

УДК 597–131

А.А.Бонк

(КамчатНИРО, г. Петропавловск-Камчатский)

**ЭЛИМИНАЦИЯ ИКРЫ КОРФО-КАРАГИНСКОЙ СЕЛЬДИ  
(*CLUPEA PALLASII*) В ПРОЦЕССЕ ИНКУБАЦИИ**

Потери икры на нерестилищах происходят под воздействием различных причин. Среди наиболее значимых можно выделить выедание развивающихся эмбрионов сельди различными группами животных (беспозвоночными, рыбами и птицами) и волновое воздействие. Первый фактор имеет большое значение на нерестилищах лагунного типа, где основным потребителем икры является тихоокеанская чайка. На нерестилищах берегового закрытого типа основной причиной потери развивающихся эмбрионов сельди является волновая деятельность. В результате работ, выполненных в 2000–2004 гг., было выяснено, что на нерестилищах корфо-карагинской сельди в процессе инкубации наблюдается уменьшение количества отложенной икры, которое хорошо описывается уравнениями экспоненциальной функции. Использование этого уравнения позволяет получить оценку реального количества отложенной икры на основе данных икорных съёмок и дает возможность оценить количество икры, из которой могут выклюнуться личинки.

**Bonk A.A.** Egg elimination of the Korf-Karaginsky herring during incubation period // Izv. TINRO. — 2005. — Vol. 143. — P. 21–34.

Reduction in number of eggs during the process of incubation is investigated on the data obtained at spawning grounds of the Korf-Karaginsky herring in 2000–2004. The process of elimination is well described by exponential function. Using this function, a real number of the spawned eggs could be estimated on the data of eggs catches; also a number of larvae could be calculated on the base of the eggs number.

The main reasons of the eggs losses are grazing and injury by waves. The first factor is more important in spawning grounds of lagoon type, where seagulls are the principal eggs consumers. Waves are more dangerous for the developing embryos in near-shore spawning grounds.

Общепризнанно, что формирование урожайности поколений происходит в период раннего онтогенеза (Бердичевский и др., 1985). В то же время нельзя выделить какой-либо один период в развитии рыб или лимитирующий фактор (Дехник и др., 1985), которые будут иметь решающее влияние на величину генерации, тем более что роль отдельных факторов может изменяться при их взаимодействии друг с другом. При этом, как отмечает Л.А.Душкина (1988), урожайность поколения будет определяться их совокупным влиянием. Не является исключением в этом отношении и корфо-карагинская популяция тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*. Ранее исследовалось влияние температуры, плотности обыврения, вида субстрата и района нереста на смертность икры и предличинок сельди (Науменко и др., 1991, 1994; Бонк, Науменко, 1995; Науменко, 1995, 2001). Выживание личинок сельди достаточно полно освещено в работах В.В.Максименкова (1982, 1984, 1985; и др.). Однако в перечисленных публикациях не зат-

рагивался такой немаловажный аспект, определяющий выживание икры сельди на нерестилищах, как потери её от выедания различными позвоночными и беспозвоночными животными, а также под влиянием иных причин (например, опадание икры с субстрата). Суммарная оценка убыли икры с учетом всех факторов среды может иметь важное практическое значение.

Нерестовый запас корфо-карагинской сельди, как и других тихоокеанских популяций этого вида, рассчитывается исходя из оценки количества учтенной на нерестилищах икры (Качина, 1981; Haegele et al., 1981; Rooper et al., 1999; Науменко, 2001). Для этого проводится учетная икорная съёмка, выполняемая вскоре после массового нереста. Обычно между датами окончания размножения и проведения икорной съёмки проходит от нескольких до 10 дней. В течение этого периода происходит убыль развивающейся икры сельди под воздействием абиотических и биотических факторов. В этом случае определение нерестового запаса базируется на оценках количества учтенной икры, которые не отражают истинной картины. Благодаря же реальным оценкам убыли появляется возможность выхода на достоверные оценки нерестового запаса, повышающие обоснованность и достоверность прогноза ОДУ.

Материалами послужили результаты наблюдений на нерестилищах корфо-карагинской сельди в 2000–2004 гг. Для определения плотности кладок и количества отложенной икры по окончании массового нереста в первый сизигийный отлив выполнялась икорная съёмка. Каждая проба представляла собой обыкренный субстрат, собранный с участка размером 20 x 20 см (0,04 м<sup>2</sup>). Всего за рассматриваемый период собрано 432 пробы. В лабораторных условиях производилось определение общего количества икры в каждой пробе, а также подсчет количества погибших эмбрионов. Смертность икры оценивалась по количеству побелевших икринок в пробе, независимо от стадии развития. Выедание икры различными животными определялось в заливах Уала и Анапка. В этих районах после завершения массового нереста сельди выполнялся лов рыб закидным неводом для определения видового состава и численности хищников. На обсыхаемых в отлив участках нерестилищ подсчитывалось количество птиц, определялась их видовая принадлежность. Данные о видовом составе и численности беспозвоночных получены автором при камеральной обработке икорных проб. С целью оценки масштабов потребленной птицами и рыбами икры в лабораторных условиях определялся состав пищевого комка в желудке, в частности количество икры. Всего анализу подвергнуто 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, м<sup>2</sup>;  $n$  — среднее количество хищников, шт.;  $n_1$  — среднее количество икринок в одном желудке, шт.;  $t$  — продолжительность периода выедания, сут;  $S_1$  — площадь облова неводом, м<sup>2</sup>.

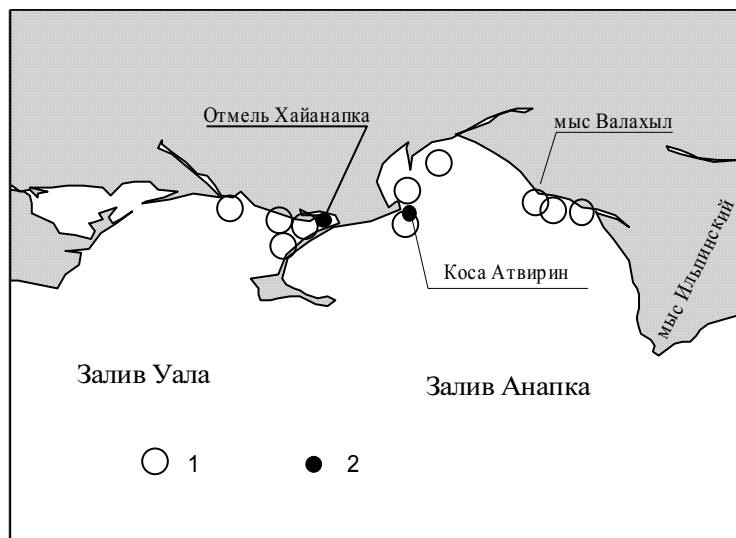
Количество икры, потребленное птицами, также оценивалось по формуле Чурикова, но без учета площади. Потребление икры сельди беспозвоночными организмами рассчитывалось с использованием литературных данных об их рационе (Palsson, 1984; Haegele, Schweigert, 1991).

Определение величины потерь икры в процессе инкубации, её структуры и роли различных факторов, влияющих на этот процесс, производилось на основе обработки проб обыкренного субстрата (всего 56 проб), собранных в 2004 г. на нерестилищах двух типов: лагунном, расположенном на отмели у р. Хайанапка в

зал. Уала, и береговом закрытом, расположенном у косы Атвирин в зал. Анапка (рис. 1). Нерест сельди на этих нерестилищах происходил 11 мая в течение нескольких часов. После окончания икрометания с нерестилищ были взяты пробы обикренного субстрата. Затем, спустя сутки, в каждом районе с того же места были собраны повторные пробы. Далее сбор обикренного субстрата с этих же мест был осуществлен через двое, а затем трое суток. В целом наблюдения проводились в течение 9 сут.

Рис. 1. Районы нереста корфо-карагинской сельди (1) и места наблюдений за убылью икры в 2004 г. (2)

Fig. 1. Spawning area of Korf-Karaginsky herring (1) and observation for egg losses in 2004 (2)



Нерестилище лагунного типа, расположенное на отмели у устья р. Хайанапка (зал. Уала), характеризуется преобладанием мягких грунтов, представленных мелкозернистыми донными осадками (песками, алевролитами, пелитами), малопригодными для обитания большинства видов водорослей. Поэтому для таких участков типичны заросли морских трав (*Zostera marina* и *Z. nana*), относящихся к взморниковым и имеющих хорошо развитую корневую систему (Клочкова, Бонк, 2003; Клочкова и др., 2004). Максимальный уровень воды — 1,0–1,5 м. При ежедневных отливах обсыхает примерно 60 % отмели, а при сизигии — практически полностью. В ясные солнечные дни температура воды, особенно при отливах, резко повышается. Так, в период наблюдений (2004 г.) температура изменялась в пределах от 2,6 до 7,9 °С, а в отдельные дни достигала 11,0 °С. Влияние волнового воздействия незначительно, поскольку лагуна, образованная устьем р. Хайанапка, глубоко вдается в сушу, что защищает отмель от большинства ветров. Продолжительность развития икры на отмели Хайанапка — 14 сут.

Нерестилище, расположенное с мористой стороны косы Атвирин (зал. Анапка), является береговым закрытым. В этом районе грунт состоит из мелкой гальки, песка. На отдельных участках отмечаются ил и крупные валуны. Все это способствует формированию разнообразного фитоценоза. Основным видом субстрата также является zostera (в основном *Z. marina*), но среди её зарослей встречаются неородомелла *Neorhodomela larix*, девалерия *Devaleraea microspora*, а также некоторые виды ламинарии (*Laminaria bongardiana*, *L. gurjanovae*). Глубины при полной воде такие же, как и у устья р. Хайанапка. При ежедневных отливах минимальный уровень составляет 0,1–0,2 м. Полностью нерестилище обсыхает только при сизигии. Температура поверхности воды в основном определяется материковым стоком, приливно-отливными течениями, а при отливах — солнечной инсоляцией. В период исследований колебания температуры поверхности воды составляли от 0,98 до 4,0 °С, резкое её увеличение отмечено в сизигийный отлив (10,0 °С). Данный район подвержен активному волновому воздействию, поскольку не защищен от ветров южного и юго-восточного направления, что

приводит к выбросам обькренного субстрата в зону прибоа. На нерестилище у косы Атвирин личинки появились спустя 16 сут.

По результатам обработки первой серии проб, собранных в день нереста, плотность выметанной икры у р. Хайанапка варьировала от 811,2 до 1175,7 тыс. шт./м<sup>2</sup>, составляя в среднем 934,7 тыс. шт./м<sup>2</sup>. У косы Атвирин было отложено от 413,9 до 1263,0 тыс. шт./м<sup>2</sup>, в среднем 793,3 тыс. шт./м<sup>2</sup>. Спустя 9 сут после начала наблюдений плотность обькрения оказалась меньше первоначальной. У р. Хайанапка этот показатель колебался от 345,1 до 642,1 тыс. шт./м<sup>2</sup>, в среднем 443,2 тыс. шт./м<sup>2</sup>. На нерестилище у косы Атвирин плотность икры изменялась в пределах 119,5–381,9 тыс. шт./м<sup>2</sup>, в среднем 228,1 тыс. шт./м<sup>2</sup>. Таким образом, в процессе развития количество икры сельди снизилось практически в 2,0 раза на отмели Хайанапка и в 3,5 раза — у косы Атвирин (табл. 1, рис. 2).

Таблица 1  
Изменение количества икры корфо-карагинской сельди в течение инкубации в 2004 г.  
Table 1  
Dynamics of egg number of Korf-Karaginsky herring for incubation period in 2004

Дата	Отмель Хайанапка (лагунное нерестилище)			Коса Атвирин (береговое закрытое нерестилище)		
	Кол-во проб, шт.	Плотность икры, тыс. шт./м <sup>2</sup>	Потеря икры, %	Кол-во проб, шт.	Плотность икры, тыс. шт./м <sup>2</sup>	Потеря икры, %
11 мая	6	934,7 (811,3–1175,7)	0	7	793,3 (413,9–1263,0)	0
12 мая	5	790,3 (588,5–1050,5)	15,4	4	545,8 (367,4–721,1)	31,2
14 мая	10	693,5 (353,6–940,7)	25,8	5	492,9 (124,0–835,9)	37,9
17 мая	4	479,0 (406,8–567,0)	48,7	6	358,9 (117,8–536,6)	54,8
20 мая	4	443,2 (345,1–642,1)	52,6	5	228,1 (119,5–381,9)	71,2

Уменьшение количества икры на нерестилищах в течение инкубационного периода происходит неравномерно (рис. 3). Спустя сутки после нереста плотность обькрения у р. Хайанапка снизилась на 15,4 %, а за этот же период у косы Атвирин — на 31,2 % (табл. 1). В последующие дни гибель эмбрионов также продолжалась, но несколько меньшими темпами. Так, на третьи сутки плотность икры на отмели Хайанапка в среднем составляла 693,5 тыс. шт./м<sup>2</sup>. Относительно первоначальной величины количество икры снизилось на 25,8 %, что составляет примерно по 6,0 % в сутки. На нерестилище у косы Атвирин потери икры были около 3,4 % в сутки, но в целом достигли 37,9 %. В течение следующих трех суток наблюдался рост убыли развивающихся эмбрионов. На шестые сутки после нереста средняя плотность обькрения уменьшилась еще на 214,5 тыс. икринок в зал. Уала и на 134,0 тыс. икринок в зал. Анапка. К этому периоду общая потеря икры от первоначальных величин составляла практически 49 % в первом случае и 55 % во втором. К концу наблюдений (девятые сутки) убыль икры на нерестилище у р. Хайанапка достигла 52,6 %, а у косы Атвирин — 71,2 %.

Несмотря на некоторые различия, на этих двух нерестилищах наблюдается сходный характер снижения количества выметанной икры, и в целом можно предполагать, что подобная тенденция потери икры отмечается на всех типах нерестилищ корфо-карагинской сельди независимо от района воспроизводства. При этом снижение количества развивающихся эмбрионов на нерестилищах хорошо описывается уравнением экспоненциальной функции:

$$N_i = 876,8e^{-0,0871d}, R^2 = 0,575 \text{ — для нерестилища лагунного типа,} \quad (1)$$

$$N_i = 678,09e^{-0,1302d}, R^2 = 0,471 \text{ — для берегового нерестилища закрытого типа,} \quad (2)$$

где  $N_i$  — плотность обькрения, тыс. шт./м<sup>2</sup>;  $d$  — дни инкубации.

Рис. 2. Убыль икры корфо-карагинской сельди в течение инкубации: **А** — отмель у р. Хайанапка (зал. Уала), **Б** — коса Атвирин (зал. Анапка)

Fig. 2. Korf-Karaginsky herring egg losses in the during incubation period: **A** — bank in vicinity of Khayanapka R. (Uala Bay), **B** — Atvirin Spit (Anapka Bay)

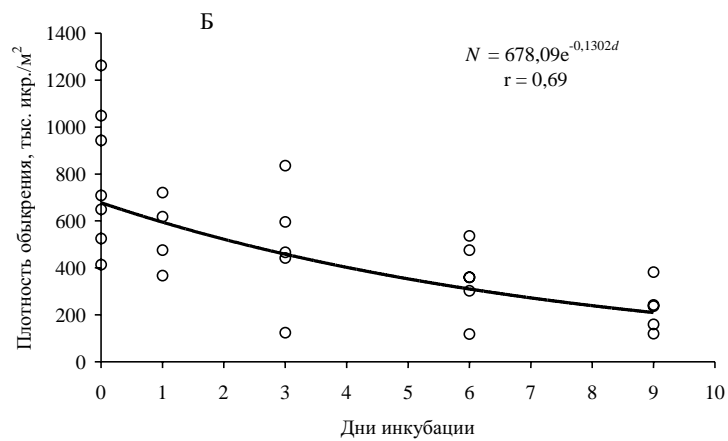
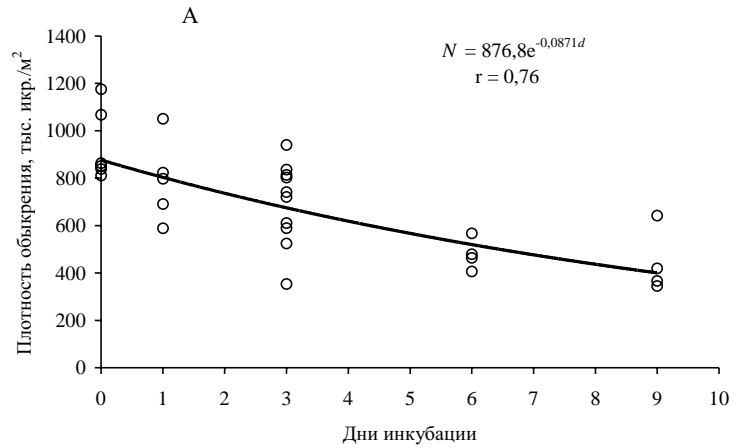
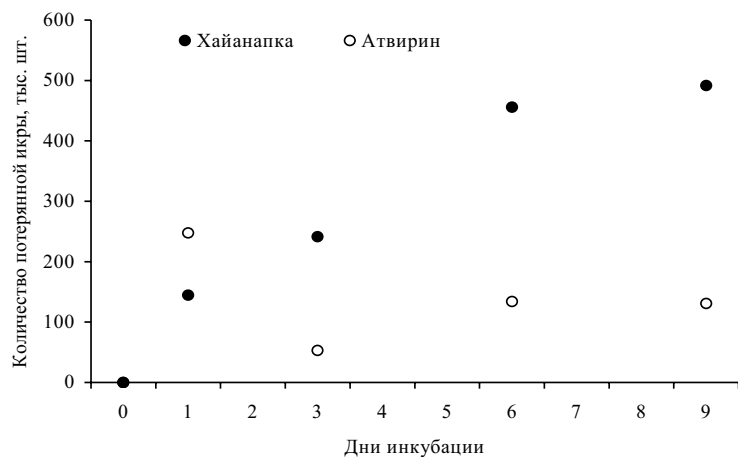


Рис. 3. Изменения количества “потерянной икры” корфо-карагинской сельди при инкубации

Fig. 3. Dynamics of “losses egg” of Korf-Karaginsky herring in the during incubation period



Потеря икры происходит по различным причинам, но можно выделить две основные: хищничество и отрыв развивающихся икринок от субстрата в результате волновой деятельности (Гриценко, Шилин, 1979; Palsson, 1984; Душкина, 1988; Schweigert, Naegele, 2001; Гриценко, 2002).

Выметанная корфо-карагинской сельдью икра становится объектом питания для различных групп животных — беспозвоночных, рыб и птиц (табл. 2, 3), которые собираются в районах, где в изобилии присутствуют кладки икры, и поедают её. Оценить численность хищников для каждого района сложно. Ранее Т.Ф.Качиной (1981) было отмечено, что икру корфо-карагинской сельди выедают навага *Eleginus gracilis*, звездчатая камбала *Platichthys stellatus* и корюшка *Hypomesus japonicus*. Выполненные нами исследования позволили получить новые данные о влиянии хищников на развивающуюся икру корфо-карагинской сельди (Бонк, 2002; 2004а, б; Бонк, 2003). Было установлено, что из 98 видов рыб, обитающих в прибрежной зоне Карагинского залива (Кусакин и др., 1997), к основным потребителям можно отнести звездчатую камбалу и навагу.

Таблица 2

Численность некоторых видов хищников и количество потребленной ими икры корфо-карагинской сельди на нерестилище у мыса Валахыл, зал. Анапка (осредненные данные за 2000–2004 гг.)

Table 2

Abundance of the predators and number of Korf-Karaginsky herring eggs consumed in spawning grounds in vicinity of Valakhyl Cape, Анапка Bay (averaged data for 2000–2004)

Вид	Численность, тыс. шт.	Кол-во икры в одном желудке, шт.		
		Min	Max	Среднее
Звездчатая камбала	390,2	848	25828	7456
Навага	181,9	488	10618	3932
Тихоокеанская чайка	5,0	11429	153622	47474
Морская чернеть	1,0–1,3	317	2044	907

Таблица 3

Плотность некоторых видов беспозвоночных в отдельных районах нереста корфо-карагинской сельди (осредненные данные), шт./м<sup>2</sup>

Table 3

Density of invertebrate species in same spawning area of Korf-Karaginsky herring (averaged data), spm/m<sup>2</sup>

Район	Вид		
	Литорины	Бокоплавы	Раки-отшельники
Мыс Валахыл	181	12	12
Мыс Пейнытхын	160	37	18
Кутовая часть зал. Анапка	220	136	Н.д
Устье р. Хайанапка	29	53	120
Устье р. Анапка	176	3	3
Гавань Скобелева	478	188	Н.д
Рацион, икр./день	0,21–0,77*	4,4**	25**

\* Данные Хаегеля, Швейгерта (Haegele, Schweigert, 1991).

\*\* Данные Палссона (Palsson, 1984).

Количество икры, потребляемое тем или иным видом рыб, различно. В среднем за сутки каждая особь звездчатой камбалы поедает до 7,5 тыс. икринок, а наваги — 3,9 тыс. икринок. Развивающаяся икра сельди также обнаружена в желудках малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* и седловидного бычка *Microcottus sellaris*, но количественно оценить выедание икры сельди этими видами пока не удалось.

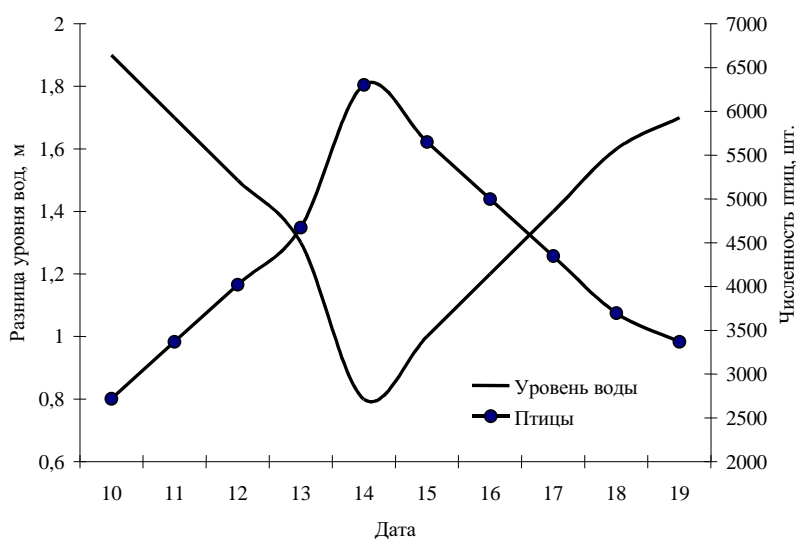
Отдельные нерестилища (отмель у мыса Валахыл, устье р. Хайанапка, бухта Гека и гавань Сибирь) в период отливов становятся доступными для морских птиц. Наиболее массовой из них является тихоокеанская чайка *Larus schistisagus*. В большом количестве присутствовали также различные виды уток, среди которых более многочисленна морская чернеть *Aythya marila mariloides*. По нашим

данным, среди птиц основным потребителем является тихоокеанская чайка, одна особь которой за сутки в среднем выедает 47,5 тыс. икринок. Количество икры, съеданной морской чернетью, значительно ниже — 907 икринок.

Количество чаек и других птиц, потребляющих икру сельди, варьирует в течение нерестового сезона. По данным П.С.Вяткина (2000), в птичьих колониях, расположенных в основном районе размножения сельди — зал. Анапка (от мыса Ложно-Ильпинского до п-ова Ильпыр) — гнездится примерно 12,8 тыс. шт. тихоокеанской чайки. Поскольку для этого вида не характерны протяженные кормовые миграции (Лупач, 1988), то основным районом их кормления являются нерестилища сельди, расположенные в мелководной зоне заливов Анапка и Уала. До появления сельди в районе нерестилищ численность чаек обычно невелика (примерно 1,0–1,5 тыс. шт.). С подходом косяков сельди и началом икрометания наблюдается увеличение количества птиц до 2,5–3,0 тыс. шт. (в это время чайки кормятся как рыбой, так и икрой). Пик их численности обычно приходится на период после завершения массового нереста, особенно когда при отливе обикренный субстрат оказывается на воздухе и кладки икры становятся легко доступными. Так, в мае 2004 г. на лагунном нерестилище, расположенном у мыса Валахыл (зал. Анапка), при сизигийном отливе количество чаек достигло 6,5 тыс. шт. (рис. 4). На нерестилищах в заливах Анапка и Уала, где проводились наблюдения за убылью икры, несмотря на высокую плотность обикрения, количество чаек было несколько ниже, чем у мыса Валахыл, но и их численность резко возросла в период сизигийного отлива (рис. 5). И в целом в течение всего инкубационного периода количество чаек на каждом из рассматриваемых нерестилищ разнилось, что обуславливалось доступностью икры. Наиболее легко птицы могут добывать икру у устья р. Хайанапка, где расположено лагунное нерестилище. При снижении плотности обикрения с 900 до 443 тыс. шт./м<sup>2</sup> этот район по-прежнему привлекал большое количество птиц, поскольку высокой доступности икры способствовал низкий уровень вод (0,1–0,2 м) даже при ежедневных приливах. Иная картина наблюдалась на нерестилище у косы Ативирин. Несмотря на первоначально высокую плотность обикрения, доступность икры сельди в этом районе для чаек невелика, поскольку даже в сизигию площадь обсыхания не превышает 600 м<sup>2</sup>, а при ежедневных отливах практически весь обикренный субстрат находится на глубине 0,4–0,5 м, что является серьёзным препятствием для чаек.

Рис. 4. Изменение средней численности чаек на нерестилищах корфо-карагинской сельди, лагунное нерестилище у мыса Валахыл (зал. Анапка), май 2004 г.

Fig. 4. Dynamics of average abundance of seagulls in Korf-Karaginsky herring spawning grounds in vicinity of Valakhyl Cape, Anapka Bay, May, 2004



В первые дни после икрометания наибольшее количество чаек концентрировалось на отмели у р. Хайанапка, затем рост численности кормящихся птиц был

отмечен на обоих нерестилищах. Однако на девятые сутки, несмотря на сизигийный отлив, количество птиц на отмели у р. Хайанапка было значительно меньше, чем на нерестилище у косы Атвирин, где их численность достигла максимума за весь период наблюдений. Чайки, как отмечают некоторые исследователи (Outram, 1958; Palsson, 1984; Schweigert, Haegele, 2001), способны реагировать на снижение плотности обыкрения. Так, по их мнению, изменение численности чаек на том или ином нерестилище зависит от количества отложенной икры: при снижении плотности обыкрения птицы покидают участок с низкой плотностью икры, а в случае повторного нереста их численность вновь возрастает.

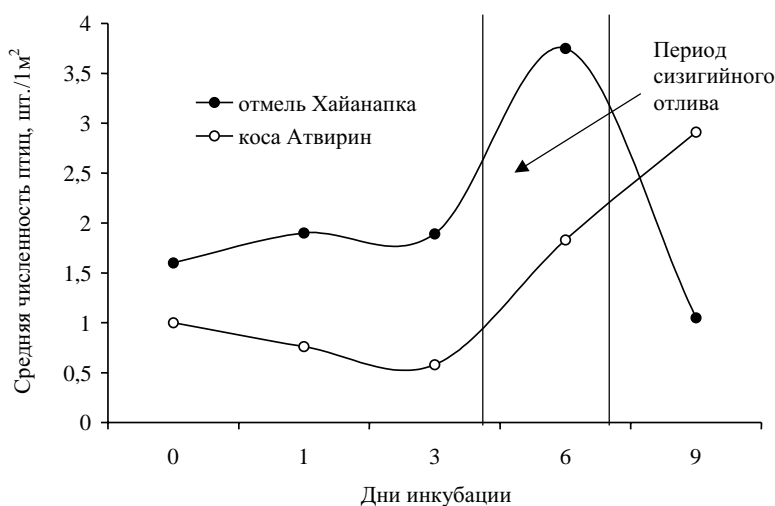


Рис. 5. Изменение средней численности чаек в районах наблюдений за убылью икры на нерестилищах корфо-карагинской сельди, май 2004 г.

Fig. 5. Dynamics of average abundance of seagulls in Korf-Karaginsky herring spawning grounds and removal of Korf-Karaginsky herring eggs in May, 2004

В отличие от тихоокеанской чайки, различные виды уток, в том числе и морская чернеть, являются второстепенными потребителями икры сельди. Практически все они являются перелетными, и их появление обычно приходится на период, когда нерест сельди фактически уже окончен.

Исследуя различные причины убыли икры тихоокеанской сельди на нерестилищах побережья штата Вашингтон, Палссон (1984) отметил, что если устранить влияние птиц, то потери икры сельди на нерестилищах по-прежнему остаются достаточно высокими, так как основной причиной снижения количества икры становится её потребление беспозвоночными. При визуальном обследовании нерестилищ корфо-карагинской сельди, а также в пробах с обыкренным субстратом обнаружены несколько видов этих животных (табл. 3): изоподы (*Idothea sp.*), раки-отшельники (*Pagurus middendorffi*), мелкие брюхоногие моллюски (*Littorina sitchana*).

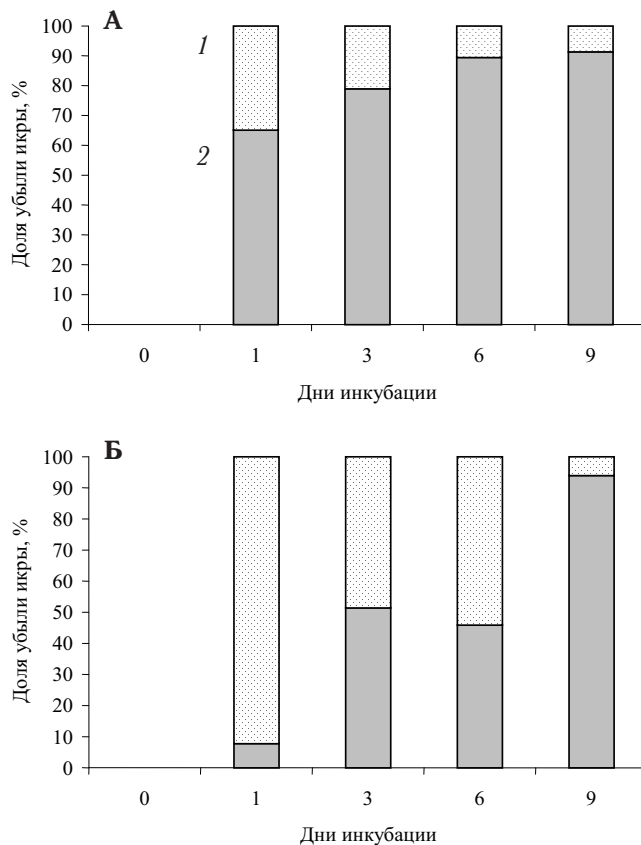
Наиболее часто на нерестилищах сельди встречаются литорины. Значительное их количество отмечено среди зоостеры в гавани Скобелева (зал. Корфа), плотность составляет 478 экз./м². Гораздо меньше их численность в заливах Анапка и Уала. Наряду с брюхоногими моллюсками наиболее часты раки-отшельники, но их плотность значительно ниже (от 3 до 120 экз./м²). Еще реже встречаются такие литоральные хищники, как амфиподы и изоподы. Исследований потребления икры корфо-карагинской сельди беспозвоночными нами не проводилось, поэтому для оценки влияния этих хищников на убыль икры были использованы литературные данные. Так, по наблюдениям Палссона (1984), на нерестилищах в прол. Джорджия раки-отшельники потребляют в день до 25 икринок сельди. На долю амфипод приходится от 1,8 до 8,3 икринки в день, а в среднем — 4,4. По данным Хаегеля и Швейгерта (1991), мелкие брюхоногие моллюски, масса которых колеблется от 0,03 (*Morgantes sp.*) до 0,11 г (*Bittium eschrichii*), в среднем поедали от 0,21 до 0,77 икринки в день.



С учетом численности возможных хищников и их рациона была определена доля убыли икры в процессе инкубации от выедания. Эта величина варьировала как во времени, так и по типам нерестилищ (рис. 6). Хищничество являлось основной причиной убыли икры на нерестилище у р. Хайанапка. В этом районе на долю выедания приходилось от 83,7 до 91,4 %. У косы Атвирин роль хищников сначала была незначительной, и убыль по этой причине составила примерно 8 % в первые сутки. В последующие дни эта величина повысилась до 45,9–51,4 %, а максимум (94,0 %) пришелся на сизигию. В среднем за период наблюдений доля убыли икры от выедания составляла 86,8 % на лагунном нерестилище и 49,8 % на береговом закрытом нерестилище.

Рис. 6. Структура убыли икры корфо-карагинской сельди на нерестилищах различного типа: **А** — лагунного (отмель Хайанапка, зал. Уала), **Б** — берегового закрытого (коса Атвирин, зал. Анапка); 1 — выедание, 2 — иные причины

Fig. 6. Structure of Korfi-Karaginsky herring egg losses in spawning grounds of different types: **A** — lagoon type, **B** — near-shore type; 1 — eaten, 2 — another reasons



Помимо хищничества, одной из основных причин потери икры является волновая деятельность. Поскольку при отливах субстрат с икрой сельди оказывается на поверхности воды, то воздействие волн приводит к отрыву икринок от субстрата и их последующей гибели (Гриценко, Шилин, 1979; Гриценко, 2002). Под влиянием волн или шторма с нерестилищ срывается обыкновенный субстрат, особенно в случаях, когда им служит мертвая zostера или фрагменты таллома бурых водорослей. Выброшенный на берег субстрат с икрой иногда может образовывать протяженные валы. Для корфо-карагинской сельди такое явление в основном характерно для нерестилищ берегового типа. Реже выбросы отмечаются на отдельных участках лагунных нерестилищ. Субстрат в районе нерестилища, расположенного у косы Атвирин, испытывает большее воздействие течений и волн по сравнению с растительностью на отмели у р. Хайанапка. В результате шторма, который произошел лишь через несколько часов после нереста, на береговую полосу было выброшено большое количество обыкновенного субстрата, состоящего в основном из мертвой zostеры. При этом плотность икры в выбросах достигала 2,5 млн шт./м<sup>2</sup>. Однако затруднительно определить, с какой площади был сорван субстрат с икрой.

Только на нерестилище, расположенном у косы Атвирин, спустя сутки убыль икры составила 31,2 %, причем 92,0 % потерянной икры — это, возможно, следствие шторма. Таким образом, течения и волновая деятельность, скорее всего, явились основной причиной потери икры в процессе инкубации у косы Атвирин. В то же время воздействие волн на отмель у р. Хайанапка было незначительным; вероятно, этот фактор не может быть основным источником потери икры в этом районе.

Наблюдаемая нами большая потеря икры под влиянием волн на нерестилище у косы Атвирин, по-видимому, несколько завышена в связи с тем, что сельдь выметала икру на мертвую зостеру, которая легко выбрасывается на берег даже при незначительном волнении. В то же время на аналогичном по типу нерестилище, но расположенном в другом районе (мыс Песчаный), субстратом служила живая зостера. В этом районе не было зарегистрировано выбросов растительности и икры даже во время шторма. Поэтому целесообразно продолжать исследование оценки убыли икры на нерестилищах берегового типа. Тем не менее даже имеющиеся данные дают возможность охарактеризовать динамику количества икры в процессе инкубации на этом типе нерестилищ.

По данным И.Г.Фридланд (1951), икра сельди, выброшенная морем, остается живой в течение 2–3 дней. По нашим наблюдениям, в выбросах икра корфокарагинской сельди остается жизнеспособной в течение 7 сут при условии, что выброшенный на берег обикренный субстрат периодически омывается водой. Так, в мае 2004 г. доля мертвой икры в выбросах на четвертые сутки после шторма составляла 25,6 %, а спустя еще трое суток практически вся икра погибла. Выживание в выбросах развивающейся икры сельди зависит от того, где она находится. Ближе к поверхности вала, образованного выброшенными обикренными водорослями, эмбрионы погибают очень быстро, в то время как во внутренних слоях часть икры может остаться живой в течение 6 сут (Tamura, Okubo, 1953). Элиминация в выбросах может быть выше, если икра находится на последних стадиях развития (Hourston, Rosenthal, 1976). Определить, какое количество эмбрионов сельди погибает под влиянием ветрового и штормового воздействия, достаточно затруднительно. По некоторым оценкам, смертность может достигать 40,0 % в литоральной и 25,0 % в верхней сублиторальной зонах (Outram, 1958; Hay, Miller, 1982).

Еще одна причина гибели эмбрионов сельди — нарушение физиологических процессов в ходе их развития. Спустя несколько часов после оплодотворения доля погибшей икры незначительна и по районам наблюдений составила 3,7 % у р. Хайанапка и 2,1 % у косы Атвирин. Однако темп элиминации зародышей для каждого типа нерестилищ не одинаков. Так, на лагунном этот показатель значительно выше (рис. 7). Уже через сутки доля мертвой икры увеличилась практически в два раза и составила 7,3 %, а спустя двое суток она достигла 11,5 %. Темп увеличения смертности икринок в кладках продолжал сохраняться и в последующие дни. На шестые сутки элиминация эмбрионов достигла 26,5 %, а на девятые — 35,8 %.

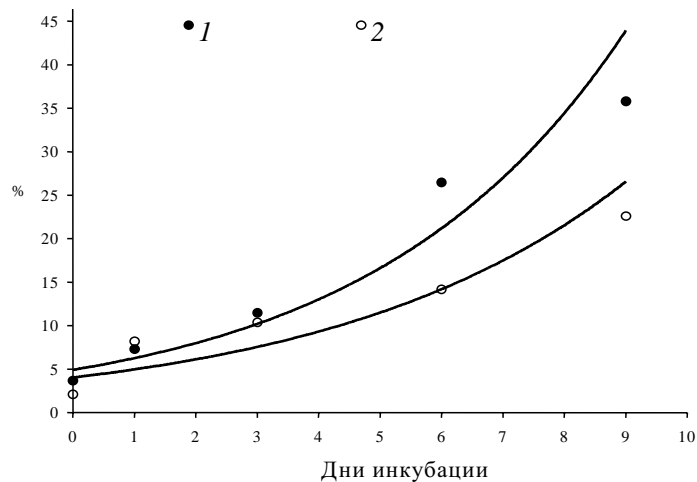
Несколько иной характер нарастания количества погибших икринок в кладках отмечен на нерестилище у косы Атвирин. В первые трое суток динамика была сходной с наблюдаемой на отмели Хайанапка. За этот период доля мертвых эмбрионов увеличилась с 2,1 до 10,4 %. В дальнейшем повышение смертности происходило более медленными темпами. Так, через шесть суток в кладках отмечалось в среднем 14,2 % мертвой икры, а еще через трое суток эта величина достигла 22,6 %.

Как видно из приведенных данных, смертность икры выше на нерестилище лагунного типа, расположенном у устья р. Хайанапка, чему способствовало наличие в этом районе обширной отмели, которая периодически обсыхает при отливах, в результате чего происходит резкое изменение условий развития икры

сельди. Все это, вкпе с обезвоживанием кладок и их заилением, приводит к высокому уровню смертности икры в течение эмбриогенеза. Несколько иная картина формирования смертности эмбрионов была на нерестилище у косы Атверин. Температура также влияла на выживаемость икры, однако её роль возрастала только в период сизигии, когда кладки икры обсыхают полностью. На этом нерестилище основной причиной гибели развивающихся эмбрионов явились механическое воздействие и заиление. При отливах, когда уровень воды незначителен, даже небольшое волнение заставляет субстрат с икрой касаться дна, что неминуемо приводит к механическим повреждениям икринок и заилению кладок. Смертность икры в начальный период развития может быть результатом её неоплодотворения. Так, в процессе нереста, наблюдаемого в лабораторных условиях, неоплодотворенной остается примерно 1,3 % икринок (Hourston et al., 1977). Позднее увеличение количества погибших икринок вызывают температурный шок (из-за резкого изменения температуры воды), обсыхание и гипоксия. Как видно из приведенных данных, величина убыли икры и её структура различаются 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 — волновая деятельность.

Рис. 7. Темп элиминации икры корфо-карагинской сельди в период инкубации: 1 — нерестилища лагунного типа (отмель Хайанапка, зал. Уала), 2 — нерестилища берегового закрытого типа (коса Атверин, зал. Анапка)

Fig. 7. Elimination rate Korf-Karaginsky herring egg during incubation period: 1 — lagoon type spawning grounds, 2 — near-shore spawning grounds of closed type



Убыль икры в результате хищничества, волнового воздействия, а также под влиянием температуры, механического повреждения и других причин является компонентом общей смертности эмбрионов. Поскольку икра, которая терется в течение инкубационного периода, погибнет, так же как и нежизнеспособные эмбрионы, то увеличение её количества приводит к росту общей смертности к концу инкубационного периода. В свою очередь, снижение количества живой икры в течение эмбриогенеза будет иметь такой же характер, как и её потеря, и может быть описано уравнением экспоненциальной функции.

Опираясь на данные икорной съёмки, выполненной на десятые сутки после начала нереста, и используя уравнения убыли икры (1, 2), для каждого типа нерестилища попытались оценить, с одной стороны, первоначальное количество выметанной сельдью икры, а с другой — сколько икры может выжить на нерестилищах к концу инкубационного периода (табл. 4). Оценка эффективности нереста на том или ином типе нерестилищ, выполненная с учетом обоих компонентов смертности, показала (рис. 8), что выживаемость икры выше на лагунном нерестилище. До момента выклева личинок здесь может дожить почти 27 % эмбрионов, тогда как на береговом закрытом нерестилище к концу инкубационного периода в живых может остаться чуть больше 12 % от первоначальных величин икры.

Таблица 4

Оценка изменения количества икры корфо-карагинской сельди по уравнению убыли икры на основе данных икорной съёмки, выполненной 20 мая 2004 г.

Table 4

Assessment of Korfi-Karaginsky herring egg number dynamics accomplished by the equation of egg losses on the base of egg survey, May, 20, 2004

Район и тип нерестилища	Дата нереста	Продолжительность инкубации, сут	Плотность икры в момент съёмки, тыс. шт./м <sup>2</sup>	Расчетная плотность икры, тыс. шт./м <sup>2</sup>	
				Начальная	Конечная
Устье р. Хайанапка, зал. Уала (Л)	11 мая	14	443,24	970,70	286,75
Коса Атверин, зал. Анапка (БЗ)	11 мая	16	228,08	736,18	135,24
Кутовая часть зал. Анапка (Л)	12 мая	18	715,03	1435,28	326,50
Мыс Валахыл, зал. Анапка (Л)	16 мая	14	629,30	973,73	313,50
Мыс Песчаный, зал. Анапка (БЗ)	12 мая	15	325,50	922,46	149,02

Примечание. Л — лагунное нерестилище, БЗ — береговое закрытое нерестилище.

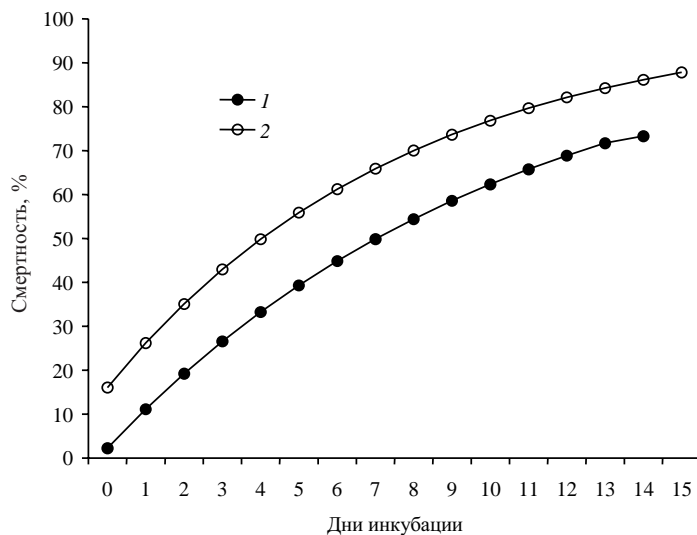


Рис. 8. Изменение общей смертности икры корфо-карагинской сельди в процессе инкубации: 1 — нерестилища лагунного типа (отмель Хайанапка, зал. Уала), 2 — нерестилища берегового закрытого типа (коса Атверин, зал. Анапка)

Fig. 8. Dynamics of total mortality Korfi-Karaginsky herring egg in the during incubation period: 1 — lagoon spawning ground, 2 — near-shore closed spawning ground

## Литература

**Бердичевский Л.С., Деменьтьева Т.Ф., Иоганзен Б.Г. и др.** История развития и современное состояние теории динамики популяции рыб // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. — М.: Наука, 1985. — С. 12–28.

**Бонк А.А.** Некоторые данные об убыли икры корфо-карагинской сельди в период инкубации // Рыбохозяйственные исследования Мирового океана: Тез. докл. 2-й Международный науч. конф. — Владивосток: Дальрыбвтуз, 2002. — С. 121–123.

**Бонк А.А.** Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на выживание корфо-карагинской сельди в период раннего онтогенеза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2004а. — 24 с.

**Бонк А.А.** К вопросу о влиянии хищничества на оценку нерестового запаса корфо-карагинской сельди // Тез. докл. 9-й Всерос. конф. по проблемам рыбопромышленного прогнозирования. — Мурманск: ПИНРО, 2004б. — С. 43–44.

**Бонк А.А., Науменко Н.И.** Выживание икры корфо-карагинской сельди на искусственных нерестилищах // Исследования биологии и динамики численности про-

мысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1995. — Вып. 3. — С. 23–24.

**Вяткин П.С.** Кадастр гнездовых колониальных морских птиц Корякского нагорья и восточного побережья Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. — М.: ИО Центра охраны дикой природы, 2000. — Вып. 2. — С. 7–15.

**Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). — М.: ВНИРО, 2002. — 248 с.

**Гриценко О.Ф., Шилин Н.И.** Экология размножения сельди Ныйского залива // Биол. моря. — 1979. — № 1. — С. 58–65.

**Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г.** Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. — М.: Наука, 1985. — С. 56–72.

**Душкина Л.А.** Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. — М.: Наука, 1988. — 192 с.

**Качина Т.Ф.** Сельдь западной части Берингова моря. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 121 с.

**Клочкова Н.Г., Бонк А.А.** Современный видовой состав альгофлоры в разных районах воспроизводства корфо-карагинской сельди // Сб. мат-лов 4-й науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. — Петропавловск-Камчатский, 2003. — С. 201–203.

**Клочкова Н.Г., Бонк А.А., Клочкова Т.А.** Макрофитобентос районов воспроизводства корфо-карагинской сельди и значение отдельных видов растений в её размножении // Сб. докл. 4-й науч. конф. — Петровловск-Камчатский, 2004. — С. 57–70.

**Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П.** Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. — Владивосток: Дальнаука, 1997. — 168 с.

**Лупач Л.А.** Питание тихоокеанской морской чайки в репродуктивный период // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера (биологические проблемы Севера). — Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. — С. 143–151.

**Максименков В.В.** Обеспеченность пищей личинок сельдевых рыб и её связь с численностью поколений // Зоол. журн. — 1982. — Т. 61, вып. 8. — С. 1180–1187.

**Максименков В.В.** Пищевые отношения личинок некоторых рыб в зал. Корфа // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, вып. 6. — С. 972–978.

**Максименков В.В.** Питание и пищевые взаимоотношения личинок и мальков корфо-карагинской сельди: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. — 20 с.

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

**Науменко Н.И.** Выживание корфо-карагинской сельди на первом году жизни // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1995. — Вып. 3. — С. 49–56.

**Науменко Н.И., Бонк А.А., Коробкова Д.В.** Применение искусственных нерестилищ для задержки выклева личинок корфо-карагинской сельди // Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел): Тез. докл. Всесоюз. конф. — Астрахань: КаспНИРХ, 1994. — С. 493–495.

**Науменко Н.И., Бонк А.А., Трофимов И.К.** Влияние условий окружающей среды, плотности кладок икры и вида субстрата на воспроизводство корфо-карагинской сельди // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана: Тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток: ТИНРО, 1991. — С. 120–121.

**Фриндланд И.Г.** Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 35. — С. 105–145.

**Чуриков А.А.** О выедании молоди тихоокеанских лососей в заливах северо-восточного Сахалина // Рыб. хоз-во. — 1975. — № 11. — С. 10–11.

**Bonk A.A.** Consumption of Herring egg of predators in the western Bering Sea // PICES: 12<sup>th</sup> Annu. Meet. — Seoul, 2003. — FIS-9009. — P. 129.

**Haegle C.W., Humphreys R.D., Hourston A.S.** Distribution of eggs by depth and vegetation type in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) spawning in southern British Columbia // Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1981. — Vol. 38. — P. 381–386.

**Haegle C.W., Schweigert J.F.** Egg loss in herring spawns in Georgia Strait, British Columbia // Proc. Intern. Herring Sympos. — Anchorage: Alaska Sea Grant Report № 91-01, 1991. — P. 309–322.

**Hay D.F., Miller D.C.** A quantitative assessment of herring spawn lost by storm action in French Creek, 1980: Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — № 1636. — 9 p.

**Hourston A.S., Rosenthal H.** Viable hatch from herring eggs torn loose from substrates by storms: Fish. Mar. Serv. Res. Dev. Tech. — 1976. — Rep. 653. — 5 p.

**Hourston A.S., Rosenthal H., Stacey N.** Observations on spawning behaviour of Pacific herring in captivity // Meeresforschung. — 1977. — Vol. 25. — P. 156–161.

**Outram D.N.** The magnitude of herring spawn losses due to bird predation on the west coast of Vancouver Island Fish // Res. Board Cand. Pac. Boil. Sta. Pro. — 1958. — Rep. 111. — P. 9–13.

**Palsson W.A.** Egg mortality upon natural and artificial substrata within Washington state spawning grounds of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*): M. Sc. thesis. Univ. of Alaska. — Fairbanks, 1984. — 191 p.

**Rooper C.N., Haldorson L.J., Quinn T.J.** II. Habitat factors controlling Pacific herring (*Clupea pallasii*) egg loss in Prince William Sound, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1999. — Vol. 56. — P. 1133–1142.

**Schweigert J., Haegle G.** Estimates of egg loss in Pacific herring spawning beds and its impact on stock assessments // Herring expectations for a new millennium: Univ. of Alaska Sea Grant. — Fairbanks, 2001. — P. 489–508.

**Tamura T., Okubo S.** Some observation on the natural spawning of spring herring in the western coast of Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish Hatchery. — 1953. — № 8. — P. 21–32.

*Поступила в редакцию 22.07.05 г.*