умеренная обратная корреляционная связь. Иными словами, потенциал водорослей как субстрата используется сельдью на нерестилищах с менее развитыми фитоценозами в большей степени, чем на участках с плотными зарослями макрофитов. Это позволяет говорить о некоторой избирательности сельди при выборе нерестового субстрата.

Несколько упрощенно, но более наглядно, это можно продемонстрировать на следующем примере (табл. 2). Из таблицы видно, что интенсивность подхода сельди с мощностью водорослевых зарослей никак не связана. Но, выделяя группы нерестилищ с примерно одинаковой концентрацией производителей, можно отметить, что на участках, где биомасса макрофитов ниже, степень их использования сельдью в качестве нерестового субстрата была больше. Например, в зал. Мотыклейский и на траверзе оз. Соленое плотность производителей составила 77,6 и 82,5 экз./м², соответственно. При этом в Мотыклейском заливе, где средняя биомасса водорослей 4,98 кг/м², коэффициент их обыкрения составил 0,35 и на 1 кг водорослей было отложено 0,53 кг икры. У оз. Соленое биомасса водорослей была ниже – 2,95, но на 1 кг водорослей было отложено 1,08 кг икры, что определило и более высокое значения коэффициента обыкрения – 0,52.

Аналогичный анализ данных по гижигинско-камчатской сельди (табл. 1) показал, что в 2002 г. между биомассой водорослей на нерестилище и значением коэффициента обыкрения имеется значительная обратная корреляционная связь. Однако, обработка данных 2003 г. никакой зависимости между параметрами не выявила – величина коэффициента корреляции составила всего -0,09.

Мы интерпретируем это следующим образом. Удаленность и обширность нерестилищ Гижигинской губы крайне затрудняют сбор гидрологической

информации, и оценка условий нереста дается по общей картине освобождения акватории Гижигинской губы от ледового покрова. По этим данным, условия 2002 и 2003 гг. для нереста сельди оценивались как средние. Результаты съемки 2003 г. показывают, что ядро нереста располагалось в верхней литорали и значительное количество икры (на отдельных нерестилищах до 30-40% против 3-7% в 2002 г.) было отложено на грунт. Это приводит к выводу о неблагоприятном температурном режиме прибрежных вод в 2003 г. и ограниченности пригодных для нереста площадей, что привело сельдь к необходимости выметывать половые продукты в менее пригодных местах. В 2002 г. условия для нереста были более благоприятны, сельдь более равномерно распределялась по нерестилищам, получая возможность полнее использовать их потенциал.

Таблица 2. Некоторые характеристики нерестилищ охотской сельди (2006 г.).

Table 2. Some characteristics of spawning grounds of the okhotsk herring (2006).

Нерестилище	Биомасса водорослей, кг/м ²	Плотность нереста производителей, экз/м ²	Плотность обикрения водорослей, млн.шт./м ²	КО	ВК*
зал. Ушки	1,23	19,0	0,50	0,31	0,46
зал. Мотыклейский	4,98	77,6	1,36	0,35	0,53
оз. Соленое	2,95	82,5	2,72	0,52	1,08
бух. Шилки	0,76	112,8	5,06	0,84	5,13
бух. Нагаево	1,24	135,3	2,78	0,79	3,77
гба Ейринейская	1,04	154,3	5,40	0,85	5,46
бх. Лошадиная	3,50	211,8	4,47	0,68	2,17
Охотск-Марекан	2,60	525,7	9,20	0,87	6,84

Примечание: ВК – весовой коэффициент, определяется как отношение веса икры к весу водорослей, на которые она отложена.

Note: ВК – weight coefficient which is determined as relation of caviar weight to seaweed weight on which caviar was laid.

Таким образом, можно констатировать, что характер распределения кладок икры сельди по нерестилищам и типам субстрата зависит от особенностей гидрометеорологического режима прибрежных акваторий в весенний период и оказывает свое влияние на формирование численности поколения. В условиях нереста, близких к нормальным, северо-охотоморские сельди проявляют избирательность по отношению к типу нерестового субстрата, предпочитая использовать водоросли, которые, как по количеству отложенной на них икры, так и по условиям ее инкубирования, следует признать наиболее значимым и ценным нерестовым субстратом для их воспроизводства. Наличие же значительного количества икры, отложенной на грунт, особенно в литоральной зоне, свидетельствует о неблагоприятных условиях прохождения нереста и предполагает низкую стартовую численность поколения.

Водоросли нерестилищ северо-охотоморских сельдей

Рассматривая вопрос в общем плане, нельзя не привести достаточно удачную, на наш взгляд, формулировку Л.А. Душкиной (1988, с. 32), «что сельдь,

явно предпочитая для нереста растительный субстрат, не проявляет заметной избирательности к определенному виду. Как правило, форма растения, количественно преобладающая в данном районе, является одновременно ведущей в качестве нерестового субстрата».

В этой же работе приводится перечень растений, на которых отмечалась икра северо-охотоморских сельдей: *Ulva* sp., *Laminaria* sp., *Alaria* sp., *Sargassum* sp., *Cystophyllum* sp., *Chondrus* sp., *Halosaccion* sp., *Phycodrys* sp., *Odonthalia* sp., *Zostera* sp. Результаты более поздних исследований позволяют дополнить этот список: *Ulva fenestrata*, *Laminaria inclinatorrhiza*, *L. appressirrhiza*, *L. gurjanovae*, *Alaria marginata*, *Cystoseira crassipes*, *Halosaccion microsporum*, *Tichocarpus crinitus*, *Ptilota asplenoides*, *Chondrus platinus*, *Odonthalia ochotensis*, *Hypophyllum middendorffii*, *Callophyllis* sp., *Kallymeniopsis* sp. (Суховеева, 1976), *Enteromorpha linsa*, *Alaria ochotensis*, *Fucus evanescens*, *Monostroma crassidermi*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Ptilota filicina*, *Rhomela teuissima*, *Ceramium kondoi*, *Mazzaella* sp., *Odonthalia setacea*, *O. dentate*, *O. corymbifera* (наши данные).

Учитывая способность сельди использовать для своих кладок различных субстрат, вероятно, следует полагать, что ее икрой могут покрываться практически все виды водорослей, произрастающие в зоне нереста.

В ходе икорных съемок в основном учитываются массовые виды макрофитов, формирующие основу фитоценозов на каждом конкретном нерестилище, чего мы и придерживаемся в дальнейшем изложении.

Данные учетных съемок (табл. 3) показывают, что, с одной стороны, максимальные значения коэффициента обькрения для разных видов макрофитов практически совпадают, что свидетельствует об их одинаковом потенциале как субстрата для откладывания икры. С другой стороны, наблюдаемые различия в степени обькрения разных видов макрофитов в пределах одного нерестилища говорят о том, что в процессе нереста этот потенциал используется по-разному.

Таблица 3. Коэффициенты обькрения различных видов макрофитов (по обобщенным данным учетных съемок нерестилищ охотской и гижигинско-камчатской сельдей).

Table 3. Factors of quantity of herring eggs on various kinds of seaweeds (by generalized data of registration surveis of the spawning grounds of the okhotsk and gijiginsko-kamchatsk herrings).

Макрофиты	Значение коэффициента обькрения		
	Среднее	Минимальное	Максимальное
<i>Зеленые</i>	0,72	0,32	0,91
<i>Красные</i>	0,72	0,08	0,96
<i>Алярии</i>	0,54	0,01	0,95
<i>Ламинария Гурьяновой</i>	0,66	0,06	0,95
<i>Лессония ламинариевидная</i>	0,59	0,06	0,92
<i>Фукус исчезающий</i>	0,86	0,81	0,93
<i>Цистозира толстоногая</i>	0,77	0,12	0,93

Для более удобного рассмотрения этого вопроса мы ввели понятие «коэффициент использования биомассы» (КИБ), который определяется как

отношение количества икры, отложенной на данный вид макрофита (в процентах от общего количества, отложенного на водоросли), к его доле (по биомассе) в структуре фитоценоза. Очевидно, в гипотетическом случае, когда икра равномерно распределяется по водорослям, значение этого коэффициента для каждого вида будет равно 1. Фактически же, чаще наблюдается картина (табл. 4), когда значение коэффициента отличается от единицы, что говорит о непропорциональном использовании водорослей сельдью в отношении их доли в структуре фитоценоза. Причины этого видятся в следующем:

1. Расположение нерестилища, сроки обследования и предшествующие ему условия. Поздние сроки обследования могут привести к неадекватной оценке реальной картины нереста, особенно на открытых акваториях. А данные по обыкрению макрофитов скорее будут проявлять способность слоевищ разных видов водорослей удерживать кладки икры. В качестве примера можно привести нерестилище в районе оз. Соленое (табл. 4), которое расположено на открытом участке побережья. В период между окончанием нереста и учетной съемкой прошел шторм, и на берегу отмечались достаточно мощные выбросы икры и водорослей. В результате относительно хорошо сохранились только кладки икры на цистозире, что и показывает явно завышенное значение КИБ.

2. Интенсивность подхода сельди и ярусность фитоценозов. Данные учетных съемок показывают, что при малой интенсивности подхода сельди, прижимаясь ко дну, обыкряет в основном красные водоросли, которые формируют нижний ярус фитоценозов. Это обуславливает высокие значения коэффициента использования биомассы багрянок практически на всех нерестилищах. При средней интенсивности подхода обыкрению подвергается и средний ярус фитоценозов (лессония, алярии и ламинарии). Нерест высокой интенсивности захватывает и самый верхний ярус фитоценозов, формируемый только цистозирой толстоногой. Здесь уместно заметить, что на исследуемых акваториях все крупные водоросли выстилаются по дну и только цистозира произрастает вертикально, возвышаясь до 2-3,5 м. По данным М.В. Суховеевой (1976) и В.А. Вышегородцева (1994), кладки икры на цистозире встречаются преимущественно в нижней трети слоевища. Это неоднократно отмечалось и в ходе наших исследований при невысокой интенсивности нереста сельди. В 2006 г. на нерестилищах Ейринейской губы и бухты Шилки нами наблюдалось настолько мощное обыкрение цистозир, что ее слоевища, полностью покрытые икрой, поникали под ее весом, пригибаясь ко дну.

3. Условия прохождения нереста и поясность фитоценозов. Как уже говорилось выше, гидрометеорологические условия года обуславливают особенности пространственного распределения кладок. В неблагоприятные годы, когда ядро нереста сдвигается на литораль, соответственно, будет возрастать степень использования литоральных видов водорослей. Из массовых видов это, как правило, фукус исчезающий и зеленые водоросли. В более благоприятные годы возрастает роль макрофитов, обитающих в нижней литорали и верхней

сублиторали. Преимущественно это алярии, лессония, цистозира. Видимо, именно поясностью фитоценозов обусловлено обычно невысокое обилие ламинарии Гурьяновой, составляющей основу нижнего пояса фитоценозов на глубинах 8-12 м, которые для нереста сельди являются экстремальными. Перераспределение роли видов водорослей, имеющих различный экологический оптимум, в качестве нерестового субстрата в зависимости от гидрологических условий, хорошо заметно по результатам наблюдений 2002-2003 гг. в бухтах Тихая, Тихая 1, Тихая 2 (табл. 4). Очевидно, что разница в условиях нереста в эти годы, о чем говорилось выше, определила в 2003 г. повышенную (по сравнению с 2002 г.) степень использования сельдью фукуса и в некоторой степени лессонии, которая на акватории Гижигинской губы выходит на нижнюю литораль. Степень же использования красных водорослей и ламинарии Гурьяновой, которые произрастают преимущественно в средней и нижней сублиторали, заметно снизилась.

Оценивая водоросли как нерестовый субстрат, необходимо рассматривать их не только как некоторую поверхность, на которую откладывается икра, но и определить в какой мере их специфические особенности определяют уровень ее выживаемости. На настоящий момент можно выделить следующие аспекты:

1. Удерживающая способность субстрата. Определяется как устойчивостью самой водоросли и отдельных ее частей к волновому воздействию, так и надежностью прикрепления икры к поверхности слоевища. Как показывают просмотры береговых выбросов в местах нереста сельди, они преимущественно сформированы целыми слоевищами или фрагментами макрофитов, имеющих достаточно крупные и легко повреждаемые пластины: ламинарии, лессония, зеленые водоросли, алярии. Низкорослые фукусы и багрянки в выбросах встречаются значительно реже. Цистозира толстоногая встречается в выбросах почти исключительно в виде отдельных однолетних побегов, что, наряду с высокой штормоустойчивостью этого вида, отмечала и Р.А. Ковалевская (1988).

Цистозира также отличается хорошим сцеплением поверхности таллома с кладками икры, что было показано выше на примере нерестилища в районе оз. Соленое. Другие виды водорослей, по нашим наблюдениям, в этом отношении достаточно равны и в нормальных условиях обеспечивают надежное прикрепление кладки к поверхности слоевища. Исключением является ламинария Гурьяновой. На акватории Гижигинской губы кладки икры на ее пластинах удерживаются крайне слабо. При сборе проб икра свободно отделялась от пластины. И, вероятно, при повышенном волновом воздействии она смывается с ламинарии практически полностью. В то же время на нерестилищах охотской сельди подобного не наблюдалось, икра прочно удерживалась на ламинарии и с трудом отделялась даже при обработке проб. В чем причина такого явления ответить пока затруднительно.

Таблица 4. Значения коэффициента использования биомассы макрофитов на нерестилищах северо-океанских сельдей (по материалам учетных икорных съемок 2002, 2003, 2006 г.).

Table 4. Values of operating ratio of seaweeds biomass on the spawning grounds of the okhotsk and gijiginsko-kamchatsk herrings (by materials of the 2002, 2003, 2006 spawning surveys).

Макрофиты	Нерестилища охотской сельди							Нерестилища гижинско-камчатской сельди									
	зал. Мотыжельский	бух. Натасва	Охотск-Марекан	оз. Солоное	губа Ейринская	бух. Лошадная	бух. Шилки	М. Тавататский	бух. Тихая		бух. Тихая 1		бух. Тихая 2		бух. Тихая 3	Уикане	бух. Тайночка
									2002	2003	2002	2003	2002	2003			
Зеленые Фукус исчезающий Лессония ламинариевидная	-	-	-	-	1,53	2,31	0,15	-	-	-	-	-	-	-	1,23	-	1,96
	-	-	-	-	1,60	-	-	2,85	0,21	1,53	-	2,23	1,26	1,18	1,12	1,36	2,05
	-	0,23	-	0,19	-	0,47	-	0,87	1,05	1,07	0,95	0,97	0,20	1,37	0,80	0,97	1,07
	1,34	1,18	-	6,3	1,13	0,84	1,42	1,86	-	0,61	-	-	-	0,44	-	0,52	1,66
Цистозира толстоногая Ахирия	0,63	-	0,97	0,83	0,52	1,07	2,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,19	0,24	1,02	-	0,97	0,7	0,53	0,28	0,4	0,34	-	-	-	-	-	0,68	0,34
Ламинария Гурьяновой	1,30	1,31	1,83	1,07	0,95	2,07	0,98	1,50	-	0,3	1,38	1,04	0,7	0,43	1,76	1,51	1,11
Красные																	

2. Рыхлость кладок. При интенсивном нересте практически на любом виде водорослей можно встретить многорядные кладки сельди, для которых характерна повышенная смертность икры. Но нельзя не согласиться с мнением Л.А. Галкиной (1968) и Ю.К. Бенко (1981), что для развития икры важна не столько толщина кладок, сколько плотность, с которой икринки располагаются внутри них. В плотных кладках нижние и даже средние ряды икринок практически изолированы верхними слоями от внешней среды, что приводит к нарушению газообмена и вывода продуктов метаболизма. В рыхлых кладках, где между икринками сохраняются некоторые промежутки, водообмен, аэрация и вывод метаболитов происходит достаточно свободно и в нижних слоях икринок, что повышает их выживаемость.

Плотные кладки характерны при откладывании икры на грунт и водоросли с гладкими, ровными, цельными или малорассеченными талломами (ламинарии, алярии, фукус).

К более рыхлым многорядным кладкам следует отнести кладки на лессонии ламинариевидной. Хотя икринки располагаются между собой в целом достаточно плотно, но, тем не менее, сложный рельеф пластины обуславливает наличие многочисленных свободных полостей как между отдельными группами икринок, так между ними и поверхностью слоевища. Эти полости, способствуя водообмену и выводу метаболитов из нижних рядов кладки, видимо и обуславливают достаточно высокий уровень выживаемости икры на этом виде макрофита независимо от толщины кладок, что было отмечено Р.А. Ковалевской и Ю.К. Бенко (1986) при изучении выживаемости икры охотской сельди на различных субстратах.

Наиболее рыхлые кладки образуются на макрофитах с многочисленными ветвящимися талломами (большинство видов багрянок и цистозира толстоногая). При этом, чем многочисленнее ветвления и чем тоньше веточки, тем более рыхлая кладка икры. Наиболее рыхлые кладки мы наблюдали на *Pterosiphonia bipinnata*, слоевища которой имеют многочисленные сложно разветвленные тонкие веточки.

3. Физиологические особенности макрофитов. Вероятно, этот вопрос является наименее исследованной сферой взаимодействия кладок икры сельди и водорослей. По мнению некоторых авторов, обильное слизиотделение, свойственное ламинариевым водорослям, затрудняет прикрепление икры к их поверхности (Фридлянд, 1951) или приводит к повышенной смертности икры, особенно в нижних рядах кладки (Галкина, 1988).

Со своей стороны мы можем привести результаты собственных наблюдений, выполненных в бухте Тихая (Гижигинская губа) в 2002 г., за изменениями в кладках икры на лессонии ламинариевидной, связанных с развитием ее спорозонной ткани. Икра, отложенная в нижней литорали на лессонию, полностью покрывала ее пластины, хорошо на них удерживалась и находилась на I-ой стадии развития. Спорозонная ткань на лессонии была представлена небольшими пятнышками только в верхней части пластины, занимающими не

более 2-3% от ее площади. Примерно через 5-7 дней спороносная ткань стала хорошо выраженной и занимала 15-20% от площади пластины, располагаясь в ее верхней части и спускаясь по центральной линии до ее середины. На этих участках икринки, у которых уже стали заметны глаза личинок, держались крайне слабо, а значительная их часть осыпалась. Еще через 3 дня фертильные участки занимали 25-30% площади пластины и были полностью лишены икры. В то же время икринки, которые располагались на участках, где репродуктивная ткань отсутствовала, продолжали достаточно надежно удерживаться. Вероятно, развитие спороносной ткани, увеличивая толщину пластины, механически разрушает кладки; либо изменяет свойства поверхности слоевища, определяющие ее удерживающую способность. Насколько преждевременное отделение икринок от субстрата влияет на их развитие сказать трудно. Но представляется, что в целом это оказывает негативное воздействие, так как, вероятно, большая их часть под воздействием волновой и приливо-отливной деятельности выбрасывается на берег, либо выносится в более глубокие и холодные воды, где нормальный выклев и дальнейшее развитие личинок вряд ли возможны.

4. Эффективная площадь субстрата. При рассмотрении плотности обывкрения нерестилищ обычно указываются плотность обывкрения грунта и плотность обывкрения водорослей, хотя, в том понимании, в каком обычно используются эти показатели, их смысл несколько различен. При оценке плотности обывкрения грунта производится прямое определение количества икры на площадь субстрата, на которую она отложена. Во втором же случае, в том смысле, как обычно используется это понятие, на наш взгляд, корректнее использовать название «плотность обывкрения площади, занятой водорослями». В таком случае, «плотности обывкрения водорослей», будет соответствовать отношение количества икры к площади поверхности субстрата, на которую она отложена. При этом сохраняется принцип единого подхода в применении терминов и определения показателей. Представляется вполне понятным, что плотность обывкрения *площади, занятой водорослями*, обычно, значительно превышает плотность обывкрения грунта, лишенного растительности. Но при этом реальная плотность обывкрения *поверхности водорослей* может оказаться гораздо ниже плотности обывкрения грунта, а это свидетельствует о более свободном размещении икринок и меньшей толщине кладок на макрофитах, а, следовательно, о лучших условиях для их развития и выживаемости.

Нами была предпринята попытка оценить эффективную площадь поверхности различных видов водорослей, иными словами, определить какая площадь поверхности приходится на определенную биомассу водорослей разных видов. В качестве первого опыта мы сравнили эффективные площади слоевищ ламинарии Гурьяновой и лессонии ламинариевидной.

Для этого были определены средние морфометрические параметры (длина, максимальная ширина, вес) пластин ламинарии и лессонии, которые они имеют на период нереста сельди. По этим данным рассчитывалась площадь пластины, для

чего было принято допущение, что пластины ламинарии и лессонии по своей геометрии достаточно схожи и могут быть приближенно приравнены к вытянутому ромбу. В таком случае площадь пластин может быть определена по формуле:

$$S = \frac{1}{2}HL$$

где H – максимальная ширина пластины, L – длина пластины.

Затем отношением веса пластины к ее площади определялась удельная масса пластины. После этого рассчитывалась площадь поверхности, которая приходится на 1 кг каждого из видов водорослей. Результаты приведены в таблице 5.

Таблица 5. Определение эффективной площади поверхности лессонии ламинариевидной и ламинарии Гурьяновой.

Table 5. Definition of the effective surface area of the *Lessonia laminarioides* and *Laminaria gurjanovae*.

Вид	Длина, см	Ширина, см	Вес, г	Площадь, см ²	Удельная масса пластины, г/см ²	Эффективная площадь поверхности, см ² /кг
Лессония ламинариевидная	111,6	11,2	20,2	624,9	0,032	31250,0
Ламинария Гурьяновой	172,9	19,4	214,5	1677,1	0,128	7821,5

При всей условности, выполненные расчеты, позволяют полагать, что при одинаковой биомассе заросли лессонии ламинариевидной обладают гораздо большей площадью поверхности, на которую может быть отложена икра сельди, чем заросли ламинарии Гурьяновой. Следовательно, при одинаковой интенсивности нереста кладки на лессонии будут более разряженными, что создает лучшие условия для их развития. Вполне очевидно, что водоросли, имеющие тонкие, сильно расчлененные и разветвленные слоевища (большинство багрянок, цистозира толстоногая) обладают значительно большей эффективной площадью поверхности, а значит, обеспечивают более высокий уровень выживаемости икры, чем макрофиты с цельными и относительно толстыми талломами.

Таким образом, не смотря на то, что различные виды водорослей обладают равным потенциалом как субстрат для откладывания икры сельди, их экологические, морфологические и физиологические особенности определяют разную степень использования этого потенциала и разные условия для развития и выживаемости икры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая вышеизложенное, можно выделить следующие основные моменты:

1. Характер распределения икры сельди по нерестилищам, типам субстрата и видам макрофитов во многом определяется особенностями гидрологического режима и интенсивностью подхода сельди.

2. В условиях, близких к нормальным, сельдь проявляет определенную избирательность, предпочитая использовать в качестве нерестового субстрата водоросли.
3. Как по количеству откладываемой икры, так и по условиям ее инкубирования, водоросли являются наиболее ценным и значимым для воспроизводства североохотских сельдей нерестовым субстратом.
4. Наибольшее значение имеют водоросли, обеспечивающие надежное удержание кладок и имеющие тонкие множественно разветвленные или рассеченные слоевища, которые способствуют формированию рыхлых кладок, определяющих относительно высокий уровень выживаемости икры.

Таким образом, проведение учетных икорных съемок нерестилищ и соответствующая обработка полученных данных позволяют получить не только количественные характеристики прошедшего нереста сельди, но и дать его предварительную качественную оценку, которая наряду с данными других методов исследований может использоваться для прогнозирования урожайности поколения сельди. Безусловно, что при обширности нерестового ареала, многофакторности и изменчивости условий нереста все вышеизложенное носит достаточно общий характер и может расцениваться как указание на возможное направление в проведении дальнейших исследований по изучению особенностей размножения североохотоморских сельдей и более полное использования материалов, получаемых в ходе икорных съемок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амброз А.И.* Сельдь залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1931. Т. 6. 313 с.
- Аюшин Б.Н.* Весенняя сельдь северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1947. Т. 25. С. 3-30.
- Бенко Ю.К.* Изучение особенностей эмбрионального развития охотской сельди на искусственных и естественных нерестилищах. Отчет МоТИНРО. 1981. Архив МагаданНИРО. № гос. регистрации 02825005276. 63 с.
- Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н., Фархутдинов Р.К.* Биологические основы применения искусственных нерестилищ для воспроизводства охотской сельди // Биология моря. 1987. №1. С. 56-61.
- Вышегородцев В.А.* Особенности обыврения нерестового субстрата гижигинско-камчатской сельдью // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 115. С. 137-141.
- Галкина Л.А.* Выживание икры и личинок сельди на нерестилищах в Белом море в периоде ее многочисленных подходов // Вопросы ихтиологии. 1968. Т. 8. Вып. 4(51). С. 679-688.
- Галкина Л.А.* О размножении сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. 1959. Т. 47. С. 86-99.
- Галкина Л.А.* Размножение и развитие охотской сельди // Изв. ТИНРО. 1960. Т. 46. С. 3-40.
- Душкина Л.А.* Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. М.: Наука, 1988. 192 с.

Кагановский А.Г., Полутков И.А. Сельдь Пенжинского залива // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 32. С. 37-53.

Ковалевская Р.А. Цистозира толстоногая: субстрат для нереста сельди // Рыбное хозяйство. 1988. №9. С. 83-85.

Ковалевская Р.А., Бенко Ю.К. Выживаемость икры охотской сельди на искусственных и естественных субстратах // Рыбное хозяйство. 1986. №6. С. 29-32.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. 330 с.

Павленко М.Н. Материалы по исследованию восточной сельди *Clupea pallasii* // Материалы к познанию русского рыболовства. Петроград: Типография В. Киршбаума, 1914. Т. 3. Вып. 10. 189 с.

Пискунов И.А. Материалы по биологии сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 39. С. 59-72.

Правоторова Е.П. Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебаниями ее численности и изменением ареала нагула // Изв. ТИНРО. 1965. Т. 59. С. 102-128.

Смирнов А.А., Белый М.Н. Некоторые данные о нерестовом субстрате сельди Гижигинской губы Охотского моря. Сб. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат. V науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. С. 310-313.

Смирнов А.А., Васильева О.В. Некоторые результаты икорной водолазной съемки нерестилищ гижигинско-камчатской сельди в июне 1999 г. Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых. Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. С. 46-47.

Суховеева М.В. Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1976. Т. 100. С. 144-149.

Тюрнин Б.В. К вопросу о запасах охотской сельди // Изв. ТИНРО. 1965. Т. 59. С. 71-81.

Тюрнин Б.В. Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 86. С. 12-21.

Фридлянд И.Г. Размножение сельди у юго-западного берега о-ва Сахалина // Изв. ТИНРО. 1951. Т. 35. С. 105-145.

SOME FEATURES OF USE OF SPAWNING SUBSTRATA THE HERRING IN NORTHERN PART OF OKHOTSK SEA

© 2008 y. M.N. Belyj

The Magadan Research Institute of Fisheries and Oceanography, Magadan
Basing on materials of surveys spawning grounds of the okhotsk and gijiginsko-kamchatsk herrings, executed in 2002, 2003, 2006, features of distribution of herring eggs laying on the basic types of spawning substrata are analyzed. The opportunity of use degree of covering by herring eggs of seaweeds, as indicator of spawning conditions and level of eggs survival is shown.