

УДК 597.553.1:591.3(265.5)

С.Д. Пономарев*

Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 680000, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13-А

РАЗВИТИЕ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ОХОТСКОЙ СЕЛЬДИ В ПЕРИОД ЭМБРИОГЕНЕЗА

Ранее проведенные исследования по эмбриогенезу охотской сельди выявили различную степень выживаемости икры в инкубационный период в зависимости от факторов среды. Работы 2009–2011 гг. показали, что нерестилища охотской сельди, кроме географического районирования, следует подразделять и по типу, так как условия воспроизводства значительно различаются в открытых и закрытых типах нерестовых районов. Показано, что на нерестилищах закрытого типа существуют «заморные» зоны, где смертность икры в период инкубации достигает 90 %. Основными причинами, вызывающими гибель эмбрионов, являются высокая плотность кладок икры и плохая их аэрация, вследствие чего происходит опадание икры с макрофитов, заиливание кладок, обрастание икры перифитомом и патогенными микроорганизмами. Благодаря воздействию приливно-отливных течений и прибрежного Северо-Охотского течения на нерестилищах открытого типа наблюдается достаточный водообмен (аэрация) и смертность икры не превышает 5 %. Наибольшая элиминация икры охотской сельди отмечается в верхнем и среднем горизонте литорали. Проведенные исследования показали, что в 2009–2011 гг. суммарная гибель эмбрионов от различных факторов среды в целом по ареалу составила порядка 30–39 %.

Ключевые слова: нерестовый ареал, нерестилища, охотская сельдь, выживаемость.

Ponomarev S.D. Development and survival rate of pacific herring at the stage of embryogenesis // *Izv. TINRO.* — 2012. — Vol. 171. — P. 85–96.

Spawning grounds of pacific herring are classified by the factor of water exchange on the base of investigation of its eggs mortality in the northwestern Okhotsk Sea in 2009–2011. The eggs could be killed (up to 90 %) by hypoxia on closed spawning grounds because of high density of layings and poor aeration that is accompanied by pulling-down of eggs, their fouling by periphyton and pathogenic germs, and silting. Open spawning grounds have sufficient aeration due to strong tidal mixing, so the eggs mortality does not exceed 5 %. The highest elimination of the herring eggs is observed in the upper and middle parts of the littoral zone. Total mortality of the herring embryos under influence of all unfavorable environmental factors is estimated as 30–39 % for 2009–2011.

Key words: spawning area, spawning grounds, pacific herring, survival rate.

Введение

Решающую роль в процессах формирования численности поколений рыб играют факторы, определяющие условия их существования в раннем онтогенезе (Науменко, 2001), поэтому изучению эмбрионального периода жизни рыб придается большое значение. Этапы и стадии эмбрионального периода развития охотской сельди подробно и

* Пономарев Сергей Дмитриевич, научный сотрудник, e-mail: ohtinro@oxt.kht.ru.
Ponomarev Sergei D., researcher, e-mail: ohtinro@oxt.kht.ru.

обстоятельно изложены в работе Л.А. Галкиной (1960), а данные по продолжительности стадий и этапов эмбрионального периода развития — в статье Б.В. Тюрнина (1967). Кроме того, в 50–60-х гг. прошлого века Л.А. Галкина (1958, 1960) опубликовала данные по развитию и выживаемости икры в зависимости от факторов внешней среды. Исследования и эксперименты проводились ею в бухте Тунгусской (пос. Охотск). Л.А. Галкина предполагала, что нерестилища охотской популяции сельди в основном расположены в пределах литоральной зоны и гибель икры от факторов внешней среды здесь высока (80 % и выше). Однако Б.В. Тюрнин (1958, 1965а, б, 1967, 1973, 1975, 1980) в своих работах показал, что основной зоной нереста является верхний горизонт сублиторали до глубины 8–10 м и элиминация икры при нормальных условиях не превышает 3–5 %. Основными факторами, которые влияют на выживание эмбрионов в инкубационный период, являются гидрометеорологические условия. Эксперименты по выживанию икры охотской сельди на искусственных нерестилищах в 80-х гг. прошлого столетия проводились в зал. Алдома Ю.К. Бенко с соавторами (Бенко, Богаткин, 1985; Бенко и др., 1987). Так, было установлено, что смертность икры на искусственном субстрате не превышает 3–7 % даже в многорядных кладках, в то время как на естественном субстрате элиминация икры очень значительна — до 90 %.

Столь разные данные по выживаемости эмбрионов в инкубационный период побуждали автора к исследованию ряда факторов внешней среды, влияющих на эмбриональное развитие охотской сельди в настоящее время.

Материалы и методы

Материалом для анализа послужили комплексные исследования охотской нерестовой сельди в северо-западной части Охотского моря, проведенные на НИС «Потанино» весной 2009–2011 гг.

Особенности эмбриогенеза охотской сельди были исследованы в ходе выполнения икорно-водолазной съемки на всех основных нерестилищах: бухта Борисова, зал. Аян, реки Няча, Верганит, бухта Эгильская, зал. Алдома, мыс Улканский, бухта Фёдора, зал. Феодота, мыс Оджан, р. Тукчи, бухта Кекра, мыс Ханянгда, реки Унче, Кулюкли, Мана, мыс Плоский, бухты Тунгусская, Круглая, Шилки, Лошадиная, Ейринейская губа. В 2009 г. обработку проб по эмбриональному развитию сельди проводила сотрудник ТИПРО-центра канд. биол. наук Н.Г. Чупышева, а в последующие годы — автор.

Для определения этапов развития и коэффициентов элиминации эмбрионов сельди во всех районах исследований на разных глубинах отбирали пробы обыкренного нерестового субстрата. Отбор проб проводили на глубинах от 0 до 15 м с борта мотобота водолазным методом. В лаборатории на судне икру освобождали от субстрата и рассматривали под биноклем с применением цифровой камеры-окуляра для микроскопа DCM-500. Количество икры в пробе составляло 200–300 икр. Этапы развития эмбрионов сельди определяли по 8-балльной шкале С.Г. Крыжановского (1956). Коэффициенты элиминации рассчитывали после подсчёта мёртвой икры в каждой пробе на всех видах нерестовых субстратов с глубины от 1 до 14 м. Всего было собрано и обработано 520 «живых» проб с общим количеством 91839 шт. икры. При проведении работ отмечали вид субстрата (Атлас ..., 2008), удаленность от берега и глубину, на которую распространяется нерест, вид грунта и температуру воды в поверхностном слое на месте взятия проб с икрой.

В условиях отсутствия промысла и аэровизуального обследования нерестилищ определение сроков первых подходов сельди на нерестилища в разных частях нерестового ареала и распределения производителей по ареалу затруднено. Для того чтобы определить начало нереста на конкретном нерестилище, необходимо взять пробы обыкренного субстрата и установить, на какой стадии и на каком этапе развития находится икра. Зная температуру воды и стадию развития эмбриона, можно определить срок, когда прошел нерест сельди. Например, 3 июня 2011 г. в вершине зал. Алдома были взяты пробы обыкренного субстрата. При просмотре оказалось, что эмбрионы находились на III этапе развития — образование бластулы. Общая продолжительность

развития икры по III этап включительно составляет 296 градусо-часов, или при температуре воды 4 °С — около 3 сут. Следовательно, нерест сельди в зал. Алдома проходил 29–30 мая, а первые подходы — на 1–3 дня раньше, 26–28 мая.

Результаты и их обсуждение

Нерест охотской сельди происходит в мае-июне в литоральной зоне и в верхнем горизонте сублиторальной зоны до глубины 10–12 м. Нерестилища расположены в северо-западной части Охотского моря, от Тауйской до Удской губы. Общая протяженность указанной прибрежной полосы составляет около 1000 км. За весь период наблюдений зарегистрировано 107 локальных нерестилищ (Фархутдинов и др., 1996). Площадь нерестилищ, в зависимости от ледовой обстановки в период нереста и динамики численности популяции, ежегодно варьирует от 1,5 до 30,0 км². Существует довольно тесная связь между численностью производителей и площадью нерестилищ: чем выше численность нерестового стада, тем большую площадь оно занимает под нерест (рис. 1).

Б.В. Тюрнин (1973) в зависимости от наличия пригодных для размножения мест и условий подразделял нерестовый ареал охотской популяции сельди на 5 районов (рис. 2).

Проведенные в 2009–2011 гг. работы показали, что нерестилища сельди, кроме географического районирования, следует выделять и по типам в зависимости от условий воспроизводства, которые в разных частях ареала значительно различаются. Кроме того, имеются различия в степени влияния отдельных факторов среды на развитие икры сельди, поэтому нерестилища охотской сельди можно условно разделить на 2 типа — открытые и закрытые.

Нерестилища открытого типа (рис. 3) расположены преимущественно у выдающихся в море мысов, а также у небольших водотоков, рядом с которыми имеются выступы в море горных пород. Берега здесь высокие, преимущественно обрывистые, между мысами слабо изрезаны. Грунт у низменных излучин — галечник и песок, лишенный подводной растительности. У возвышенных берегов и у мысов дно при-

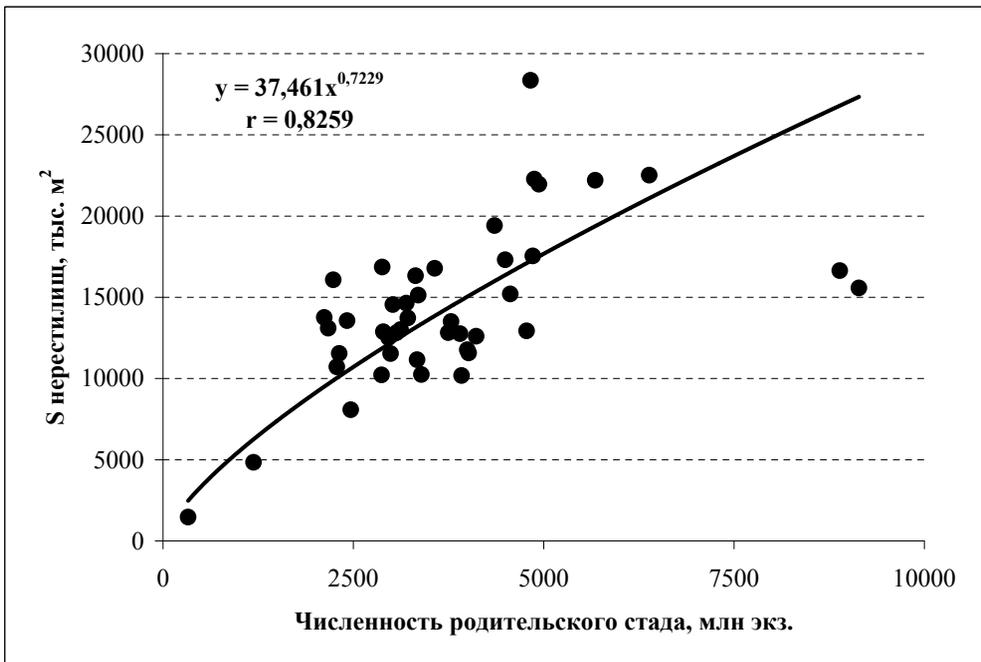


Рис. 1. Связь площади естественных нерестилищ с численностью родительского стада охотской сельди

Fig. 1. Correlation of the pacific herring natural spawning grounds area with its spawning stock

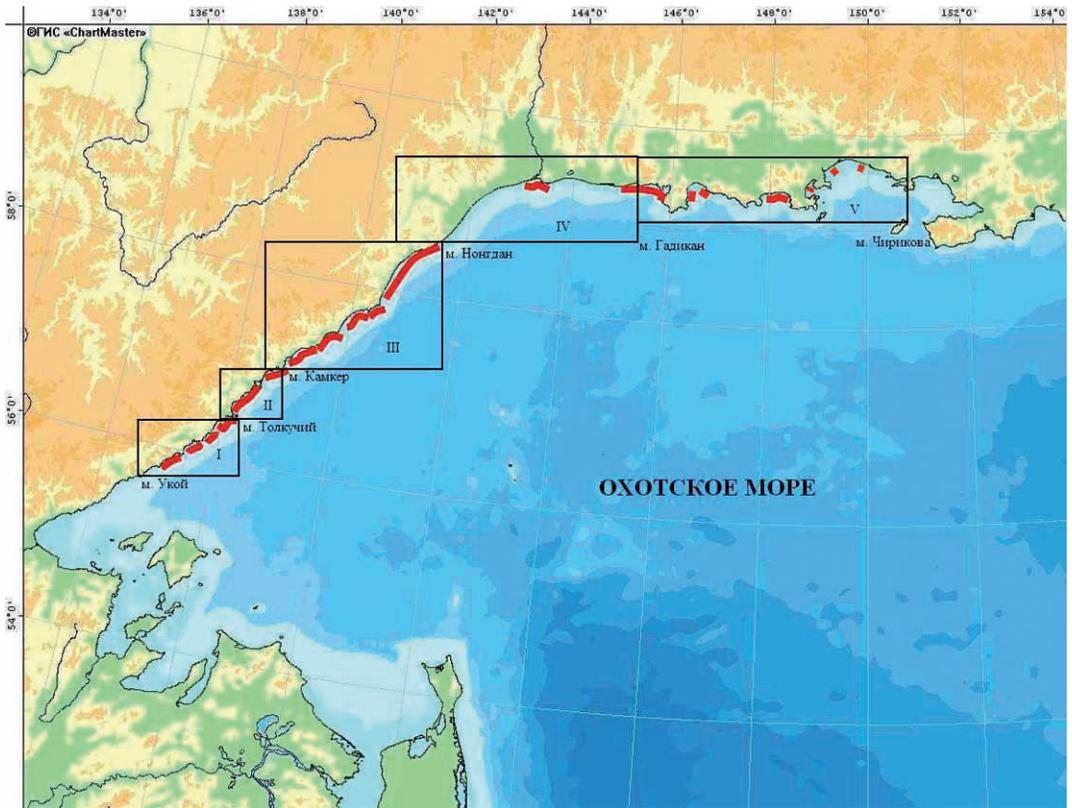


Рис. 2. Нерестовый ареал охотской сельди
 Fig. 2. Spawning area of pacific herring

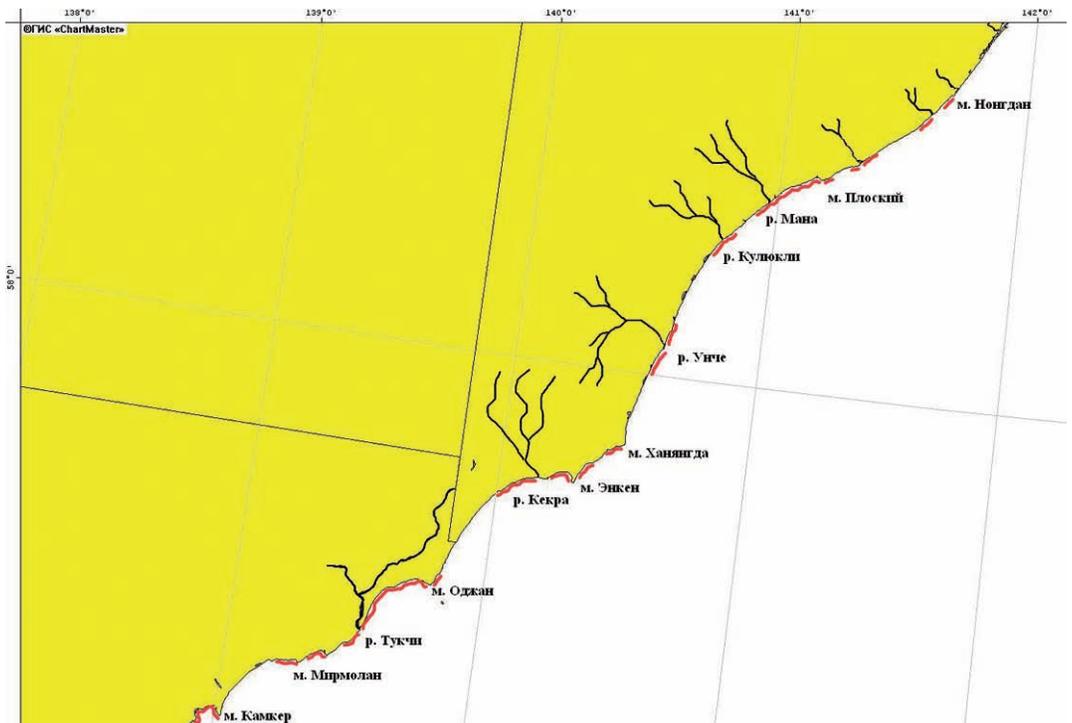


Рис. 3. Основные нерестилища открытого типа на западе ареала
 Fig. 3. Main open spawning grounds in the western part of spawning area

брежья образуют каменные гряды, рифы и скальные плиты. На каменистых участках дна хорошо развит водорослевой пояс, к которому и приурочены нерестилища сельди. Видовой состав макрофитов разнообразен. Ширина водорослевого пояса на нерестилищах составляет от 200 до 800 м на глубинах от 1 до 15 м. В нижнем горизонте литорали произрастают *Fucus*, *Halosaccion* и небольшие скопления *Laminaria gurjanovae*. В верхнем горизонте сублиторали до глубины 6–8 м доминируют такие виды бурых водорослей, как *L. gurjanovae* и *Alaria ohotensis*, с проективным покрытием дна от 40 до 90 %. Сложение растительности комплексное, участки доминирования алярии сменяются участками доминирования ламинарии. Местами на участках с проективным покрытием доминантов менее 70 % отмечаются группировки сопутствующих видов: *Laminaria inclinorhyza*, *Cystoseira crassipes*, *Lessonia laminarioides*, красные водоросли — *Chondrus pinnulatus*, *Tichocarpus crinitus*, *Neoptilota asplenioides*, *Odonthalia dentata*, иногда *Neohypophyllum middendorffii*. Такие виды, как *Sparlingia pertusa*, *Kallimeniopsis lacera*, *Velatocarpus pustulosus*, наблюдаются от 6 м глубины до нижней границы произрастания водорослей.

Доля нерестилищ открытого типа зависит от гидрометеорологических факторов, складывающихся в преднерестовый период, и численности нерестового запаса и варьирует от 19,4 % в 1975 г. до 66,2 % в 2004 г. Среднегодовое значение площади, которая используется производителями для нереста, составляет 54 % общей по ареалу (табл. 1).

Таблица 1

Доля нерестилищ разных типов от площади нереста и отложенной икры за ряд лет, %
Table 1
Percentage of open and closed spawning grounds of herring, by their area and by the laid eggs number

Год	Площадь нереста, км ²	Доля открытых нерестилищ		Доля закрытых нерестилищ	
		От площади нереста	От отложенной икры	От площади нереста	От отложенной икры
2001	13,7	54,8	42,6	45,2	57,4
2002	15,1	67,2	67,2	32,8	32,8
2003	—	—	—	—	—
2004	16,8	66,2	64,4	33,8	35,6
2005	12,8	56,5	65,0	43,5	35,0
2006	14,6	49,8	64,5	50,2	35,5
2007	22,0	45,2	44,9	54,8	55,1
2008	19,4	52,0	43,9	48,0	56,1
2009	22,3	43,2	36,8	56,8	63,2
2010	22,2	50,3	42,2	49,7	57,8
2011*	19,3	54,6	55,5	45,4	44,5
Средняя	17,8	54,0	52,7	46,0	47,3

* Без учета нерестилищ в Тауйской губе.

Наиболее крупные нерестилища: бухта Круглая — бухта Тунгусская, мыс Плоский — р. Мана — р. Кулюкли, бухта Кекра — р. Кекра, мыс Оджан — р. Тукчи, р. Верганит — р. Няча (рис. 3).

Нерестилища открытого типа не защищены от воздействия сильных ветров и прибоя, поэтому после штормов и сильной зыби в период нереста и инкубации икры на берегу часто оказываются выбросы обычных макрофитов, длина которых порой достигает несколько километров, а высота — до 0,5–1,0 м. Так, в 2009 г. на участке от мыса Плоского до р. Мана площадь обычных выбросов составила около 75 тыс. м². При средней плотности кладок 4,0 млн икр./м² общее количество погибшей икры равнялось 300 млрд икр., или 4,6 % отложенной икры на данном участке. Во время шторма в многослойных кладках икры (свыше 7 слоев) на субстрате, в основном на ламинарии, происходит отслоение и опадание икры на грунт, большую часть которой

впоследствии тоже выбрасывает на берег, а оставшуюся икру замывает подвижный грунт.

За период с 2009 по 2011 г. на нерестилищах открытого типа количество выбросов обикренного субстрата не превысило 5–7 %. В годы с активным циклогенезом в весенний период площадь штормовых выбросов обикренного субстрата заметно увеличивается и составляет около 10–15 % всей отложенной икры на нерестилищах. При сочетании факторов штормовые выбросы и занос льда на нерестилища количество погибшей икры резко возрастает. Так, в 1971–1975 гг. по вышеуказанным причинам на площади, равной 21 км², погибло около 100 тыс. т икры, что в 3 раза превышает результативность нереста 2003 г., в котором участвовало $1,44 \cdot 10^9$ самок (Фархутдинов, 2005).

При обследовании нерестилищ в верхней сублиторальной зоне выяснилось, что производители сельди откладывают икру на все виды макрофитов, произрастающих на данных нерестилищах, не отдавая предпочтения какому-либо одному виду (табл. 2).

Таблица 2

Смертность эмбрионов на VII этапе развития на основных нерестилищах открытого типа в зависимости от вида субстрата в 2009–2011 гг., %

Table 2

Herring embryos mortality at stage VII on the main open spawning ground in dependence on substratum in 2009–2011, %

Нерестилище	Вид субстрата									
	Ламинария	Алярия	Цистозира	Лессония	Красные	Ульва	Камень	Зостера	Краб	Дель невода
Круглая	5,3	4,6	–	3,6	5,6	–	6,6	–	–	3,2
Тунгусская	9,8	4,5	–	3,5	7,7	–	8,2	–	–	–
Плоский	6,0	4,7	4,8	6,9	2,1	–	–	–	–	–
Мана	7,4	6,3	2,9	5,5	3,2	–	14,8	–	–	–
Унче	–	3,2	4,1	2,0	2,1	–	–	–	–	–
Ханянгда	3,3	3,8	2,5	2,5	2,8	–	–	–	–	–
Кекра	4,5	3,2	2,4	8,9	4,6	–	–	–	–	–
Оджан	9,1	3,5	4,6	6,9	3,7	9,7	9,9	–	–	–
Няча	3,5	3,0	2,9	–	5,8	–	–	–	–	–
Среднее	5,7	4,1	3,5	5,0	4,2	9,7	9,9	–	–	3,2

С увеличением слоев икры в кладке на субстрате происходит увеличение, до 10–11 %, смертности икры (табл. 3). На макрофитах, имеющих цилиндрическую форму (цистозира и разные виды багрянок), кладки икры располагаются рыхлыми комками, и смертность эмбрионов здесь ниже, чем на ламинарии, алярии, лессонии и фукусе, имеющих плоские лентовидные слоевища, где кладки икры располагаются плоским слоем.

При отсутствии заноса льда и частых штормов смертность эмбрионов на нерестилищах открытого типа не превышает 5 % (см. табл. 2, 3). Благодаря воздействию приливно-отливных течений и прибрежного Северо-Охотского течения здесь происходит достаточный водообмен (аэрация).

Нерестилища закрытого типа расположены в бухтах и заливах на валунах, каменных грядках, скальных плитах. Данные нерестилища можно условно назвать закрытыми, так как от воздействия южных ветров они не защищены. Доминирующими видами являются ламинария Гурьяновой, цистозира и лессония ламинариевидная. В заливах и бухтах влияние приливно-отливных течений незначительно, в основном здесь находятся устья речек и ручьев, которые весной с паводковыми водами выносят ил, песок, органику, вследствие чего происходит заиление и обрастание икры перифитомом, детритом, патогенными микроорганизмами. У входных мысов расположены мелководные рифовые участки, обильно поросшие водной растительностью, которые являются излюбленными местами нереста сельди. Количество штормовых выбросов здесь несколько ниже, чем на открытых нерестилищах, но на всех горизонтах литоральной и верхней сублиторальной зон отмечается отложенная на грунте икра.

Таблица 3

Смертность эмбрионов на VII этапе развития на нерестилищах открытого типа в зависимости от плотности кладок на различных субстратах в 2009–2011 гг., %

Table 3

Herring embryos mortality at stage VII on open spawning grounds in dependence on laying density on different substrata in 2009–2011, %

Субстрат	Кол-во слоев в кладке						Доля мертвых эмбрионов
	1–3	3–5	5–7	7–10	10–15	> 15	
Алярия	2,0	4,0	5,6	6,7			4,1
Ламинария	3,4	7,7	9,8	9,6			5,7
Лессония	2,0	7,0	7,6	11,0			5,0
Цистозира	0,8	3,6	3,9	4,4			3,5
Ульва			9,7				9,7
Красные		2,3	4,2	5,4			4,2
Камень	9,9						9,9
Краб							
Зостера							
Дель невода					3,2		3,2
Среднее	2,8	4,7	5,8	6,3	3,2		4,8

Проведенные исследования позволили определить участки в закрытых нерестилищах — Аянская бухта, заливы Алдома, Федора, Феодота, бухты Шилки, Лошадиная и Ейриной губа, которые подвержены заморным явлениям (рис. 4, 5). Основные причины их образования — это высокая плотность кладок икры на макрофитах и плохая их аэрация в застойных зонах (вершины заливов и мелководные рифовые участки), куда не проникают воды Северо-Охотского прибрежного течения. Смертность эмбрионов на некоторых заморных участках составляла от 15,5 % на алярии в зал. Аян до 93,3 % на ламинарии в бухте Лошадиной (табл. 4).

При повышении количества слоев в кладке свыше 7–10 смертность отложенной икры на всех субстратах значительно возрастает (табл. 5).

На ламинарии при многорядных кладках часто происходит отслоение икры от слоевища, и она оседает в придонном слое, где образует взвесь из отдельных икринок и комков икры (рис. 6), впоследствии большая часть эмбрионов погибает.

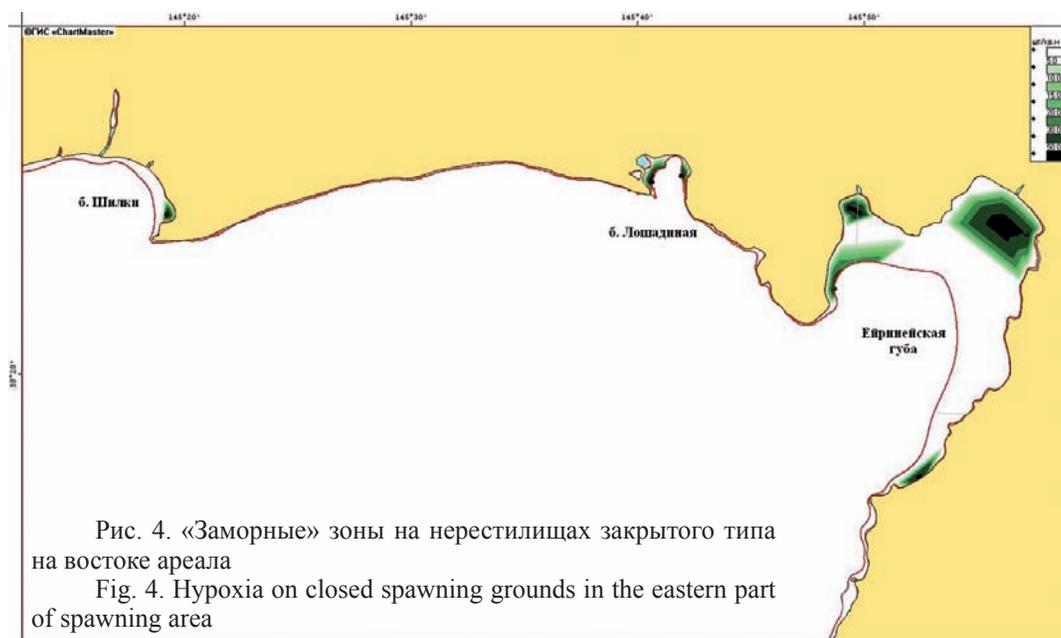


Рис. 4. «Заморные» зоны на нерестилищах закрытого типа на востоке ареала

Fig. 4. Hypoxia on closed spawning grounds in the eastern part of spawning area

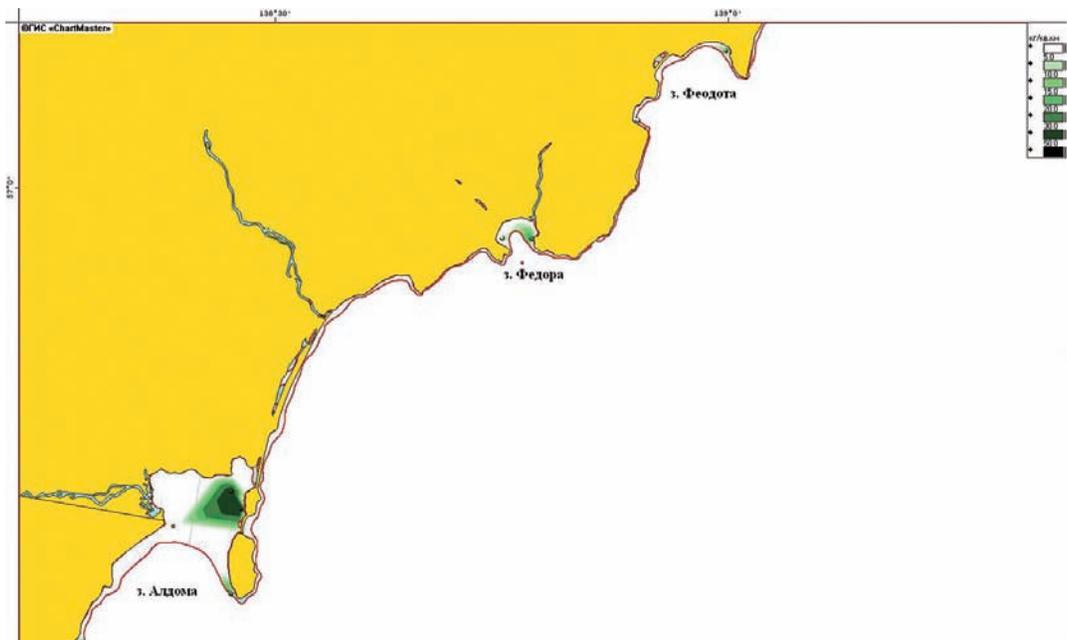


Рис. 5. «Заморные» зоны на нерестилищах закрытого типа на западе ареала
 Fig. 5. Hypoxia on closed spawning grounds in the western part of spawning area

Таблица 4

Смертность эмбрионов на VII этапе развития на основных нерестилищах закрытого типа в зависимости от вида субстрата в 2009–2011 гг. (числитель — общая доля, знаменатель — в «заморных» зонах), %

Table 4

Herring embryos mortality at stage VII on the main closed spawning grounds in dependence on substratum in 2009–2011 (numerator — total mortality rate, denominator — mortality rate in hypoxia conditions), %

Нерестилище	Вид субстрата									
	Ламинария	Алярия	Цистозира	Лессония	Красные	Ульва	Камень	Зоостера	Краб	Дельневода
Ейринойская	19,9/48,7	—	17,8/34,4	19,1/52,0	13,3/34,5	14,6/22,9	—	—	—	—
Лошадиная	29,2/93,3	6,7	28,7/76,8	3,4	11,9/67,3	—	11,6	—	—	—
Шилки	15,5/44,6	5,6	21,3/48,7	4,3	2,8	—	—	—	—	—
Феодота	13,6/23,7	10,5/19,6	9,0/25,7	5,5	4,3	7,1	—	—	—	—
Федора	8,7/22,6	3,8	6,0	4,3	2,6	2,3	8,8	—	—	—
Алдома	25,7/56,7	3,6	10,7/29,3	7,3	12,8/39,7	25,4/30,8	19,0	42,1	10,5	4,1
Аян	19,8/37,8	9,2/15,5	3,1	24,2/24,2	4,7	—	—	—	—	—
Среднее	19,9/53,8	6,9/18,5	16,6/40,8	9,1/35,2	8,3/34,5	17,2/28,8	12,8	42,1	10,5	4,1



Рис. 6. Взвесь икры, опавшей с ламинарии. Ейринойская губа, смешанное поле: багрянки, цистозира и ламинария

Fig. 6. Suspension of herring eggs pulled-down from seaweeds (Yeirineyskaya Guba Bay, mixed seaweeds)

Таблица 5

Смертность эмбрионов на VII этапе развития на нерестилищах закрытого типа в зависимости от плотности кладок на различных субстратах в 2009–2011 гг. (числитель — общая доля, знаменатель — в «заморных» зонах), %

Table 5

Herring embryos mortality at stage VII on closed spawning grounds in dependence on laying density on different substrata in 2009–2011 (numerator — total mortality rate, denominator — mortality rate in hypoxia conditions), %

Субстрат	Кол-во слоев в кладке						Доля мертвых эмбрионов
	1–3	3–5	5–7	7–10	10–15	> 15	
Алярия	3,7	4,5	8,2/15,5	16,7/21,6			6,9/18,5
Ламинария	2,0	8,7/22,4	17,2/46,0	47,4/53,8	71,7/71,1		19,9/53,8
Лессония	2,2	4,9	7,2	23,5/42,7			9,1/35,2
Цистозира	2,4	2,2	5,3	14,0/33,8	42,3/48,0	42,5	16,6/40,8
Ульва	2,3	8,1	22,7/28,8				17,2/28,8
Красные	2,3	2,4	4,3	19,9/39,6	29,2/29,2		8,3/35,2
Камень	10,7	19,0					12,8
Краб	10,5						10,5
Зостера				25,9/25,9	43,7/43,7	53,5	42,1/42,1
Дель					4,1		4,1
Среднее	3,2	5,0/22,4	10,1/30,8	24,4/42,4	43,0/49,2	44,7	14,1/40,4

Литоральные нерестилища (верхний и средний горизонт) в северо-западной части Охотского моря оказываются не покрытыми водой дважды в сутки. Высота приливов составляет около 3–4 м. В период отлива обнажается различная по ширине осушенная зона. Если нерест сельди происходил в период сизигийного прилива, то через сутки-двое икра, отложенная в верхнем горизонте литорали, полностью остается не покрытой водой на несколько дней (рис. 7). Обсыхание обычного субстрата приводит к обезживанию икринок и возрастанию их смертности уже на начальных стадиях до 100 %.



Рис. 7. I и II горизонт литорали. Обыкновенный песчано-галечный грунт в зал. Алдома

Fig. 7. Herring egg layings on sandy-pebble substratum at the first and second levels of the littoral zone in the Aldoma Bay

В среднем горизонте литоральной зоны икра сельди остается без воды в течение нескольких часов (рис. 8). Если полные отливы приходятся на ясные солнечные дни, то эмбрионы подвергаются резкому повышению температуры, а также ультрафиолетовому облучению, после чего происходит заметное увеличение смертности эмбрионов на разных стадиях развития (до 100 %).

Третий горизонт литорали обнажается только на несколько часов в течение 2–3 дней в месяц, поэтому фактор обсыхания нерестилищ уже не является первостепенным (Душкина, 1988), здесь возрастает роль типа субстрата, многослойности кладок, заиления, температуры воды и воздуха, инсоляции. Гибель эмбрионов составляет от 30 до 70 %, происходит заметное увеличение доли недоразвитых, уродливых личинок и их быстрая гибель.

Проведенные исследования показали, что икра, отложенная на глубине свыше 7 м, отстает на несколько стадий или один этап в развитии. Так, в зал. Феодота были взяты пробы икры на глубине 10 и 3 м на одном разрезе. Оказалось, что икра на глубине 10 м находилась на VI этапе развития (отчленение хвостовой части тела от желточного мешка), в то время как на глубине 3 м зародыш был на VII этапе развития — глаза были пигментированы (гуанин), образовался нижний рот, разрослись лопасти грудных плавников, эмбрион активно двигался и т.д. Во время массового выклева также были взяты пробы обыкренного субстрата на глубине свыше 7 м: эмбрионы здесь еще находились на VII этапе развития. Поэтому можно отметить, что выклев личинок на нерестилищах происходит неодновременно, на глубине он несколько задерживается.

Таким образом, наибольшая смертность икры в инкубационный период (до 100 %) отмечается в I и II горизонте литоральной зоны и на обыкренных макрофитах в штормовых выбросах. В целом же по ареалу элиминация эмбрионов по этим причинам не превышает 15–17 %, так как доля нерестилищ, расположенных на литорали, у охотской сельди составляет всего 10 %.



Рис. 8. III горизонт литорали. Отливные ванны в зал. Алдома
Fig. 8. Ebb tanks in the Aldoma Bay: third level of the littoral zone

В верхней сублиторальной зоне (до глубины 10 м) на нерестилищах открытого типа смертность эмбрионов не превышает 3–5 %. Благодаря воздействию приливно-отливных течений и прибрежного Северо-Охотского течения происходит достаточная аэрация кладок икры. При отсутствии заносов льда на нерестилища и частых штормов эффективность нереста высокая.

По нашим исследованиям (2009–2011 гг.) суммарная гибель эмбрионов в период инкубации от различных факторов среды в целом по ареалу составила порядка 30–39 % (табл. 6).

Таблица 6

Гибель икры сельди в зависимости от различных факторов среды, %

Table 6

Herring eggs mortality in dependence on environmental factors, %

Фактор	Зона нереста	Гибель икры	Доля погибшей икры от общего кол-ва по ареалу
Обсыхание и температура воздуха и воды	I и II горизонт литорали	100	10
Штормовые выбросы	«	100	5–7
Заиление, механические повреждения (икра на иле, песке, камнях), обрастание перифитонном*	III горизонт литорали и верхняя сублитораль	30–70	3
Опадание икры с макрофитов при многорядных кладках	Верхняя сублитораль	80–100	1
Средняя гибель икры на нерестилищах открытого типа	«	3–5	10–15
Средняя гибель икры на нерестилищах закрытого типа	«	10–15	
Средняя гибель икры на нерестилищах закрытого типа в «заморных» зонах	«	30–40	
Занос льда на нерестилища	Все горизонты литорали и верхняя сублитораль	80–100	–
Выедание икры рыбами, беспозвоночными, птицами, животными*	То же	100	1–3
Суммарная смертность по ареалу			30–39

* По данным Л.А. Душкиной (1988).

Заключение

Ранее проведенные исследования по развитию и выживаемости сельди в период раннего онтогенеза (Галкина, 1958, 1960) подтверждаются и нашими выводами о высокой смертности эмбрионов в литоральной зоне. Но предположение Л.А. Галкиной о том, что основной зоной нереста для охотской сельди является литораль, неверно.

Отметим высокую выживаемость икры в инкубационный период в сублиторальной зоне на открытых типах нерестилищ, что установил еще Б.В. Тюрнин своими исследованиями в 1960–1980-е гг. (бухта Тунгусская).

Исследования по эмбриогенезу, которые проводились Ю.К. Бенко, Ю.Н. Богаткиным и Р.К. Фархутдиновым в 80-х гг. прошлого века в вершине зал. Алдома (закрытый тип нерестилища, т.е. там, где существует «заморная» зона), показали высокую смертность икры на естественных нерестилищах (от 22 до 90 %).

Проведенные нами исследования показали, что в зависимости от выживаемости икры в период раннего онтогенеза нерестилища охотской сельди следует, кроме географического районирования, подразделять по типу нерестилищ.

При отсутствии заноса льда и частых штормов смертность эмбрионов на нерестилищах открытого типа не превышает 5 %, что происходит благодаря достаточной аэрации вод.

На нерестилищах закрытого типа существуют «заморные» зоны — мелководные участки, часто отгороженные рифами, в которых водообмен недостаточен. Из-за высокой плотности кладок икры на субстрате и плохой их аэрации смертность эмбрионов в период инкубации здесь достигает 90 %.

Элиминация эмбрионов сельди, развивающихся в литоральной зоне (I и II горизонт), достигает 100 %.

Развитие икры, отложенной на глубине свыше 7 м, отстает в развитии на несколько стадий или на один этап.

В целом смертность эмбрионов в инкубационный период по ареалу в 2009–2011 гг. составляла около 30–39 %.

Список литературы

Атлас массовых видов водорослей и морских трав российского побережья Дальнего Востока / В.Д. Дзизюров, В.Н. Кулепанов, Т.В. Шапошникова и др. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 327 с.

Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н. Выживание эмбрионов охотской сельди *Clupea pallasii* (Val.) на искусственных нерестилищах // Сельдевые северной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО, 1985. — С. 30–40.

Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н., Фархутдинов Р.К. Биологические основы применения искусственных нерестилищ для воспроизводства охотской сельди // Биол. моря. — 1987. — Т. 1. — С. 56–61.

Галкина Л.А. Размножение и развитие охотской сельди // Изв. ТИНРО. — 1960. — Т. 46. — С. 3–40.

Галкина Л.А. Размножение и ранние этапы развития сельди в северных районах Охотского моря : отчет о НИР / ТИНРО. — Инв. № 6190. — Владивосток, 1958. — 208 с.

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

Крыжановский С.Г. Материалы по развитию сельдевых рыб : монография. — М. : АН СССР, 1956. — 253 с.

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

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

Тюрнин Б.В. Материалы по биологической характеристике сельди Аянского района // Изв. ТИНРО. — 1965б. — Т. 59. — С. 82–91.

Тюрнин Б.В. Материалы по размножению охотской сельди : отчет о НИР / МоТИНРО. — Инв. № 561. — Магадан, 1958. — 68 с.

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

Тюрнин Б.В. О причинах снижения запасов охотской сельди и мерах по их восстановлению // Биол. моря. — 1980. — Т. 2. — С. 69–84.

Тюрнин Б.В. О продолжительности стадий и этапов эмбрионального периода развития охотской сельди // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 196–204.

Тюрнин Б.В. Структура нерестовой популяции сельди северо-западной части Охотского моря, ее динамика и биологические основы прогнозирования улова : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — 23 с.

Фархутдинов Р.К. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди : дис. ... канд. биол. наук. — Хабаровск, 2005. — 220 с.

Фархутдинов Р.К., Пастырев В.А., Щетинина Т.М. Паспортизация естественных нерестилищ сельди в северо-западной части Охотского моря (сводный отчет по материалам 1966–1995 гг.) : отчет о НИР / МоТИНРО. — Инв. № 2468. — Магадан, 1996. — 112 с.

Поступила в редакцию 2.05.12 г.