

УДК 597.553.1–116(265.51)

**М.Н. Белый**

Магаданский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии, г. Магадан  
*beliy@magniro.ru*

### **НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИКРЫ СЕЛЬДИ НА ПОВЕРХНОСТИ НЕРЕСТОВЫХ СУБСТРАТОВ**

С использованием элементов математического моделирования рассмотрены особенности формирования кладок икры сельди на различных видах субстрата. Установлено, что геометрия поверхности и морфология нерестовых субстратов определяют характер распределения икры на их поверхности, плотность ее обыкновения, потенциальную емкость субстрата для размещения икры и уровень выживаемости икры в кладках. Результаты выполненных исследований позволяют заключить, что наибольшей ценностью обладают субстраты, для которых характерно формирование радиальных кладок икры вокруг центрального цилиндрического (конического) стержня. Такими субстратами преимущественно являются макрофиты, слоевища которых представляют собой шнуры или разветвленные кусты (*Cystoseira crassipes*, *Devaleraea microspora*, *Enteromorpha clathrata*, *Scytosiphon lomentaria* и т.п.).

**Belyj M.N.** Some features of the herring eggs distribution on the surface of spawning substrata // *Izv. TINRO.* — 2008. — Vol. 153. — P. 243–253.

Features of the herring eggs laying formation on various kinds of substratum are considered using elements of mathematical modeling. Geometry of the substrata surfaces and their morphology are found as the parameters, which determine the eggs distribution patterns, potential capacity of a substratum for the eggs accommodation, and the eggs survival in the layings. According to the investigation results, the substrata supporting radial eggs layings formation around the central cylindrical (conic) core are the best. Such substrata are mainly seaweeds with thalli as cords or branchy bushes (*Cystoseira crassipes*, *Devaleraea microspora*, *Enteromorpha clathrata*, *Scytosiphon lomentaria*, etc.).

#### **Введение**

В исследованиях репродуктивной биологии тихоокеанской сельди особое внимание уделяется факторам, определяющим особенности распределения и выживаемости отложенной икры. В публикациях, посвященных этой проблематике, обычно анализируются гидрологические условия среды, качество субстрата, особенности кладок икры. Разнообразие условий нереста сельди и последующего развития кладок, взаимосвязь многих факторов между собой определяют значительную сложность изучения этого вопроса и оценки роли того или иного фактора. Как правило, в основе исследований лежит анализ многочисленных фактически наблюдаемых данных с целью выявления определенных закономерностей.

В настоящей работе предпринята попытка рассмотреть, с применением элементов математического моделирования, некоторые общие вопросы особенностей распределения и выживаемости икры в зависимости от качества нерестового субстрата. Безусловно, понятие “качество субстрата” весьма обширно и включает в себя множество аспектов. Мы исходили из того, что прежде всего нерестовый субстрат — это некоторая поверхность, на которую откладывается икра. Соответственно оценку качества субстрата целесообразно начинать с оценки особенностей поверхности, которые могут оказывать свое влияние на характер распределения и уровень выживаемости икры.

## Результаты и их обсуждение

### *Плотность обикрения*

В практических исследованиях величиной, которая характеризует особенности распределения икры по поверхности, является показатель плотности обикрения ( $P$ ), который в общем случае определяется по формуле:

$$P = \frac{N}{S},$$

где  $N$  — количество икры, расположенной на определенной площади;  $S$  — площадь, на которой распределена икра.

При расчете этого показателя весьма важным является определение понятия площади, с которой соотносится количество отложенной икры. В существующей практике при оценке количества отложенной на нерестилищах икры и особенностей ее распределения обычно оперируют понятиями “плотность обикрения нерестилища”, “плотность обикрения грунта” и “плотность обикрения водорослей”. В том смысле, в каком эти понятия используются, подразумевается соотношение количества икры с площадью всего нерестилища либо его участков, занятых тем или иным субстратом.

Площадь нерестилища (или его участка) определяется как площадь горизонтальной проекции соответствующего участка дна. В то же время понятно, что степень уклона дна и складчатости его поверхности обуславливают разницу (и порой весьма существенную) между реальной площадью поверхности грунта на дне и площадью его горизонтальной проекции. Таким образом, рассматривая случай расположения кладок икры на грунте, можно отметить, что плотность **обикрения участка нерестилища** с грунтовым субстратом будет отличаться от **плотности обикрения самой поверхности грунта** (субстрата). И чем сложнее рельеф дна, тем больше будет эта разница.

Случай с расположением кладок икры на водорослях еще сложнее. Очевидно, что слоевища водорослей формируют большую площадь поверхности по сравнению с площадью дна, на котором эти макрофиты произрастают. И эта разница будет тем больше, чем выше степень проективного покрытия. Иными словами, площадь поверхности водорослевого субстрата, на который собственно и отложена икра, может значительно превышать площадь участка нерестилища, на котором этот водорослевой субстрат произрастает.

В свете вышеизложенного мы в дальнейшем используем следующие понятия.

**“Плотность обикрения площади участка нерестилища”** (млн шт./м<sup>2</sup>) — количество отложенной икры, приходящееся на единицу площади горизонтальной проекции соответствующего участка дна нерестилища. В этой категории мы выделяем “плотность обикрения площади, занятой водорослями”, “плотность обикрения площади, занятой грунтом” и “средняя плотность обикрения нерестилища”.

**“Плотность обикрения субстрата”** (шт./см<sup>2</sup>) — количество отложенной икры, приходящееся на единицу площади поверхности субстрата. К этой категории относятся такие показатели, как “плотность обикрения поверхности грунта” и “плотность обикрения водорослевого субстрата”.

Представляется очевидным, что показатели первой категории имеют достаточно общий характер и в основном могут быть использованы только для оценки количества отложенной икры.

Показатели, относимые ко второй категории, позволяют рассмотреть особенности распределения икры на поверхности субстрата. Как показывают результаты работ исследователей, изучавших вопросы смертности икры в кладках сельди (Галкина, 1959, 1960; Ковалевская, Бенко, 1986; Душкина, 1988), одним из факторов, определяющих уровень выживаемости икры, является толщина кладок. Таким образом, анализ особенностей распределения икры на поверхности субстрата может не только позволить оценить количественные характеристики кладок икры, но и в какой-то мере дать представление о качестве условий для их развития.

Плотность обыкрения субстрата ( $P_c$ ) определяется по формуле:

$$P_c = \frac{N_c}{S_c},$$

где  $N_c$  — количество икры, расположенной на определенной площади поверхности субстрата;  $S_c$  — площадь поверхности субстрата, на которой распределена икра.

Рассмотрим гипотетический случай — упорядоченное размещение икринок при равномерной толщине кладки.

Очевидно, что пространственное распределение икринок внутри кладки определяется величиной их диаметра. Это обуславливает то, что, имея собственный объем, определяемый как объем шара, икринка внутри кладки занимает пространство, представляющее собой кубическую ячейку, объем которой будет равен величине диаметра икринки, возведенной в третью степень. Таким образом, количество икринок на поверхности субстрата может быть определено по формуле:

$$N_c = \frac{V_k}{d_i^3},$$

где  $V_k$  — объем кладки;  $d_i$  — диаметр икринки.

Соответственно 
$$P_c = \frac{V_k}{d_i^3 \times S_c}. \quad (1)$$

Анализ особенностей основных нерестовых субстратов североохотоморских сельдей (водоросли и грунт) позволяет, с известной долей условности, на основании геометрических характеристик поверхности разделить их на две группы (рис. 1).

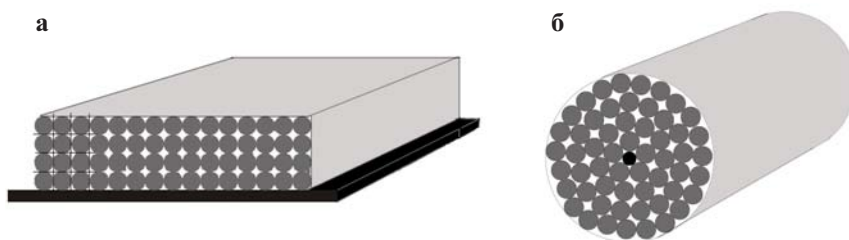


Рис. 1. Кладки икры на плоскостном (а) и цилиндрическом (б) субстрате  
Fig. 1. The laying of herring eggs on plane (a) and cylindrical (b) substratum

1. Плоскостные субстраты, на поверхность которых икра откладывается плоским слоем. К ним мы относим грунт и макрофиты с плоскими, лентовидными слоевищами (большинство представителей порядка Laminariales).

2. Цилиндрические субстраты, для которых характерно формирование радиальных кладок икры вокруг центрального цилиндрического (или конического) стержня. Преимущественно такими субстратами являются макрофиты, слоевища которых представляют собой шнуры или разветвленные кусты (*Cystoseira crassipes*, *Devaleraea microspora*, *Enteromorpha clathrata*, *Scytosiphon lomentaria* и т.п.).

Объем равномерной кладки икры на плоской поверхности будет определяться как произведение площади ее основания (площади поверхности субстрата) на толщину кладки. Соответственно формула для определения количества отложенной икры примет вид:

$$N_c = \frac{S_c \times h}{d_H^3},$$

где  $h$  — толщина кладки.

Толщина кладки ( $h$ ) определяется количеством слоев икринок ( $n$ ) и величиной их среднего диаметра. Таким образом, формула для определения плотности обыкрения плоской поверхности после соответствующих преобразований примет вид:

$$P_c = \frac{n}{d_H^2}. \quad (2)$$

При выполнении аналогичных расчетов для кладок икры на цилиндрической поверхности принималось, что объем кладки определяется по формуле:

$$V_k = \pi L(R^2 - r^2),$$

где  $L$  — длина цилиндрического субстрата;  $R$  — радиус внешней окружности кладки;  $r$  — радиус окружности цилиндрического субстрата, а площадь поверхности субстрата — по формуле:

$$S_c = 2\pi rL.$$

Подставляя эти выражения в формулу (1), получаем:  $P_c = \frac{R^2 - r^2}{2rd_H^3}$ .

Учитывая, что величина внешнего радиуса кладки зависит от радиуса цилиндрического субстрата и толщины кладки:  $R = r + h = r + nd_H$ , а величина  $2r$  представляет собой диаметр цилиндрического субстрата ( $D$ ), мы в результате дальнейших преобразований приходим к формуле:

$$P_c = \frac{n}{d_H^2} \times \frac{D + nd_H}{D}. \quad (3)$$

Сопоставляя формулы для определения плотности обыкрения поверхности плоскостных (2) и цилиндрических (3) субстратов, приходим к выводу, что для общего случая формулу определения плотности обыкрения субстрата можно записать в виде:

$$P_c = k \frac{n}{d_H^2}, \quad (4)$$

где  $k$  — коэффициент плотности.

Проанализируем смысл этого коэффициента. Очевидно, что при расположении кладки икры на плоской поверхности во всех слоях находится одинаковое количество икринок. Следовательно, при увеличении количества слоев общее количество икринок возрастает в арифметической прогрессии, т.е. на определенную величину.

При расположении икры на цилиндрической поверхности радиальный характер кладок определяет, что по мере удаления от поверхности субстрата количество икринок в каждом слое возрастает. Иными словами, с увеличением количества слоев общее количество икры в кладке возрастает в геометрической прогрессии, т.е. в определенное число раз.

Таким образом, коэффициент плотности является показателем, определяющим зависимость изменения количества икринок от особенностей геометрии поверхности субстрата и толщины кладки.

Соответственно для плоскостных субстратов коэффициент плотности будет величиной постоянной и равной 1.

Для цилиндрических субстратов значение коэффициента будет определяться толщиной кладки и диаметром субстрата. При этом его значение будет возрастать при увеличении количества слоев в кладке и уменьшении диаметра субстрата, что хорошо видно из математического выражения этого коэффициента:

$$k = \frac{D + nd_{и}}{D} = 1 + \frac{nd_{и}}{D}. \quad (5)$$

Таким образом, можно заключить, что геометрия поверхности нерестового субстрата определяет характер распределения на ней икры, что подтверждает необходимость при проведении исследований рассматривать нерестовые субстраты в первую очередь как поверхность для откладывания икры и оценивать их именно с этой точки зрения. Однако на практике при выполнении учетных икорных съемок прямое определение и анализ плотности обикрения поверхности субстрата возможны только при исследовании кладок икры на грунте, когда объем пробы икры будет соотноситься с площадью грунта, с которой эта проба отбирается. В оценке же обикрения растительных субстратов при существующей методике проведения учетных съемок основополагающим моментом является анализ соотношения массы икры и водорослей.

#### *Емкость субстрата*

Базовым показателем для оценки особенностей обикрения растительного субстрата является коэффициент обикрения водорослей:

$$KO = \frac{m}{M},$$

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

Этот коэффициент определяется соотношением биомассы макрофитов и массы отложенной на них икры.

Как уже говорилось, рассматривая водоросли как нерестовый субстрат, необходимо оценивать их в первооснове как некоторую поверхность для откладывания икры, т.е. оперировать не столько массовыми, сколько пространственными категориями. В этом случае биомассу макрофитов следует рассматривать как показатель, свидетельствующий о наличии у водорослей некоторого потенциала (площади поверхности), который может быть использован сельдью в процессе ее нереста. Иными словами, возникает необходимость определить, как соотносится биомасса водорослей с площадью поверхности, образуемой их талломами.

В альгологических исследованиях используется такой показатель, как удельная площадь. Обычно он определяется у водорослей с лентовидными слоевищами (ламинарии) как отношение площади участка слоевища (высечки) к его массе. Но при этом участок рассматривается как одноплоскостная проекция, т.е. учитывается площадь только одной его поверхности. Нас же интересует вся поверхность слоевища, так как икра откладывается и на верхнюю, и на нижнюю сторону пластины. Чтобы не создавать путаницу, для применяемого нами показателя мы используем название “удельная поверхность” (УП), определяя его по формуле:

$$УП = \frac{S_B}{M_B},$$

где  $S_B$  — полная площадь поверхности слоевища водоросли, см<sup>2</sup>;  $M_B$  — масса слоевища водоросли, г.

Расчет УП производился для трех наиболее массовых видов водорослей: лессония ламинариевидная, ламинария Гурьяновой и цистозира толстоногая. При этом в расчетах использовались морфометрические показатели, которые слоевища водорослей имеют на момент нереста сельди (начало июня).

Из двух необходимых для расчета параметров наиболее просто определить массу слоевища (или пластины), что производится уже при стандартном разборе альгологических проб.

Для определения площади слоевища использовался метод подобия. Для ламинарии и лессонии было принято допущение, что их пластины по своей геометрии достаточно схожи и могут быть приближенно приравнены к вытянутому ромбу. Площадь ромба определяется как половина произведения длины его диагоналей. Принимая во внимание, что икра сельди откладывается на обе поверхности пластины, а диагонали представляют собой максимальную длину и ширину пластины (также определяемые в ходе стандартных промеров), формула для примерного расчета полной площади пластины ламинарии и лессонии будет иметь следующий вид:

$$S = HL,$$

где  $H$  — максимальная ширина пластины, см;  $L$  — длина пластины, см.

Отношением площади пластины к ее массе определяется показатель удельной поверхности (табл. 1).

Определение показателя удельной поверхности пластин лессонии ламинариевидной и ламинарии Гурьяновой

Таблица 1

Table 1

Definition of the specific surface parameter for *Lessonia laminarioides* and *Laminaria gurjanovae*

Вид	Район, год	Длина, см (min—max)	Ширина, см (min—max)	Масса, г (min—max)	Площадь, см <sup>2</sup> (min—max)	УП, см <sup>2</sup> /г
Лессония ламинариевидная	Гижигинская губа, 2002 г.	11,0–230,0	4,5–29,0	2,6–46,8	325,0–3741,0	61,9
Ламинария Гурьяновой		40,0–240,0	6,0–23,0	20,0–380,0	400,0–5520,0	16,9
Лессония ламинариевидная	Тауйская губа, 2007 г.	7,5–141,5	1,4–12,3	0,1–69,0	10,5–1740,5	50,4
Ламинария Гурьяновой		21,5–269,0	4,3–55,7	1,7–907,0	92,5–14983,3	29,7

Расчеты были выполнены по результатам промеров 510 экз. ламинарии Гурьяновой и 44 экз. (1484 пластины) лессонии.

Что касается цистозеры толстоногой, то определение площади поверхности ее слоевища представляет собой более сложную задачу. Для ее решения было произведено разделение слоевища на части, которые можно уподобить пространственным телам, расчет площадей поверхностей которых известен. В результате стволы и веточки всех порядков рассматривались как усеченные конусы, площадь поверхности которых определялась по формуле:

$$S = \frac{1}{2} \pi (D_1 + D_2) L,$$

где  $D_1$  — диаметр нижней части ветви, см;  $D_2$  — диаметр верхней части ветви, см;  $L$  — длина ветви, см.

Филлоиды цистозеры рассматривались как вытянутые ромбы, и площадь их поверхностей определялась аналогично расчетам площади пластин лессонии и ламинарии.

Рецептакулы упрощенно рассматривались нами как сфероид, площадь поверхности которого рассчитывалась по формуле площади поверхности шара:

$$S = \pi D^2,$$

где  $D$  — диаметр (в нашем случае диаметр сфероида определялся как среднее арифметическое между длиной и толщиной рецептакулы), см.

Таким образом, для каждого образца цистозеры определялись площади поверхности, масса и показатели УП по группам частей слоевища, имеющих цилиндрическую (стволик и ветви), сферическую (рецептакулы) и плоскую (филлоиды) поверхность. В целом для растения значение показателя УП определялось отношением суммарной площади поверхности частей слоевища к общей массе таллома (табл. 2).

Таблица 2

Определение показателя удельной поверхности слоевища цистозеры толстоногой

Table 2

Definition of the specific surface parameter for *Cystoseira crassipes*

Часть слоевища	Масса, г (min—max)	Площадь, см <sup>2</sup> (min—max)	Средняя доля ко всему слоевищу, %		УП, см <sup>2</sup> /г (среднее)
			По массе	По площади	
Стволик и ветви	12,6–104,4	365,6–2061,2	50	45	20,2
Филлоиды	12,4–27,1	442,4–710,1	17	21	29,2
Рецептакулы	6,9–68,5	1046,2–1558,5	33	33	23,9
<b>В целом</b>					<b>23,2</b>

Расчеты производились по результатам промеров 10 экз. цистозеры толстоногой, собранных в прибрежье Тауйской губы в 2007 г. Учитывая сложность строения ее слоевища и необходимость выполнения множественных промеров, исследовались некрупные экземпляры, имеющие массу до 200 г.

Для всех исследуемых водорослей определение УП производилось для каждого экземпляра. По полученным результатам определялось среднее значение показателя удельной поверхности для вида.

При всей своей условности и усредненности выполненные расчеты показывают, что все три вида макрофитов характеризуются разной величиной удельной поверхности. Соответственно на единицу биомассы каждого из видов водорослей приходится различная величина поверхности, которая может быть использована для размещения кладок икры.

Однако, как изложено выше, особенности геометрии поверхности субстрата определяют характер распределения икры в кладке. И если ламинария и лессония могут рассматриваться как плоскостной субстрат, то в строении слоевища цистозеры подобные плоскостные элементы (филлоиды) составляют всего 17 % от его массы, или 21 % от площади его поверхности (табл. 2). Все остальные части имеют поверхность, близкую к цилиндрической. В связи с этим проводить прямое сравнение показателей удельной поверхности различных видов водорослей между собой с точки зрения их ценности как субстрата не корректно.

Выше нами был установлен коэффициент плотности (5), определяющий количество икринок, которое может размещаться в кладке определенной толщины на поверхности субстрата с учетом особенностей ее геометрии. Сведение двух показателей (показатель удельной поверхности и коэффициент плотности), характеризующих таллом макрофита как поверхность для откладывания икры, в единую величину, позволяет установить критерий, создающий основу для оценки и сравнения потенциалов различных видов водорослей как нерестового субстрата. Этой вводимой нами величине мы присвоили название “потенциальная емкость субстрата” (ПЕС):

$$ПЕС = УП \times k = УП \times \frac{D + nd_{и}}{D}.$$

Показатель ПЕС учитывает и величину площади поверхности субстрата, приходящуюся на единицу биомассы макрофита, и количество икры, которое может разместиться на этой площади. Таким образом, очевидно, что чем выше значение этого показателя, тем большим потенциалом как нерестовый субстрат обладает вид макрофита. Следует обратить внимание, что показатель потенциальной емкости является относительной величиной, так как его значение зависит от конкретных значений толщины кладки и диаметра субстрата. Поэтому рассмотрим возможности применения ПЕС на конкретном примере, определив, какое количество икры может быть размещено в 4-слойной кладке на 1 кг водорослей разных видов (табл. 3). Для этого используем приведенные выше данные по лессонии, ламинарии и цистозире и примем, что средний диаметр икринки составляет 0,2 см при средней массе 0,002 г.

Количество отложенной икры определяется по формуле:

$$N = B \times ПЕС \times \frac{n}{d_{и}^2}, \quad (6)$$

где  $B$  — биомасса водорослей.

Из результатов расчетов видно, что чем большей потенциальной емкостью обладает субстрат, тем большее количество икры может быть размещено на единице его биомассы.

Таблица 3

Расчет характеристик субстрата и параметров 4-слойной кладки икры, при ее размещении на 1 кг водорослей разных видов

Table 3

Calculation of substratum characteristics and parameters of the 4-layer laying of herring eggs, at its accommodation on 1 kg of different species of seaweeds

Субстрат	УП, см <sup>2</sup> /г	Коэффициент емкости	Потенци- альная емкость суб- страта	Плотность обызрения поверх- ности, шт./см <sup>2</sup>	Количество икры		Коэффи- циент обыз- рения
					Млн шт.	Кг	
Лессония ламинариевидная (пластина)	56,2	1,0	56,2	100	5,62	11,24	0,92
Ламинария Гурьяновой (пластина)	23,3	1,0	23,3	100	2,33	4,66	0,82
Цистозира толстоногая (веточки)* D = 0,15 см	47,5	6,3	299,3	630	29,93	59,86	0,98
Цистозира толстоногая (стволик)* D = 0,44 см	12,1	2,8	33,9	280	3,39	6,78	0,87

\* Величины среднего диаметра стволика и веточек цистозире и соответствующие им значения УП определялись по данным выполненных замеров.

При этом для плоскостных субстратов (лессония и ламинария) плотность обызрения определяется только толщиной кладки и не зависит от вида и толщины субстрата. А общее количество икры, которое может быть отложено на поверхность макрофитов, определяется показателем удельной поверхности (величиной площади поверхности макрофита, образуемой его биомассой).

Для цилиндрических субстратов (цистозира) плотность обызрения поверхности при фиксированной толщине кладки определяется диаметром субстрата:



чем тоньше субстрат, тем выше плотность обикрения. Следовательно, общее количество икры, которое может быть отложено на поверхность макрофитов, имеющих цилиндрические слоевища, определяется как показателем удельной поверхности, так и диаметром субстрата.

Таким образом, различные виды нерестового субстрата обладают разной потенциальной емкостью для размещения икры, которая определяется особенностями их морфологии. Более высокой емкостью отличаются субстраты, представляющие собой цилиндрические или подобные им поверхности, при этом чем меньше диаметр субстрата, тем выше его емкость.

Однако необходимо иметь в виду, что, оценивая качество нерестового субстрата, требуется не только определить количественные характеристики распределения икры, но и рассмотреть вопрос, в какой степени особенности субстрата могут влиять на уровень выживаемости икры.

### *Выживаемость икры*

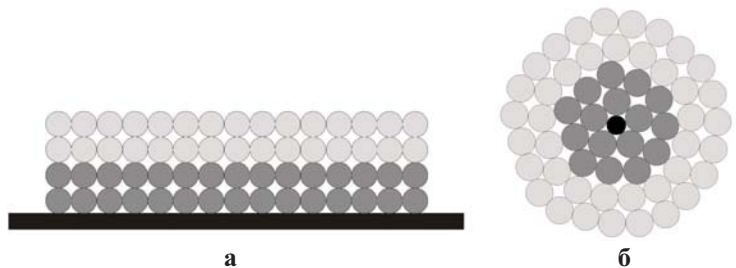
Большинство исследователей, изучавших вопрос выживаемости икры сельди в кладках (Галкина, 1959, 1960; Ковалевская, Бенко, 1986; Душкина, 1988), в качестве основных факторов, оказывающих влияние на развитие икры, выделяют следующие: температура, осыхание, толщина кладки, волновое воздействие, заиливание, тип субстрата.

Учитывая, что основной целью нашего исследования является определение характеристик кладок икры в зависимости от геометрии поверхности, на которой они располагаются, мы рассмотрим только один фактор — толщину кладки.

Как показывают результаты предыдущих исследований (Галкина, 1959, 1960; Ковалевская, Бенко, 1986; Душкина, 1988), в большинстве случаев наибольшая выживаемость икринок отмечается в двух верхних слоях кладки и резко снижается в более глубоких слоях. Естественно предположить, что высокая плотность обикрения поверхности субстрата, которая определяется толщиной кладки, свидетельствует о неблагоприятных условиях развития и высоком уровне смертности икры в толще кладок. Таким образом, следовало бы полагать, что наиболее высокая смертность икры должна отмечаться в кладках, расположенных на цилиндрических субстратах, специфика которых предопределяет высокую плотность обикрения их поверхности. Рассмотрим схему поперечного разреза кладки икры (рис. 2).

Рис. 2. Схема поперечного разреза кладки икры на плоскостном (а) и цилиндрическом (б) субстрате. Пояснения в тексте

Fig. 2. The circuit of the cross-section of the herring eggs laying on plane (а) and cylindrical (б) substratum. The explanatories are in the text



Предполагается, что икринки двух верхних слоев располагаются в благоприятной для их развития зоне (выделены более светлым цветом), а икринки, расположенные в глубине кладки, расположены в зоне, неблагоприятной для развития — зоне риска (более темные).

Очевидно, что, как это уже рассматривалось выше, при расположении кладки икры на плоской поверхности во всех слоях находится одинаковое количество икринок, в то время как на цилиндрической поверхности по мере удаления от поверхности субстрата количество икринок в каждом слое кладки возрастает. Таким образом, в зависимости от характера кладки (плоская или радиальная),

соотношение количества икринок, расположенных в благоприятных и неблагоприятных зонах, будет различным. При этом следует отметить, что и у цилиндрических субстратов разного диаметра соотношение количества икринок во внешних и внутренних слоях также будет различным.

Учитывая разнообразие возможных вариантов толщины кладки и условность выделения зон благоприятных условий для развития икры, продолжим рассмотрение вопроса на нашем примере с 4-слойной кладкой (табл. 4). Для этого, используя данные табл. 3, определим количество икринок, содержащееся в двух внутренних слоях (зоне риска) кладок на разных видах субстрата, и сравним с общим количеством икры. Количество икры в двух внутренних слоях рассчитаем по формуле (6) для случая  $n = 2$  (соответственно необходимо пересчитать и значение ПЕС).

Таблица 4

Расчет количества икринок, располагающихся в зоне риска, для 4-слойной кладки, размещенной на разных видах субстрата

Table 4

Calculation of quantity eggs, settling down in a zone of risk, for the 4-layer laying placed on different kinds of substratum

Субстрат	Общее количество икры, млн шт.	Количество икры в зоне риска	
		Млн шт.	%
Лессония ламинариевидная (пластина)	5,62	2,810	50,0
Ламинария Гурьяновой (пластина)	2,33	1,165	50,0
Цистозира толстоногая (веточки) $D = 0,15$ см	29,93	8,708	29,1
Цистозира толстоногая (стволик) $D = 0,44$ см	3,39	1,155	34,1

Выполненные расчеты показывают, что для радиальной кладки, несмотря на высокую плотность обикрения поверхности субстрата, количество икринок, располагающихся в зоне, не благоприятной для их развития, существенно ниже, чем для плоскостной кладки такой же толщины. При уменьшении же диаметра цилиндрического субстрата доля икринок, располагающихся в зоне риска, снижается.

В рассматриваемом примере анализировалась ситуация, когда в процессе нереста производителями максимально использовался потенциал нерестовых субстратов. Однако очевиден и другой вариант, когда на определенную биомассу водорослей будет откладываться одинаковое количество икры, т.е. коэффициенты обикрения различных видов водорослей одинаковы. В этом случае большая потенциальная емкость макрофита свидетельствует о том, что на этом виде водорослей икра будет распределяться более разреженно, а кладки будут иметь меньшую толщину, что создает более благоприятные условия для развития икринок.

Подтверждение справедливости выполненных нами теоретических расчетов мы видим в результатах работ исследователей, изучавших вопросы качества нерестовых субстратов и выживаемости икры. Так, при проведении работ по повышению эффективности воспроизводства охотской сельди с использованием искусственных нерестилищ было установлено (Ковалевская, Бенко, 1986; Ковалевская, 1988), что в естественных условиях наибольшей выживаемостью характеризуются кладки икры на фертильных ветвях цистозеры. Этими же и аналогичными работами в зал. Петра Великого (Ковалевская, Бенко, 1986; Чупышева, Беседнов, 1988) была практически доказана высокая выживаемость икры на искусственных нерестовых субстратах, представляющих собой сетные полотна, т.е. в основе своей являющихся тонкими цилиндрическими субстратами. Для корфо-карагинской сельди наиболее оптимальным нерестовым субстратом признается зостера (Науменко, 2001), которая по своей морфологии и характеру формируемых на ней кладок икры также может рассматриваться как цилиндрический субстрат.

Таким образом, морфологические особенности нерестового субстрата не только определяют его емкость для размещения икры, но и в определенной мере оказывают влияние на уровень выживаемости икринок в кладке.

### Заключение

Результаты выполненных исследований по оценке особенностей обыкрения различных видов нерестового субстрата позволили установить, что геометрические и морфологические особенности используемого субстрата определяют:

- характер распределения икры по его поверхности и плотность обыкрения;
- различную потенциальную емкость нерестовых субстратов для размещения икры;
- условия развития икры в кладке и уровень ее выживаемости.

Безусловно, что использование потенциальных возможностей субстрата по емкости для размещения икры и влиянию на уровень ее выживаемости определяются особенностями нерестового хода сельди, а качество субстрата будет определяться всей совокупностью его свойств (спецификой пространственного размещения в пределах нерестилища, физиологическими особенностями и т.п.). Однако выявленные зависимости особенностей распределения икры и качества условий для ее развития от особенностей морфологии субстрата позволяют использовать их как базовый показатель для качественного анализа различных видов нерестового субстрата. Это, в свою очередь, создает основу для оценки качества (бонитировки) нерестилищ и прогнозирования возможного уровня пополнения североохотоморских сельдей.

### Список литературы

- 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.
- Ковалевская Р.А.** Цистозира толстоногая: субстрат для нереста сельди // Рыб. хоз-во. — 1988. — № 9. — С. 83–85.
- Ковалевская Р.А., Бенко Ю.К.** Выживаемость икры охотской сельди на искусственных и естественных субстратах // Рыб. хоз-во. — 1986. — № 6. — С. 29–32.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. — Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. — 330 с.
- Чупышева Н.Г., Беседнов Л.Н.** Эффективность искусственных нерестилищ для тихоокеанской сельди // Рыб. хоз-во. — 1988. — № 9. — С. 82.

*Поступила в редакцию 28.11.07 г.*