

**БОНК**

**Александр Анатольевич**

**ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ БИОТИЧЕСКИХ И АБИОТИЧЕСКИХ  
ФАКТОРОВ НА ВЫЖИВАНИЕ КОРФО-КАРАГИНСКОЙ СЕЛЬДИ  
В ПЕРИОД РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА**

**03.00.10 - Ихтиология**

**Автореферат**

**диссертация на соискание ученой степени**

**кандидата биологических наук**



Работа выполнена в лаборатории морских промысловых рыб Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО)

Научный руководитель: доктор биологических наук, старший научный сотрудник  
Карпенко Владимир Илларионович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
Щуптов Вячеслав Петрович  
кандидат биологических наук, доцент  
Беседнов Лев Николаевич

Дальневосточный государственный университет (ДВГУ)

Защита диссертации состоится «22» декабря. 2004 г. в 13<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета Д 307.012.01 при Тихоокеанском научно-исследовательском рыбохозяйственном центре по адресу: 690950, г. Владивосток, ГСП, пер. Шевченко, д. 4.  
Факс: (4232)300-751

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра

Автореферат разослан «11» ноября 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

О.С. Темных



### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** В западной части Берингова моря обитает одна из крупных популяций тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) - корфо-карагинская. Мониторинг состояния её запасов осуществляется с 1937 г., а с 1939 г. она является важным объектом промысла; суммарный вылов за прошедший период составил 2,0 млн. т (Науменко, 2001).

Запас корфо-карагинской сельди подвержен значительной межгодовой изменчивости. За почти 70 летний период отмечены этапы, различающиеся состоянием запаса - от высокого уровня до депрессивного (Науменко, 2001). После продолжительного периода низкой численности популяции в начале 1990-х гг. наметилась тенденция ее восстановления до оптимального уровня (Науменко, Бонк, 1999), чему способствовало появление многочисленной генерации в 1993 г. Позднее, в начале XXI века, под влиянием естественной и промысловой смертности это поколение вышло из промысловой части запаса, а появления новых урожайных генераций не отмечено. Все это, наряду с нерациональной эксплуатацией ресурсов, привело к современному снижению численности корфо-карагинской сельди.

В процессе формирования численности поколений сельди, как и многих других видов рыб, решающее значение имеют факторы, определяющие условия жизни в раннем онтогенезе. Эффективность воспроизводства зависит, с одной стороны, от условий нереста и развития икры и личинок в первые недели и месяцы, а с другой от биологических характеристик производителей (Качина, 1981; Бонк, Науменко, 1999; Науменко, 2001; Науменко, 2000; Науменко, Бонк, 2000). Несмотря на то, что эти вопросы исследовали многие ученые, в большинстве работ элиминация рассматривается в целом, а детальный анализ зачастую не проводится, также не вскрываются причины и механизмы смертности.

В настоящее время нерест корфо-карагинской сельди происходит в заливах Уала, Анапка и Корфа, причем около 90,0% производителей нерестятся в первых двух (Бонк, Dubinina, 2003). Икрометание происходит на нерестилищах двух типов; преимущественно используются лагунные нерестилища и, в меньшей степени, береговые закрытые. Уровень выживания икры, характер её развития и численность появившихся личинок на них не одинаков, что имеет решающее значение в формировании численности поколений сельди. Кроме того, имеются различия в степени влияния отдельных факторов среды на её воспроизводство.

**Цель и задачи работы.** Целью данной работы является выявление основных факторов среды и оценка степени их влияния на формирование урожайности поколений корфо-карагинской сельди на ранних этапах жизненного цикла. Для этого были сформулированы следующие задачи:



1. Дать характеристику районов нереста и исследовать изменчивость условий на основных из них;
2. Описать особенности нерестового поведения корфо-карагинской сельди в период различной численности;
3. Определить факторы, характеризующие условия нереста корфо-карагинской сельди и развития её икры, выявить роль основных из них в выживании поколений;
4. Выявить закономерности выживания сельди в эмбриональный период в зависимости от типа нерестилиц и их локализации;
5. Определить степень элиминации поколений в зависимости от условий воспроизводства и выявить возможность её использования при оценке их урожайности.

**Научная новизна.** На основе многолетних данных в работе уточняются характеристики нерестилиц; обосновывается связь между их типом, локализацией и условиями, в которых протекает нерест сельди и дальнейшее развитие эмбрионов, с эффективностью воспроизводства, что определяется уровнем смертности икры на каждом конкретном нерестилище. Установлено, что элиминация икры происходит в основном под влиянием температурных аномалий, в результате хищничества, ветрового и волнового воздействия, зависит также от плотности обсырения субстрата. Дана оценка роли каждого из основных факторов, определяющих уровень элиминации в эмбриональный период в зависимости от типа нерестилиц и их расположения. Количественно оценено хищничество.

**Практическая значимость.** Выявленная закономерность убыли эмбрионов сельди в процессе развития позволяет получать данные о первоначальном количестве отложенной икры, что повышает точность оценки нерестового запаса сельди, а также определение величины пополнения уже на ранних этапах развития. Оценка роли основных факторов среды в формировании урожайности поколений сельди позволяет использовать их при прогнозе запаса будущих поколений.

**Апробация работы.** Основные результаты исследований представлялись: на коллоквиумах лаборатории пелагических рыб (сейчас лаборатория морских промысловых рыб) КамчатНИРО (1998–2004 гг.); на 26-й ежегодной международной конференции по личинкам рыб (Норвегия, Берген, 2002); на II Международной научной конференции «Рыбохозяйственные исследования Мирового океана» (Владивосток, 2002); на XII международной конференции PICES (Корея, Сеул, 2003); на IV научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2003); на отчетной сессии КамчатНИРО (2004).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 23 работы и 3 находятся в печати.

**Структура работы.** Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы (166 источников, из них 56 на иностранных языках). Работа изложена на 134 страницах и содержит 43 иллюстрации, 20 таблиц.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н. В.И. Карпенко, руководителям и коллегам: к.б.н. О.Г. Золотову, к.б.н. П.А. Балыкину, д.б.н. Н.И. Науменко, д.б.н. Н.Г. Ключковой за помощь в постановке проблем исследования и ценные и полезные замечания; д.б.н. В.В. Максименкову, Т.К. Уколовой, Т.В. Максименковой, А.О. Золотову, Н.В. Балыкиной, Р.Я. Тагановой, Н.П. Лошников, А.Ю. Дубининой, А.С. Любченко, М.М. Феофанову, А.А. Семченко за помощь в сборе и обработке материалов, а также экипажам вертолета Ми-8 А.В. Дядечкину, А.В. Уварову, В.М. Кутепову, И.Т. Бычку, В.В. Кореневу за обеспечение точности и качества авиаучетных работ.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Материал и методика

В работе использованы материалы, собранные автором с 1986 по 2004 гг., а также архивные данные лабораторий морских промысловых рыб, океанографии и гидрологии пресных вод КамчатНИРО за почти 70 летний период изучения корфо-карагинской популяции сельди, включая материалы Комплексной Корфо-карагинской экспедиции (1975 г.). Значения некоторых абиотических факторов (температура, соленость и др.) взяты из архива ГМС п. Корф, а также собраны в ходе выполнения экспедиционных работ.

Весной (май) производились стандартные работы по оконтуриванию районов нереста корфо-карагинской сельди, площади занятой обычным субстратом и сроков размножения. Для определения плотности кладок и количества отложенной икры, в первый сизигийный отлив выполнялась икорная съёмка, которая включала сбор не менее 10 проб обычного субстрата с участка размером 20x20 см (0,04 м<sup>2</sup>) в каждом районе. Общее количество проб за период с 1986 по 2004 гг. составило 1071.

В лабораторных условиях определялись масса икры, количество её слоев в кладке, общая численность эмбрионов и количество погибших. Для определения стадии развития использовались шкалы, приведенные в работах С.Г. Крыжановского (1956) и Б.В. Тюрнина (1967). Смертность икры оценивалась по количеству побелевших икринок в пробе, независимо от стадии развития. Биологические характеристики производителей получены по данным биологических анализов (9000 экз.) и массовых промеров сельди (43491 экз.).

Определение величины потерь икры в процессе инкубации, и её структуры производилось на основе обработки проб обычного субстрата, собранного на

нерестилищах лагунного и берегового закрытого типа в заливах Уала и Анапка в 2004 г. (всего 56 проб).

Выедание икры хищниками определено в заливах Уала и Анапка в 2000-2004 гг. Для этого в районах массового нереста сельди, после завершения икрометания, выполнялся лов рыб закидным неводом для определения видового состава и численности. На обсыхаемых участках нерестилищ в отлив производился подсчет количества птиц, и определялась их видовая принадлежность. Данные о видовом составе и численности беспозвоночных получены по результатам камеральной обработки икорных проб. С целью оценки количества потребленной икры содержимое желудков птиц и рыб исследовалось в лабораторных условиях. Определялся состав пищевого комка и количество икры в желудке. Всего исследовано 105 желудков рыб и 24 птиц.

Оценка количества съеденной рыбами икры производилась по формуле, предложенной А.А. Чуриковым (1975):

$$N = \frac{S^* n^* n_1^* t}{S_1},$$

где  $N$  - количество потребленной икры, шт.;  $S$  - площадь акватории,  $\text{м}^2$ ;  $n$  - среднее количество хищников, шт.;  $n_1$  - среднее количество икры в одном желудке, шт.;  $t$  - продолжительность периода выедания, сутки;  $S_1$  - площадь облова неводом,  $\text{м}^2$ .

Количество икры, потребленное птицами, также оценивалось по формуле А.А. Чурикова, но без учета площади. Потребление икры сельди беспозвоночными рассчитывалась с использованием литературных данных об их рационе (Palsson, 1984; Naegele, Schweigert, 1991).

Статистическая обработка полученных материалов выполнялась общепринятыми методами (Плохинский, 1961; Правдин, 1966; Лакин, 1980). Для вычислений использовались пакеты прикладных программ EXCEL, STATISTICA. Для картопостроения применялась программа SURFER и Map Disdainer 2.1.

## **Глава 2. Районы и условия воспроизводства корфо-карагинской сельди**

### **2.1. Физико-географическая характеристика района исследований**

Формирование климата Берингова моря в значительной степени определяют циркуляционные факторы и водообмен с более теплыми тихоокеанскими водами (Карпова, 1963). Для акватории моря, в том числе и его юго-западной части, характерен суровый температурный режим. Зимой (ноябрь-май) температура воды имеет отрицательные значения. Прогрев поверхностных вод до положительных температур обычно начинается в первой декаде мая. Наибольшие значения температуры воды отмечаются в июле-августе, но

не превышают 14,0°С. Соленость вод составляет 32,0–33,0‰, но в заливах и бухтах она ниже — 31,0–31,5‰. Во второй половине мая - начале июня наблюдается активизация распределения прибрежных участков. Соленость снижается значительно и в зависимости от цикла приливов-отливов изменяется от 3,0 до 28,0‰ (Качина, 1981).

Воздушные потоки вызывают не только ветровое перемешивание водных масс, но и их дрейф. Это активизирует теплообмен между морем и атмосферой, оказывая влияние на формирование гидрологического режима года (Давыдов, Липецкий, 1970; Давыдов, 1972). Преобладание над Беринговым морем потоков воздушных масс с севера и востока, как правило, приводит к выхолаживанию водных масс и термический режим года характеризуется как «холодный». Частое вторжение относительно теплых южных воздушных масс ослабляет процессы выхолаживания, что, в свою очередь, способствует формированию повышенного температурного фона - «теплый» тип лет.

Смена одного типа гидрологического года на другой происходит под влиянием многолетних циклов потепления и похолодания, примерно каждые 16–20 лет (Шунтов, 2001). В Беринговом море выделяются 6 основных типов атмосферных процессов, при этом в межгодовом плане прослеживаются целые периоды преобладания тех или иных атмосферных типов, с каждым из которых может быть связано развитие определенного климатического режима (Глебова, 2001, 2002).

Приливно-отливные явления подразделяются на четыре типа: полусуточные, неправильные полусуточные, неправильные суточные, суточные. В Карагинском заливе они имеют полусуточный характер: высокий уровень составляет - 2,3 м, а самый низкий - 0,2 м. В течение месяца наблюдаются два квадратурных и два сизигийных прилива с колебанием уровня воды в 2,1 м с продолжительностью стояния воды 3 часа.

Особенности гидрологического режима прибрежных вод определяют характер подходов, условия нереста и последующего развития икры корфо-карагинской сельди.

## **2.2. Районы нереста**

Нерест корфо-карагинской сельди наблюдался в разных местах Карагинского залива (рис. 1). Ежегодно используется не вся пригодная для икротетания территория, а лишь отдельные участки. В основном это связано как с величиной нерестового запаса, так и с условиями на нерестилищах (ледовая обстановка, термический режим) (Качина, Прохоров, 1966; Качина, 1981; Науменко, 2001). В период низкой численности производителей район нереста невелик и включает бухты залива Корфа (преимущественно гавань Сибирь). С ростом запасов сельди он расширяется, охватывая заливы Анапка и Уала (Бонк, Науменко, 1999; Науменко, Бонк, 2002).

Современная область размножения корфо-карагинской сельди начала складываться со второй половине 1970-х годов. В последние годы она охватывает заливы Уала, Анапка и Корфа, эпизодически губу Ложных вестей (о. Карагинский) и бухту Тымлат. Сейчас основным районом воспроизводства является залив Анапка (Бонк, 2002; Bonk, 2003). Вклад в процесс воспроизводства сельди нерестилищ, расположенных в заливах Уала и Корфа, меньше.

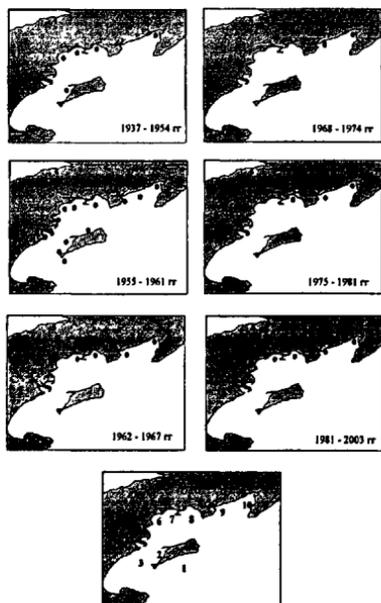


Рис. 1. Районы нереста корфо-карагинской сельди в периоды различной численности поколений.

1 - о. Карагинский, 2 - Губа Ложных Вестей, 3 - Карагинский залив, 4-6. Карата и б. Оссора, 5 - б. Тымлат, 6 - Кичигинский залив, 7 - залив Уала, 8 - залив Анапка, 9 - б. Гека, 10 - север залива Корфа (г. Скрытая, Скобелева, Сибирь)

Во всех районах для размножения используются, преимущественно, нерестилища лагунного типа. Наибольшие площади нерестилищ этого типа, охваченные нерестом (от 61,6 до 100,0%), приходятся на залив Анапка. Роль нерестилищ берегового типа (закрытые и открытые) незначительна.

Корфо-карагинская сельдь откладывает икру в литоральной зоне на глубине от 0,2 до 2 м. Ширина полосы с обычным субстратом изменяется как по районам, так и по годам. У скалистых мысов и крутых берегов (береговые открытые и закрытые нерестилища) ширина зоны нереста изменяется от 50 до 500 м, в то время как на нерестилищах лагунного типа, где увеличение глубины происходит медленнее — в иные годы превышает 3 км.

### 2.3. Морфологическая характеристика нерестилищ

Характеристика нерестилищ корфо-карагинской сельди впервые была дана В.Г. Прохоровым (1967), а позднее уточнена другими исследователями (Качина, 1981; Науменко, 2001; Ключкова, Бонк, 2003; Ключкова и др., 2004). Выделяются три типа нерестилищ: лагунные, береговые закрытые и береговые открытые; первые два являются основными.

Лагунные нерестилища приурочены к аккумулятивным участкам побережья и характеризуются преобладанием мягких грунтов (пески, алевриты, перлиты), что отражается на видовом составе фитоценоза. Для таких участков типичны заросли морских трав (*Zostera marina* и *Z. nana*); у нижней границы литоральной зоны развит пояс ламинариевых водорослей с доминированием *Laminaria gurjanovae*. Для лагунных нерестилищ характерно значительное колебание уровня воды вследствие приливно-отливных течений, особенно в период сизигии.

Береговые закрытые и открытые нерестилища приурочены к абразионным и абразионно-аккумулятивным участкам морского дна и отличаются разнообразием грунтов (глыбы, валуны, гальки) благоприятных для прикрепления водорослей. Фитоценозы нерестилищ берегового типа более разнообразны по видовому составу, отмечено почти 70 видов водорослей, которые характеризуются пестрым, мозаичным распределением. Этот тип нерестилищ подвержен значительному воздействию волн под влиянием нагонных ветров и штормовой деятельности.

Все три типа нерестилищ присутствуют в заливах Анапка и Уала. В заливе Корфа лишь два типа — лагунные и береговые открытые. Нерестилища лагунного типа характерны для бухт Карата и Оссора, а также губы Ложных Вестей (о. Карагинский). В бухте Тымлат и на побережье острова Карагинский нерестилища сельди относятся к береговым открытым.

### 2.4. Условия нереста

Условия нереста и развития икры сельди определяются местоположением и типом нерестилища. Однако даже на однотипных нерестилищах в пределах одного района наблюдаются различия условий (Bonk, Dubinina, 2003; Ключкова, Бонк, 2003; Ключкова и др., 2004).

Формирование термического и солевого режима вод в районе нерестилищ происходит в основном под влиянием речного стока и таяния льда. В заливе Анапка холодные речные воды рек Альховаям, Игнаваям, Игунаваям и ледовый припай, который длительное время сохраняется в кутовой части залива, обеспечивают стабильные температурные условия в пределах 2,1-4,0°С. В заливе Корфа (гавань Сибирь) поверхностный слой воды прогревается до 3,0-5,0°С, достигая изредка 11,0-12,0°С. На нерестилищах в бухте Гека из-за активного выноса холодных вод из лагуны Легунмун поверхностная температура, даже в отлив,

составляет лишь 4,0-5,5 °С. На отдельных участках нерестилищ влияние на термический режим оказывают приливо-отливные явления (рис. 2). В ясные дни, под влиянием солнечного радиационного прогрева, при минимальном уровне воды 0,2 м поверхностная температура может достигать 21,0 °С.

Материковый сток и приливо-отливные течения вызывают значительные колебания солености на нерестилищах. В период нереста она варьирует в пределах 20,0-32,0‰, а развитие икры и выклев личинок протекают при более широком диапазоне — 2,8-30,0‰ (Качина, 1981; Душкина, 1988).

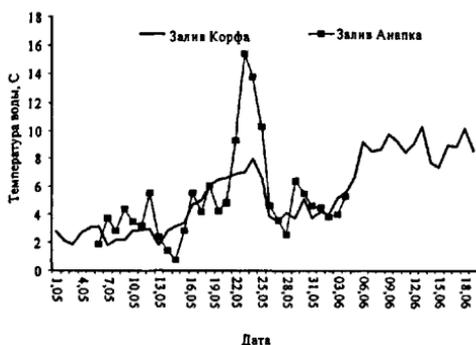


Рис. 2. Среднесуточная температура поверхности воды в заливах Анапка и Корфа, май - июнь 2001 г.

Количество кислорода в воде в районе нерестилищ не постоянно. Резкое снижение содержания кислорода происходит в период нереста. В воде содержится лишь 5,0-6,0 мл/л, или 30,0%. В период эмбрионального развития количество кислорода более стабильно — 7,0-8,0 мл/л, что соответствует 97,0-105,0% насыщения.

В процессе икреметания сельдь не отдает предпочтение какому-либо определенному представителю макрофитобентоса, и основным субстратом обычно является преобладающий вид растений. Из почти 70 видов водорослей и морских трав в качестве субстрата используется 8 видов, в основном zostера (*Z. marina*) и немногие другие виды (*L. bongardiana*, *L. gurjanovae*, *Alaria marginata*, *Devaleraea microspora*, *Fucus evanescens*). При этом zostера является основным видом субстрата, т.к. этот вид морских трав доминирует на лагунных нерестилищах.

### Глава 3. Репродуктивная биология корфо-карагинской сельди

#### 3.1. Нерестовый запас и его структура

За период изучения корфо-карагинской сельди минимальный уровень её запаса отмечен в 1969 г.—24,0 млн. рыб (или 6,12 тыс. т), а максимальный в 1957 г. - 3,4 млрд. рыб

(755,0 тыс. т). После длительного периода депрессии (1965-1975 гг.) и низкой численности (1976-1992 гг.), за счет созревания высокоурожайного поколения 1993 года рождения нерестовый запас увеличился и в 1998 г. достиг 2,7 млрд. рыб, а наибольшая биомасса отмечена в 1999 г. - 857,0 тыс. т.

Нерестовый запас корфо-карагинской сельди обычно включает 7-8 возрастных групп. В отдельные годы, когда в популяции появляется поколение высокой численности, количество возрастных групп может сокращаться (Качина, 1970). Обычно младшей возрастной группой сельди, участвующей в нересте, являются особи в возрасте 4 года, но иногда на нерестилищах отмечаются зрелые рыбы в возрасте 3 года. Предельный возраст производителей корфо-карагинской сельди - 18 лет.

Корфо-карагинская сельдь относится к третьему типу нерестовых популяций, когда повторно нерестующие рыбы преобладают над пополнением (Качина, 1970). Хотя под влиянием промысла, а также в зависимости от мощности отдельных генераций рекрутов возможно нарушение данной закономерности, и пополнение может преобладать над остатком.

В течение всего периода наблюдений соотношение между рекрутами и повторно нерестующими рыбами варьировало. Однако численное преобладание пополнения отмечено лишь в период депрессии. Характер пополнения нерестового запаса поколениями разной численности также изменялся. Величина пополнения нерестового запаса каждым конкретным поколением определяется его темпом достижения половой зрелости. На четвертом году созревают около 20,0% особей. За всю историю изучения популяции можно выделить ограниченное количество поколений, массовое созревание которых произошло к четырем годам. Более 50,0% особей достигают половой зрелости в пять лет, а, начиная с 6 лет, практически все рыбы становятся половозрелыми (Качина, 1970, 1976, 1981; Науменко, 2001).

### **3.2. Миграция сельди на нерест**

Сельдь одного поколения может откладывать икру в разных районах нерестового ареала. Так, в 1971 г. на нерестилищах северной части залива Корфа появилось поколение, которое позднее, достигнув зрелости, размножалось преимущественно в заливах Уала и Анапка. То, что сельдь корфо-карагинской популяции воспроизводится в северо-западной части Берингова моря связано с близким расположением к районам нереста мест зимовки, которые сформировались в процессе исторического развития (Качина, 1981; Трофимов, 2003). Это вполне согласуется с тем фактом, что с конца 1990-х гг. район зимовки и, вероятно, места преднерестового нагула находились на плато между о. Карагинский и полуостровом Говена, так как этот район ближе к заливу Анапка, чем к другим. К тому же, к

началу нереста только залив Анапка обычно освобождается ото льда, что способствует прогреву прибрежной зоны.

Косяки нерестовой корфо-карагинской сельди движутся навстречу потоку более теплых и менее соленых вод, направление которых в заливах определяет подходы сельди в тот или иной район. Западное направление течений способствует подходу сельди сначала в северную кутовую часть в заливе Анапка и Уала с постепенным смещением в южном направлении вдоль восточных берегов залива. В заливе Корфа западное направление течений способствует началу нереста в б. Гека, а затем в северных гаванях Сибирь и Скобелева.

В годы с восточным типом течений в заливе Анапка нерест первоначально отмечается у м. Валахыл, а затем севернее от этого мыса до р. Ольховаям и на юг до р. Лапарелаям. В заливе Уала восточная направленность потока способствует нересту сельди в северной его части: от р. Анапка до р. Хайанапка.

Численность и возрастной состав производителей сельди также сказывается на характере распределения по нерестилищам. Обычно рыбы старших возрастных групп (8-10 лет) и основного репродуктивного возраста (5-6 лет) подходят на нерест в основные районы воспроизводства, в то время как впервые созревшие особи нерестятся на периферии.

### **3.3. Сроки нереста**

Сроки нереста варьируют по годам. Раннее икротетание в первой декаде мая отмечалось в годы высокой численности нерестового стада (1955-1964 гг.). В период депрессии подходы сельди на нерест сместились на более поздние сроки - третья декада мая. В течение следующих 17 лет, когда нерестовый запас корфо-карагинской сельди находился на довольно низком уровне, начало нереста было приурочено ко второй половине мая. После 1992 г. нерестовый запас сельди начал увеличиваться и появилась тенденция к смещению начала нереста на более ранние сроки - первая декада мая. В 1998 г. численность производителей достигла рекордной величины - 2665,0 млн. рыб, но, вопреки ожиданию, подходы сельди к берегам были поздними - вторая декада мая. В последующие годы, несмотря на снижение численности производителей, размножение начиналось как в первой, так и во второй декадах мая.

### **3.4. Нерест**

Известно, что первыми на нерест приходят рыбы старших возрастных групп, затем основная репродуктивная группа и завершают нерест рекруты (Качина, 1981; Науменко, 2001). Сельдь появляется в районе нерестилищ за сутки, максимум двое, до начала икротетания. Наличие того или иного вида субстрата (морская трава, водоросли) способствует выбору нерестилища. Перед икротетанием сельдь выбирает субстрат, используя в качестве «органа осязания» брюшные и анальный плавники, папиллу и нижнюю

челюсть (Галкина, 1959; Blaxter, Holliday, 1963; Качина, 1981; Stacey, Hourston, 1982). Массовое икротетание может быть инициировано большим количеством молок самцов. При этом высокая концентрация спермы, так называемая «молочная вода» (Hourston et al., 1977), может индуцировать повторное отложение икры на уже обикренный субстрат. Однако повторный нерест отмечается только на отдельных нерестилищах, и в большинстве случаев это происходит, когда значительная часть нерестовых площадей занята льдом

## Глава 4. Эмбриогенез

### 4.1. Продолжительность развития икры и сроки выклева

Процесс эмбриогенеза корфо-карагинской сельди хорошо освещен в многочисленных публикациях. Продолжительность эмбрионального развития икры корфо-карагинской сельди значительно варьирует в межгодовом плане и зависит от температура воды на нерестилищах, плотности кладок икры и численности производителей (Качина, 1981; Науменко, 2001).

При оптимальных значениях температуры воды (3-8°C), в зависимости от типа и локализации нерестилища, эмбриональное развитие длится 11-30 суток, с повышением температуры - инкубационный период сокращается до 8 суток (рис. 3). С температурным режимом на нерестилищах связано влияние численности производителей на сроки инкубации икры, которое проявляется опосредовано, через дату начала нереста. Ранний нерест (при низкой температуре) характерен для родительского стада высокой численности, при снижении нерестового запаса дата начала нереста смещается на более позднее время, когда температура воды выше оптимума.

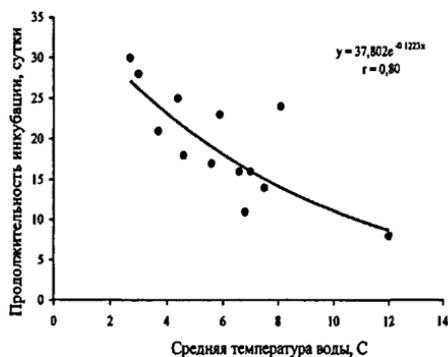


Рис. 3. Связь продолжительности развития икры корфо-карагинской сельди с температурой воды в период с 1986 по 2004 гг.

В последние годы (2000-2004 гг.) плотность кладок икры корфо-карагинской сельди варьирует в пределах 0,254-0,886 млн. икринок/м<sup>2</sup>. Эта величина значительно ниже максимума (9 млн. икринок/м<sup>2</sup>), который отмечался в конце 50-х гг. При таких значениях фактор плотности практически не сказывается на продолжительности развития икры. Тем не

менее, при формировании многослойных кладок икры задержка выклева личинок может составлять от 1 до 5 суток даже при повышенной температуре воды.

Большая площадь мелководной зоны в заливах Уала и Анапка способствуют ускоренному темпу эмбрионального развития по сравнению с другими районами нереста (таблица). В основном это достигается за счет развития икры на нерестилищах лагунного типа, где температура воды выше. Продолжительность инкубации на них составляет в среднем 18-19 суток для заливов Анапка и Уала, и около 22 суток для залива Корфа.

Таблица. Продолжительность периода эмбрионального развития икры корфо-карагинской сельди на нерестилищах различных типов.

Район, тип нерестилищ	Средняя температура воды, °С	Продолжительность инкубационного периода, сутки	Сумма градусодней тепла
Залив Анапка, лагунное	5,8	18,7	109
Залив Анапка, береговое закрытое	3,6	27,7	100
Залив Уала, лагунное	5,6	19,3	108
Залив Уала, береговое закрытое	3,2	30,6	98
Залив Корфа, лагунное	4,7	22,1	105
Залив Корфа, береговое открытое	3,3	29,8	98

#### 4.2. Элиминация икры сельди в процессе инкубации

Элиминация икры сельди в течение эмбриогенеза происходит в результате нарушений физиологических процессов, вызванных воздействием условий среды (изменения температуры, солености, содержания в воде кислорода и т.д.), видом субстрата и от механического воздействия. Мертвая икра (неоплодотворенная и погибшая от физиологических нарушений) представляет собой белые непрозрачные икринки, которые остаются на субстрате практически до конца инкубационного периода и поддаются учету.

Еще одна причина гибели икры сельди это её потеря в процессе инкубации под влиянием хищничества, ветрового и волнового воздействия. Влияние этих факторов приводит не только к гибели икры, но и к уменьшению её количества в кладках и в целом на нерестилищах. Фактически под влиянием этих причин на нерестилищах происходит ежедневное снижение плотности обывкрения.

Анализ воздействия какого-либо одного фактора на формирование смертности весьма затруднителен, особенно если учитывать что его значение может существенно меняться от сочетания с другими. Бесспорно, что уровень смертности эмбрионов в процессе развития определяется совокупностью действия всех причин способных определять уровень

смертности её эмбрионов. Для корфо-карагинской сельди из всего многообразия выделяются две группы факторов, различающиеся как по силе влияния, так и по степени взаимодействия друг с другом (рис. 4). К первой группе, оказывающей непосредственно прямое воздействие на развивающийся эмбрион можно отнести аномалии температуры воды, плотность обькрения, соленость, содержание кислорода, вид субстрата, волновое воздействие и хищничество. При этом температура воды ( $r = 0,627$ ;  $P > 0,05$ ) и плотность обькрения, особенно на лагунных нерестилищах ( $r = 0,98$ ;  $P > 0,05$ ), а также хищничество и волновое воздействие являются наиболее значимыми. Факторы, чьё влияние на икру выражено менее, или опосредовано, составляют вторую группу. К ним относятся численность производителей, дата начала икротетания, площадь нереста, приливы и отливы.

Роль того или иного фактора в формировании смертности икры в процессе эмбриогенеза изменяется, и определяется как его взаимодействием с другими причинами, так и типом нерестилища и его местоположением. Так, влияние температуры воды выше на нерестилищах лагунного типа, расположенных на участках, где перепады уровня воды значительны. В то же время, если в период отлива нерестилище остается покрытое водой, или в районе его расположения находится река, присутствуют льды, то термический режим более стабилен и роль температуры снижается. С другой стороны, при

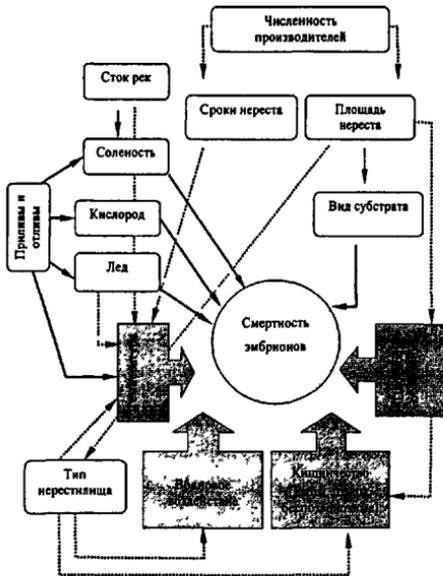


Рис. 4. Блок-схема влияния факторов определяющих смертность икры корфо-карагинской сельди в процессе эмбриогенеза (толщина линии соответствует силе влияния)

отливах лед оседает на дно и повреждает икру. Если нерестилища лагунного типа обычно защищены от волнового влияния, то на нерестилищах берегового типа волнение может быть одной из причин гибели икры, как при полной воде, так

и при отливе. Температура воды на таких нерестилищах не оказывает существенного влияния на элиминацию эмбрионов сельди.

Основными потребителями икры сельди являются звездчатая камбала (*Platichthys stellatus*), навага (*Eleginus gracilis*), тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus*) и морская чернеть (*Aythya marila mariloides*). Потребление икры этими видами различно, но в среднем, за сутки каждая особь звездчатой камбалы выедает до 7,5 тыс. икринок, наваги до 3,9 тыс. икринок. Суточный рацион одной чайки в среднем составляет 47,5 тыс. икринок, а морской чернети - 907 икринок. Помимо рыб и птиц, икру сельди поедают и другие хищники: изоподы (*Idotea sp*), раки-отшельники (*Pagurus middendorffi*) и мелкие брюхоногие моллюски (*Littorina sitchana*).

Уровень хищничества в значительной степени определяется типом нерестилища. На нерестилищах лагунного типа икра сельди становится доступной различным хищникам в течение всего периода развития эмбрионов. В то же время на нерестилищах берегового типа выедание икры основным хищником — птицами возможно только в ограниченный период. Высокая плотность икры на лагунных нерестилищах привлекает большее количество хищников по сравнению с береговыми.

Численность производителей - это тот фактор, чьё влияние на выживание икры происходит опосредовано. Увеличение нерестового запаса приводит к изменению сроков начала размножения. Нерест начинается рано (в первой декаде мая), часто икра выметывается при низкой температуре воды, что вызывает высокую смертность эмбрионов. В периоды, когда численность репродуктивной части стада находится на низком уровне, нерест начинается позже (конец мая, начало июня), когда температура воды выходит за рамки оптимума, что также не способствует выживанию развивающейся икры. Увеличение численности производителей приводит к расширению нерестовых площадей. В процесс воспроизводства включаются новые нерестилища, в том числе и те, на которых развитие эмбрионов происходит в неблагоприятных условиях (береговые открытые нерестилища). Фактически рост численности производителей сельди через расширение площади нереста может влиять на выбор типа нерестилища.

Таким образом, для корфо-карагинской сельди, также как и для других сельдей, выживаемость эмбрионов на нерестилищах и, в конечном итоге, эффективность нереста определяется совокупностью всех факторов.

## **Глава 5. Условия, определяющие эффективность нереста**

Количество отложенной сельдью икры изменяется в течение инкубационного периода и зависит от типа нерестилища. К его завершению на лагунном нерестилище погибает в

среднем 52,6%, а на нерестилище берегового закрытого типа - 71,3% отложенной икры. Для обоих типов нерестилищ убыль икры хорошо описывается уравнением экспоненциальной функции:

$$N_t = 876,8e^{-0,0871d} \quad \text{для нерестилища лагунного типа;}$$

$$N_t = 678,09e^{-0,1302d} \quad \text{для берегового нерестилища открытого типа (рис. 5).}$$

Это уравнение позволяет получить оценку первоначального количества выметанной икры на основе данных икорных съёмов выполненных через определенный промежуток времени, что повысит точность оценки нерестового запаса сельди. Учитывая величину смертности эмбрионов в течение инкубации, использование этих уравнений дает возможность оценить количество икры, из которой могут выклюнуться личинки.

Несмотря на некоторые различия в темпе убыли икры для этих двух типов нерестилищ, снижение количества развивающихся эмбрионов имеет сходный характер (рис. 5). Следовательно, одинаковая тенденция смертности икры ежегодно отмечается на всех типах нерестилищ корфо-карагинской сельди независимо от района воспроизводства.

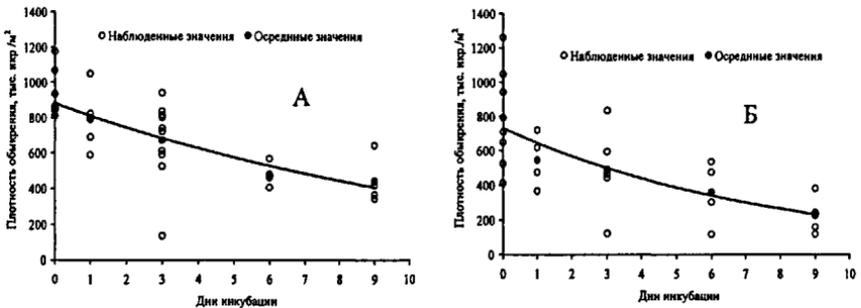


Рис. 5. Убыль икры корфо-карагинской сельди в период инкубации на различных типах нерестилищ. А - лагунное, Б - береговое закрытое

Вклад того или иного фактора в величину убыли икры сельди различен и изменяется в течение инкубационного периода. Из всего многообразия причин, пожалуй, только хищничество поддается конкретной оценке. Из всех хищников: птиц, рыб и беспозвоночных, наибольшее влияние оказывают первые (Бонк, 2000,2003; Bonk. 2003; Haegele, 1993; Outram, 1958; Palsson, 1984; Schweigert, Haegele, 2001). Они самые мобильные и способны реагировать на снижение плотности обьекрена на отдельных нерестилищах, перемещаясь с одного на другое (Outram, 1958; Palsson, 1984; Schweigert, Haegele, 2001). Несмотря на то, что

плотность кладок икры на нерестилищах обоих типов в течение всего периода развития остается достаточно высокой, но её доступность для птиц, в основном чаек, различна. Так, на нерестилищах лагунного типа практически в течение всего эмбрионального периода наблюдается наибольшее количество кормящихся птиц благодаря доступности икры. Повышение численности птиц, выедающих икру на нерестилищах берегового открытого типа, обычно происходит при сизигии. Поскольку численность тихоокеанской чайки, постоянно обитающей в заливах Анапка и Уала ограничена, то при появлении еще одного района с доступной для них икрой птицы при сизигийном отливе с лагунного нерестилища мигрируют на береговое.

Убыль икры от выедания в процессе инкубации определяется суммарной численностью всех возможных хищников и их пищевой потребностью. Она варьирует во времени и зависит от типа нерестилищ (рис. 6). Хищничество имеет большое значение в убыли икры на нерестилищах лагунного типа, где его доля, в последние 6-9 суток, составляет 83,7% и 91,4% соответственно. На нерестилищах берегового закрытого типа роль хищников до наступления сизигийного отлива незначительна. Убыль по этой причине около 8% в первые сутки, и изменяется от 45,9 до 51,4% в последующие дни, достигая максимума - 94% в сизигию. Основной причиной смертности икры на нерестилищах берегового типа, является волновая деятельность, особенно в первые дни. В результате шторма может погибнуть 92,2% икры, особенно если в качестве субстрата сельдь использовала мертвую зостеру. В среднем доля гибели икры от выедания в её суммарной потере на нерестилищах лагунного типа достигает 86,8%, а на нерестилищах берегового закрытого типа лишь 49,8%. Потери развивающихся эмбрионов сельди от иных причин, в основном от волнового воздействия составляют, соответственно, 13,2% и 50,2%.

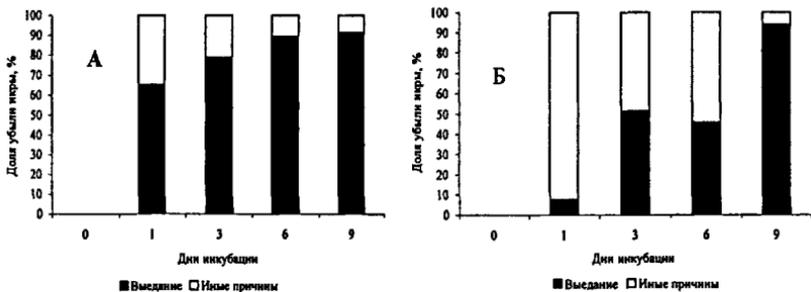


Рис. 6. Структура убыли икры корфо-карагинской сельди на нерестилищах различного типа. А - лагунные, Б - береговые закрытые

Спустя несколько часов после оплодотворения доля погибшей икры на различных нерестилищах колеблется незначительно от 2,1 до 3,7%. Однако темп элиминации

Спустя несколько часов после оплодотворения доля погибшей икры на различных нерестилищах колеблется незначительно от 2,1 до 3,7%. Однако темп элиминации зародышей для каждого типа не одинаков (рис. 7). Так, на лагунном нерестилище увеличение доли погибших икринок происходит значительно быстрее, причем темп увеличения количество мертвых икринок в кладках продолжает сохраняться в течение всего инкубационного периода. В целом, за девять суток развития икры элиминация эмбрионов на нем достигает 35,8%. Для нерестилищ берегового закрытого типа она составляет 22,6%. Процесс элиминации на этом нерестилище в первые дни сходен с таковым на лагунном нерестилище, но в дальнейшем увеличение смертности происходит медленнее.

Высокий уровень смертности икры на нерестилищах лагунного типа обусловлен регулярным обсыханием обычного субстрата при отливах, что приводит к резкому изменению условий развития икры. Так, температура воды при отливах повышается с 2,6 до 7,9°C, достигая иногда 11 °С. Таким образом, повышение температуры, обезвоживание кладок, а также их заиливание приводит к высокому уровню смертности икры в ходе эмбриогенеза.

Несколько иная картина формирования смертности эмбрионов на нерестилище берегового закрытого типа. Здесь негативное воздействие температуры сказывается только в период сизигии, когда кладки икры обсыхают полностью. В основном гибель развивающихся эмбрионов происходит в результате механического воздействия. При отливах, когда уровень вод незначителен, даже небольшое волнение заставляет субстрат с икрой касаться дна, что неминуемо приводит к механическим повреждениям икринок и заиливанию кладок.

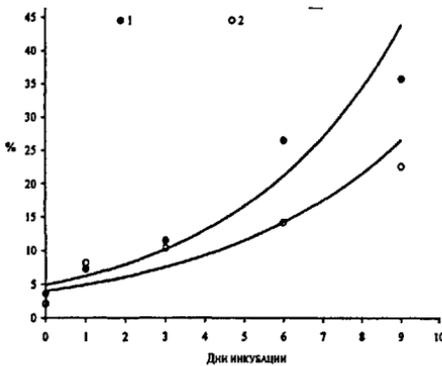


Рис. 7. Темп элиминации икры корфо-карагинской сельди в период инкубации, 1 - нерестилища лагунного типа, 2 - нерестилища берегового закрытого типа

Убыль икры в результате хищничества, волнового воздействия, а также её гибель в процессе инкубации из-за её нежизнеспособности под влиянием температуры, механического повреждения и т.д., являются компонентами общей смертности эмбрионов.

Величина убыли икры и её структура различается в зависимости от типа нерестилищ. Хищничество является основной причиной потери икры в процессе инкубации на нерестилищах лагунного типа, в то время как на береговых закрытых нерестилищах — волновая деятельность. Увеличение количества погибших икринок из-за физиологических нарушений вызывают температурный шок, обсыхание и гипоксия. Эти факторы являются основными причинами, приводящими к элиминации эмбрионов сельди на нерестилищах лагунного типа. Для икры, развитие которой происходит на береговом закрытом нерестилище, основной причиной смертности икры является её повреждение из-за волнового или механического воздействия.

Поскольку икра, которая теряется в течение инкубационного периода, погибнет, так же как и нежизнеспособные эмбрионы, то увеличение количества потерянной икры приводит к увеличению общей смертности в конце инкубационного периода. В свою очередь, снижение количества живой икры в течение эмбриогенеза будет иметь такой же характер, как и потеря икры, и может быть описано уравнением экспоненциальной функции.

Оценка эффективности нереста на том или ином типе нерестилищ, выполненная с учетом обоих компонентов смертности, показала, что выживаемость икры лучше на лагунном нерестилище. До момента выклева личинок здесь может дожить почти 27 % эмбрионов, тогда как на береговом закрытом нерестилище лишь чуть больше 12 %.

## **Основные выводы**

1. Современная область размножения корфо-карагинской сельди сложилась во второй половине 1970-х годов, и основным районом нереста сейчас являются заливы Анапка и Уала, причем ежегодно используется не все нерестилища. Вклад нерестилищ залива Корфа в воспроизводство сельди меньше. Из трех типов нерестилищ - лагунное, береговое закрытое, береговое открытое, сельдь преимущественно использует первые два. Нерестилища берегового открытого типа сельдь осваивает лишь в годы высокой численности.

Сроки нереста сельди варьируют по годам в зависимости от численности производителей, их биологических показателей, а также условий в прибрежных водах в мае.

2. В последние годы нерестилища лагунного типа занимают от 66 до 99% охваченной икретанием площади. Они характеризуются преобладанием мягких грунтов, заросших морскими травами (*Zostera marina* и *Z. nana*); у нижней границы литоральной зоны развит пояс ламинариевых водорослей (в основном *Laminaria gurjanovae*). Для них характерны резкие изменения температуры (от 0,98 до 21 °C), и колебания уровня воды, особенно в период сизигии.

На долю береговых закрытых нерестилищ приходится от 1,4 до 20% всей занятой нерестом площади. Их фитоценозы разнообразны по видовому составу - более 60 видов водорослей, но зостера также является преобладающим видом. Термический режим стабилен и изменяется в пределах 4-5,5°C, что обеспечивается влиянием речного стока и пониженного теплосодержания морских вод. Нерестилища подвержены значительному воздействию волн из-за нагонных ветров и штормовой деятельности.

3. В нерестовой части стада корфо-карагинской сельди повторно нерестующие рыбы преобладают над пополнением. Под влиянием промысла в некоторых случаях эта закономерность нарушается, что отмечалось в годы депрессии. Около 20% сельди впервые созревает в 4 года, а с 6 лет практически все особи становятся половозрелыми.

Численность поколений сельди влияет на распределение рыб по нерестилищам; особи старших возрастных групп (8-10 лет), основного репродуктивного возраста (5-6 лет) занимают для икрометания основные районы, а впервые созревшие особи нерестятся на периферии.

4. В районе нерестилищ сельдь появляется за сутки, максимум двое, до начала икрометания. Первыми на нерест приходят рыб старших возрастов, затем основная репродуктивная группа и завершают ход рекруты. Повторный нерест отмечается только на отдельных нерестилищах, в основном, когда значительная часть нерестовых площадей закрыта льдом.

Продолжительность развития икры зависит от типа нерестилища и его расположения. Ускоренный темп развития характерен для нерестилищ лагунного типа в заливах Уала и Анапка — 18-19 суток; на других (нерестилища берегового типа) развитие может продолжаться до 30 суток.

5. В процессе развития происходит высокая элиминация икры, обусловленная внутренними и внешними факторами. Погибшая икра остается в кладках в виде белых непрозрачных икринок. Причиной этой гибели икры на нерестилищах является температура ( $\gamma = 0,627$ ;  $P > 0,05$ ) и плотность обькрения, особенно на лагунных нерестилищах —  $\gamma = 0,98$  ( $P > 0,05$ ). Кроме того, убыль икры происходит в результате хищничества, а также ветрового или волнового воздействия.

6. Значение того или иного фактора в величине убыли икры в течение инкубационного периода на разных типах нерестилищ не одинаково. На лагунных нерестилищах основной причиной является хищничество, доля которого составляет от 83,7 до 91,4% общей убыли икры; на нерестилищах берегового типа оно ниже — от 8 до 51,4%. На последних основной причиной смертности является волновая деятельность, от которой убыль составляет в среднем 50,2% против 13,2% на лагунных нерестилищах.

Основными потребителями икры корфо-карагинской сельди являются птицы — тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus*) и рыбы — звездчатая камбала (*Platichthys stellatus*).

7. Убыль икры на нерестилищах хорошо описывается экспоненциальным уравнением, коэффициенты которого зависят от типа нерестилищ. Использование этого уравнения позволяет получить оценку первоначального количества отложенной икры на основе данных икорных съёмок, а учитывая величину смертности эмбрионов в течение инкубации, использование этих уравнений дает возможность оценить количество икры, из которой могут выклюнуться личинки.

#### СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Науменко Н.И., Бонк А.А., Трофимов И.К.. Влияние условий окружающей среды, плотности кладок икры и вида субстрата на воспроизводство корфо-карагинской сельди // Тез. докл. Всес. конф «Рацион, использ. биоресурсов Тихого океана». - Владивосток: ТИНРО, 1991.-С. 120-121.

2. Науменко Н.И., Бонк А.А., Коробкова Д.В.. Применение искусственных нерестилищ для задержки выклева личинок корфо-карагинской сельди // Тез. докл. Всерос. конф. «Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел)». - Астрахань: Изд-во КаспНИИРХ, 1994. - С. 493-495.

3. Балыкин П.А., Балыкина Н.В., Бонк А.А.. Распределение и рост молоди сельди и минтая в первые месяцы жизни // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа.- Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 1991. - Вып. 1, ч.1. - С. 23-24.

4. Бонк А.А., Науменко Н.И.. Выживание икры корфо-карагинской сельди на искусственных нерестилищах // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. - Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 1995. - Вып. Ш. - С. 23-24.

5. Бонк А.А., Науменко Н.И.. Изменение биологических показателей корфо-карагинской сельди в зависимости от уровня нерестового стада // Тез. докл. «Первый конгресс ихтиологов». (Астрахань, сентябрь 1997 г.). - М.: Изд-во ВНИРО, 1997. - С. 59.

6. Науменко Н.И., Бонк А.А. Корфо-карагинская сельдь (запасы и промысел) // Рыбн. хоз-во. - 1999. - № 1. - С. 27-28.

7. Бонк А.А., Науменко Н.И.. О размножении корфо-карагинской сельди в 1998 г. // Тез. докл. Обл. научн.-практич. конф. «Проблемы охраны и рационального использования

биоресурсов Камчатки». - Петропавловск-Камчатский: Изд-во Госкомкамчатэкология, 1999. - С. 47.

8. Науменко Н.И., Бонк А.А. О целесообразности ограниченного промысла нерестовой корфо-карагинской сельди // Тез. докл. Обл. науч.-практ. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки». - Петропавловск-Камчатский: Изд-во Госкомкамчатэкология, 1999. - С. 75-76

9. Науменко Н.И., Бонк А.А. Промысел нерестовой сельди западной части Берингова моря // Научно-технический симпозиум «Современные средства воспроизводства и использование водных биоресурсов». - С-Пб.: Изд-во Гишпрорыбфлот, 2000. - Т. 1. - С. 58-59.

10. Бонк А.Л. Особенности осенне-зимнего распределения сельди в западной части Берингова моря в условиях подъема численности // Тез. докл. 2-й научно-практической конференции "Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки". - Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатрыбвод, 2000. - С.34-35.

11. Науменко Н.И., Бонк А.А. О промысле нерестовой корфо-карагинской сельди. // Тез. междуна. науч.-практ. конф. «Прибрежное рыболовство XXI век». - Южно-Сахалинск: Сахалинское книжное издательство, 2001. - С. 76-77.

12. Трофимов ИХ, Бонк А.А, Василец П.М.. Особенности нереста сельди у берегов западной Камчатки и рекомендации для её контрольного лова ставными неводами // Тез. междуна. науч. - практ. конф. «Прибрежное рыболовство XXI век». - Южно-Сахалинск: Сахалинское книжное издательство, 2001. - С. 147-148.

13. Науменко Н.И., Бонк А.А. О промысле нерестовой корфо-карагинской сельди // Рыбн. хоз-во. - 2002. - № 5. - С. 27-28.

14. Бонк А.А. Некоторые данные об убыли икры корфо-карагинской сельди в период инкубации // Тез. докл. 2-й Междуна. науч. конф. «Рыбохозяйственные исследования Мирового океана». - Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 2002. - С. 121-123.

15. Бонк А.А., Золотое А.О. Распределение корфо-карагинской сельди в период нагула в 1997-2001 гг. // Тез. докл. 3-й науч. - практ. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». - Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 2002. - С. 203-204.

16. Бонк А.А., Золотое А.О. К вопросу о рациональном использовании ресурсов сельди западной части Берингова моря (корфо-карагинская популяция) // Тез. докл. науч.-практ. конф. «Водные биоресурсы России: решение проблем их изучения и использования». - М.: Изд-во ВНИРО., 2003. - С. 34-35.

17. Бонк АА, Попов СБ.. Некоторые данные о локализации нерестилищ и предзимовальных скоплений сельди *Clupea pallasii* в Наваринском районе Берингова моря //

«Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». - Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 2003. - С. 201-203.

19. Ключкова Н.Г., Бонк А.А., Ключкова Т.А. Макрофитобентос районов воспроизводства корфо-карагинской сельди и значение отдельных видов растений и в ей размножении // Докл. IV научной конференции «Сохраняете биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». - Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс, 2004. - С. 57-70.

20. Naumenko NI, Bonk D. A. Condition of reproduction of Western Bering Sea herring // «Herring 2000». 1st Symp. on Expectation for a New Millennium: Abstracts. Alaska Sea Grant College Prog. - Univ. of Alaska Fairbanks, 2000. - p. 65.

21. Bonk A. A.. The peculiarities of the autumn-winter distribution of the Pacific herring caused by stock abundance increase // PICES. - Victoria, B.C., Canada, 2001. - P. 166.

22. Bonk A. A., Dubinina A. Yu. Spawning Grounds Location Influence Upon the Duration of Embryonic Development of Herring Egg of the Western Bering Sea // PICES. - Seoul, 2003. - P. 129.

23. Bonk A. A. Consumption of herring egg of predators in the Western Bering Sea // PICES.-Seoul, 2003.-P. 129

Александр Анатольевич БОНК

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ БИОТИЧЕСКИХ И АБИОТИЧЕСКИХ  
ФАКТОРОВ НА ВЫЖИВАНИЕ КОРФО-КАРАГИНСКОЙ СЕЛЬДИ  
В ПЕРИОД РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА

АВТОРЕФЕРАТ

Подписано к печати 5 ноября 2004 г.

Заказ от 10 ноября 2004 г.

Издательство КамчатНИРО,

683000, Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18

Объем 24 стр. А5

Тираж 140 экз.