

УДК 597.553.1–116(265.51)

И.К. Трофимов
(КамчатНИРО, г. Петропавловск-Камчатский)

О ВЛИЯНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЕННОСТИ ВОДЫ, КАЧЕСТВА НЕРЕСТОВОГО СУБСТРАТА НА РАЗМНОЖЕНИЕ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ

На основе обобщения литературных данных и собственных наблюдений показано, что пределы изменений температуры воды в период массового нереста тихоокеанской сельди (май—июнь) составляют минус 1,8 — плюс 17,8 °С. Этот диапазон почти совпадает с температурными условиями круглогодичного обитания данного вида. Под влиянием низких температур морской воды нерест сельди происходит на литорали, опресняемых береговым стоком участков побережья: в лагунах, заливах и эстуариях. В качестве субстрата для размножения сельдь использует различную водную растительность, видовой состав которой зависит только от расположения нерестилищ. При отсутствии или нехватке растительного субстрата она откладывает икру на камни, гальку и даже песок.

Trofimov I.K. On the influence of water temperature and salinity, and of spawning substrate quality on reproduction of Pacific herring // *Izv. TINRO*. — 2006. — Vol. 146. — P. 111–121.

Water temperature varies in wide range from -1.8° to $+17.8^{\circ}$ °C in the period of mass spawning of Pacific herring (May—June). In conditions of low temperature, the herring spawn in lagoons, bays, estuaries, and in the littoral zone, where salinity is low. Spawning substrate quality also depends on the location of spawning grounds, because of different species composition of water plants, which are the preferable substrate for herring (stones, pebbles, or sand are used as spawning substrate in conditions of absence or deficiency of the plant substrate).

При исследовании репродуктивной биологии тихоокеанской сельди особое внимание всегда уделялось факторам, определяющим места, сроки, массовость нерестовых подходов, выживание отложенной икры. В полевых исследованиях в качестве таких факторов обычно выбирались температура, соленость воды и качество нерестового субстрата. Их влиянию на нерестовое поведение сельди посвящено большое количество литературы (Амброз, 1931; Тюрнин, 1965, 1973; Alderdice, Velsen, 1971; Най, 1985; Душкина, 1988; и др.). Однако действие каждого из перечисленных факторов трактуется авторами неоднозначно. Это вносит путаницу в представление о нересте сельди и ставит под сомнение наличие связей между ним и этими факторами. Настоящая работа является попыткой обобщить все имеющиеся сведения по вопросам влияния температуры, солености и качества нерестового субстрата на нерестовое поведение тихоокеанской сельди.

Температура и соленость

В настоящее время род *Clupea* делят на два вида — тихоокеанский *Clupea pallasii* (малопозвонковый) и атлантический *Clupea harengus* (многопозвонко-

вый) (Пономарева, 1951; Никольский, 1971; Марти, 1980; и др.). При детальном рассмотрении деление этого рода на виды по количеству позвонков является весьма условным, поскольку и у атлантической сельди имеются формы с небольшим их количеством, поэтому чаще в качестве основного признака выделяют особенности размножения. Тихоокеанская сельдь размножается в эстуариях и лагунах, вблизи от устьев рек, атлантическая — откладывает икру в открытом море на значительно большей глубине. Таким образом, икра первого вида развивается в условиях распресненных прибрежных вод с хорошей перемешиваемостью и более быстрым и значительным прогревом. Икра второго вида развивается на большей глубине при более низкой, но тем не менее более стабильной и положительной температуре.

Объектом нашего исследования является тихоокеанский вид, который населяет не только Тихий океан, но и арктическое побережье Америки, Азии, Европы, и в дальнейшем основное внимание будет уделено наиболее существенным исследованиям влияния температуры и солености воды на его репродуктивную биологию.

А.Н. Световидов (1952), Э.А. Оявеер (1988) и Джонс (Jones, 1972) считают, что нерест сельди на мелководьях является адаптивной реакцией, связанной с эвригалинностью ее гамет и эмбрионов, более высокими температурой и продуктивностью этих вод вследствие опресняющего и тепляющего влияния на них берегового стока. Позднее Рупер с соавторами (Rooper et al., 1999) утверждали обратное — нерест сельди на мелководьях не является приспособлением к температурным условиям во время эмбриогенеза, а выживание эмбрионов более всего зависит от глубины. Большинство же исследователей, занимавшихся изучением нереста малопозвонковой сельди, отмечали, что больше всего на нерестовое поведение сельди влияет температура воды (Галкина, 1959; Haegele, Schweigert, 1985; Hay, 1985; Душкина, 1988; Оявеер, 1988; Hay et al., 2001; Norcross, Brown, 2001; Farkhutdinov, Belyaev, 2002; Hoshikawa et al., 2002a; Ившина, 2003; и др.).

Судя по данным довольно подробного обзора Хэй (Hay, 1985) по репродуктивной биологии тихоокеанской сельди, диапазон температур, при которых она размножается, весьма широк и в целом характеризуется положительными значениями — 0–12,0 °С. Однако этот диапазон не очень точен.

По сведениям из других источников (табл. 1), пределы изменений температуры воды в период нереста тихоокеанской сельди составляют минус 1,8 — плюс 17,8 °С и почти совпадают с температурными условиями круглогодичного обитания этого вида в Северной Пацифике.

Довольно часто встречаются указания на нерест сельди при отрицательной температуре воды, которые противоречат мнению о том, что для размножения она выбирает мелководья вследствие их более высокой температуры (Амброз, 1931; Пономарева, 1951; Фридлянд, 1951; Посадова, Чупышева, 1982; Посадова, 1983, 1985, 1989; Науменко, 2001).

Однако, все литературные источники, касающиеся размножения тихоокеанской сельди и имеющие данные о солености воды в этот период, свидетельствуют о связи ее нереста с распресненными водами или водами, соленость которых ниже морской (табл. 2).

По наблюдениям Б.В. Тюрнина (1965) и Т.Ф. Качиной (1981), сельдь во время нереста избегает совершенно пресной воды в устьях небольших рек, хотя и нерестится в непосредственной близости от них. И.А. Пискунов (1954) наблюдал нерест сельди в устье небольшой реки и отмечал, что полное опреснение нерестилищ во время отлива не оказывает на икру какого-либо влияния. И наоборот, Б.В. Тюрнин (1965) отмечал, что в годы особенно сильного развития берегового ледового припая сельдь размножалась на значительном удалении от берега, на большой глубине и при большей солености. На таких нерестилищах

икра почти полностью погибала. Указания на низкую соленость воды в период размножения тихоокеанской сельди имеются и в больших сводках по ее биологии (Световидов, 1952; Душкина, 1988).

Таблица 1

Пределы изменений температуры воды во время нереста тихоокеанской сельди, °С

Table 1

Limits of changes of temperature of water during spawning of Pacific herring, °С

Название популяции или группы сельди	Пределы изменения температуры воды в период нереста, °С	Источник данных
Оз. Нерпичье	1,6–13,4	Наши данные, 1994
Охотская	0,5–14,0	Аюшин, 1947; Farkhutinov, Belyaev, 2002
Оз. Калыгирь	1,7–13,5	Упрямов, 1986
Оз. Ноторо	4,0–16,0	Каппо, 1989
Гижигинско-камчатская	2,0–17,0	Правоторова, 1965
Зал. Байкал (о. Сахалин)	0,2–17,8	Фролов, 1968
Малопозвонковая	-0,3–+5,0	Пономарева, 1951
Зал. Петра Великого	-1,7–...	Посадова, Чупышева, 1982
Корфо-карагинская	От отрицательной до +10,0	Науменко, 2001
Зал. Петра Великого	-1,8–+0,7	Амброз, 1931
У побережья о. Сахалин	Начало нереста при отрицательной температуре	Фридлянд, 1951

Таблица 2

Пределы изменений солености воды во время нереста тихоокеанской сельди, ‰

Table 2

Limits of changes of salinity of water during spawning of Pacific herring, ‰

Нерестовый водоем	Пределы изменений солености	Источник данных
Ныйский залив (о. Сахалин)	14,4–20,0	Гриценко, Шилин, 1979; Ившина, 2003
Зал. Чихачева (побережье Хабаровского края)	18,4–29,5	Ившина, 2002
Оз. Калыгирь (п-ов Камчатка)	2,0–21,2	Упрямов, 1986
Оз. Нерпичье (п-ов Камчатка)	0,8–3,5	Наши данные, 1994
Тауйская губа (северное побережье Охотского моря)	1,3–27,0	Ковалев, 1973
Заливы Корфа, Анапка, Уала (Берингово море)	4,2–31,0	Качина, 1981
Гижигинская губа (северное побережье Охотского моря)	2,1–28,1	Пискунов, 1954
Западное побережье Охотского моря	9,0–32,2	Тюрнин, 1965
Юго-западный берег о. Сахалин	10,6–33,3	Фридлянд, 1951

Для сравнения интересно отметить, что атлантическая сельдь, нерест которой происходит в море на банках при морской солености (32,2–35,3 ‰), более stenothermna и размножается в диапазоне температур 4,3–8,1 °С (Душкина, 1988). Изменение температуры на 1,0 °С может вызвать изменение в нерестовом поведении этого вида. Осенненерестующая раса сельди Балтийского моря, нерест

которой происходит на банках при высокой морской солености, размножается в более узких пределах изменений температуры и при более высоких ее значениях, чем весеннерестующая раса, откладывающая икру, как и тихоокеанская сельдь, на распресненных мелководьях (Оявеер, 1988).

Проанализировав пределы колебаний солености и температуры воды на нерестилищах сельди в Северной Пацифике, Алдердайс и Велсен (Alderdice, Velsen, 1971) установили, что тихоокеанская сельдь размножается при больших вариациях температуры и солености, чем атлантическая. Они провели ряд лабораторных наблюдений за влиянием солености и температуры на эмбриогенез и развитие личинок тихоокеанской сельди и выявили, что разным этапам и стадиям развития соответствуют свои оптимальные пределы колебаний этих факторов. В целом, по их экспериментальным данным, оптимальными значениями температуры и солености для икры и личинок тихоокеанской сельди являются соответственно 5,5–8,7 °C и 13,0–19,0 ‰. Таким образом, распреснение является обязательным условием размножения тихоокеанской сельди.

По мнению А.И. Кафанова с соавторами (2003), пониженная соленость является фактором, нейтрализующим неблагоприятное влияние низких температур на различные виды бореальных моллюсков. Замечено, что в Белом море совместное действие температуры и солености играет решающую роль в вертикальном распределении различных бореальных видов и популяций моллюсков (Бабков, Луканин, 1985). Очевидно, что нерест сельди в эстуариях и лагунах также обусловлен совместным действием температуры и солености. Влиянием солености можно объяснить связь между величиной приливов и началом нереста корфо-карагинской сельди (Панин, 1950; Заочный, 1976; Бонк, Золотов, 2000). В большинстве случаев массовый нерест сельди данной популяции происходит в дни наибольших колебаний уровня моря, когда распресненные речным стоком воды распространяются на максимальную акваторию и глубину.

Таким образом, направление кайнозойского экогенеза малопозвонкового и многопозвонкового видов рода *Clupea*, первую попытку объяснить причины и тенденции которого сделал Ю.Ю. Марти (1966), в чем-то повторяет таковое у термотропных видов беспозвоночных животных Северной Пацифики. Часть последних в условиях ледникового похолодания приспособилась к условиям пониженной солености и сохраняет в лагунах реликтовый характер своего былого распространения (Carter, 1966; Ярвекюльг, 1979, цит.: по Кафанов и др., 2003). Другая часть мигрировала в глубоководные районы с более высокими и постоянными значениями температуры. Нетрудно заметить, что особую роль в этом процессе названные авторы уделяют не просто распресненной прибрежной или эстуарной зоне, которой может оказаться и открытый участок морского побережья, а именно лагунам, как водоемам, защищенным от прямого воздействия соленых морских вод полосой наносной суши или косой. “Лагуны ... играли роль своеобразных рефугиев для термотропных элементов биоты...” (Кафанов и др., 2003, с. 46). В связи с вышесказанным необходимо упомянуть о роли, которую играют лагуны и в размножении тихоокеанской сельди.

Привязанность к лагунам или небольшим заливам (по своей геоморфологии часто также являющимся лагунами или имеющим сходный с ними гидрологический режим) популяций так называемой прибрежной формы тихоокеанской сельди очевидна (Науменко, 2001; Трофимов, 2004). Они не только размножаются, но и зимуют в этих водоемах. В некоторых случаях может показаться, что сельдь, зайдя в лагуны осенью, просто не может выйти в море до весны, поскольку устье протоки, соединяющей лагуну с морем, бывает занесено галькой и песком. Однако наблюдения показывают, что даже в случаях, когда озерная протока открывается задолго до нереста, сельдь не покидает лагуну, не выметав икру (Крашенинников, 1949; Седова и др., 2003; Трофимов, 2003). Судя по встречаемости отдельных особей сельди с текучими половыми продук-

тами в лагунах в июле, М.А. Седова с соавторами (2003) и Э.Р. Ившина (2003) полагают, что нерест сельди в оз. Виллой и Ныйском заливе в отдельные годы может продолжаться до июля.

Необходимо добавить, что даже внутри некоторых из этих водоемов, имеющих относительно небольшую соленость по сравнению с морскими водами, сельдь выбирает для нереста мелководья, находящиеся в непосредственной близости от устьев наиболее крупных рек и ручьев. Это явление отмечалось для камчатских озер (лагун) Нерпичье, Калыгирь и Виллой (Трофимов, 2003, 2004). Глубина откладки икры в этих водоемах также связана с участками мелководий, находящихся под влиянием пресного стока. Сельдь не размножается на глубинах более 3 м, где вода отличается большой соленостью (Упрямов, 1986; Трофимов, 2003).

Менее четко связь с лагунами проявляется при размножении некоторых многочисленных популяций морской формы сельди, зимующих в море, и тем не менее она существует. Так, нерестилища корфо-карагинской популяции сельди делят на три типа: лагунные, береговые закрытые и береговые открытые (Прохоров, 1967; Качина, 1981; Науменко, 2001). Несмотря на значительное преобладание по площади нерестилищ второго типа, ведущую роль в воспроизводстве данной популяции играют лагунные нерестилища, где даже в годы высокой численности размножалось более 90 % производителей. Смертность икры, отложенной на нерестилищах двух других типов, значительно выше из-за волнового воздействия (здесь часто случаются выбросы нерестового субстрата вместе с икрой на берег) и откладки ее на наименее благоприятный субстрат. Основные нерестилища гижигинско-камчатской сельди расположены в многочисленных бухтах и заливах Гижигинской губы, испытывающих влияние обильного речного стока (Правоторова, 1965; Вышегородцев, 1994; Смирнов, Белый, 2004; и др.). Нерест сахалино-хоккайдской сельди происходит у юго-западного побережья о. Сахалин и в зал. Анива (Ivshina, 2002). Первый, самый большой, нерестовый участок, несмотря на малоизрезанный берег в этой части острова, является своеобразной лагуной, отгороженной от остальной части Татарского пролива протяженной рифовой грядой и отличающейся сильным распреснением (Фридлянд, 1949; Основные черты ..., 1961; Голиков и др., 1985). Именно этот нерестовый участок является самым благоприятным для воспроизводства данной популяции (Ivshina, 2001). Наиболее крупные нерестилища охотской сельди расположены в лагунах и эстуарных зонах рек у западного и северо-западного побережий Охотского моря (Тюрнин, 1973). Надо также добавить, что лагуны, помимо своеобразных температурного и соленостного режимов, необходимых для успешного нереста тихоокеанской сельди, защищают икру от вредного волнового воздействия (Haegele, Schweigert, 1985).

Качество нерестового субстрата

Считается, что одним из важнейших условий успешного нереста тихоокеанской сельди является наличие нерестового растительного субстрата определенного вида (Blaxter, Holliday, 1963; Нау, 1985; Науменко и др., 1991; Науменко, 2001). Это суждение основано на том, что его выбор сельдью осуществляется посредством соприкосновения с ним телом (Фридлянд, 1951), нижней челюстью (Галкина, 1959) или брюшными и анальным плавниками (Stacey, Hourston, 1982). Субстраты, способные вызвать наибольшее возбуждение, и являются предпочитаемыми. К таковым данные авторы чаще всего относят морские травы. Однако существует и другое мнение — что этот вопрос изучен недостаточно и что сельдь действительно предпочитает откладывать икру на водные растения, но среди их многочисленных видов предпочитаемых нет (Haegele, Schweigert, 1985). “Предпочитаемым” на нерестилище, как правило, оказывается растение, преобладающее по численности и биомассе среди других растений.

Корфо-карагинская сельдь предпочитает откладывать икру на листья морской травы zostеры *Zostera marina* и *Z. nana* (Качина, 1981; Науменко, 2001; Клочкова, Бонк, 2003; Клочкова и др., 2004). Данный вид субстрата является самым благоприятным для выживания ее эмбрионов. Максимальная плотность кладок икры на этом растении может достигать 9 млн икринок на 1 м². Однако в районе размножения корфо-карагинской сельди наибольшего развития эти растения достигают в лагунах или на лагунных нерестилищах (Науменко, 2001). Ранее уже говорилось о важности лагун в воспроизводстве корфо-карагинской сельди. Поэтому не случайно, что в годы низкой численности данной популяции, когда основная часть производителей размножается в лагунах, до 80 % икры откладывается на zostеру, остальное — на бурые водоросли и камни. При более высоких уровнях запаса или в случаях, когда участки в лагунах, покрытые zostерой, заняты льдом, возрастает доля икры, отложенной на последние виды субстрата, поскольку возрастает доля производителей, размножающихся в мористых участках заливов, где травы уступают по численности и биомассе водорослям (Качина, 1981; Клочкова и др., 2004).

Морские травы в северо-западной Пацифике представлены двумя родами: *Zostera* и *Phyllospadix* (Кизеветтер и др., 1981). Виды обоих родов часто используются сельдью в качестве главного нерестового субстрата. Выше говорилось о роли zostеры в воспроизводстве корфо-карагинской сельди. В зал. Петра Великого и в заливах северо-восточного Сахалина сельдь откладывает икру преимущественно на zostеру (Посадова, 1985; Ившина, 2003). У берегов Японии она нерестится на травы обоих родов (Ямагучи, 1926; Blaxter, Holliday, 1963; Lisuka, Morita, 1991; Hoshikawa et al., 2001, 2002a).

Как правило, травы образуют значительные по площади “чистые заросли” (Кизеветтер и др., 1981). В южных районах воспроизводства сельди морские травы распространены шире, чем в северных. Они населяют лагуны, бухты, заливы, встречаются и у открытых побережий, в литорали и верхней части сублиторали, до глубины около 20 м. В высокобореальных районах их распространение в значительной мере ограничено бухтами, заливами и лагунами, причем в последних они достигают максимальной плотности и растут от верхнего горизонта литорали (Ушаков, 1953; Лысенко, 1985). Таким образом, предпочтение сельдью морских трав в качестве нерестового субстрата не случайно, поскольку их распространение совпадает с областью размножения сельди и, кроме того, они являются одними из самых массовых и продуктивных представителей фитобентоса литорали, а также большинства лагун и эстуариев северо-западной Пацифики (Лысенко, Матюшин, 1984; Лысенко, 1985; Кафанов и др., 2003).

Хорошим подтверждением вышесказанному являются исследования японских ученых на нерестилищах сельди в зал. Ишикари (западное побережье о. Хоккайдо) (Hoshikawa et al., 2002b). Сельдь откладывала икру в прибрежной части залива на глубине 0,5–3,0 м, где наибольшее распространение имел филлоспадикс. Глубже и дальше от берега, где доминировали ламинариевые, икра встречалась реже.

В качестве примера можно использовать также видовой состав растений, служащих субстратом для размножения сельди в Охотском море. Здесь (исключая некоторые популяции, населяющие о. Сахалин) сельдь откладывает икру на различные виды бурых и красных водорослей. Среди последних охотская популяция предпочитает цистозиру *Cystoseira crassipes* (Суховеева, 1976), гижигинско-камчатская — ламинариевые, фукус, хондрус и птитоту (Вышегородцев, 1994; Смирнов, Белый, 2004). По нашим наблюдениям, в эстуарной зоне рек Хайрюзова, Японка, Ковран на западном побережье Камчатки сельдь откладывала икру на бурую водоросль десмарестию *Desmarestia intermedia* (определена Н.Г. Клочковой). В июне 2000 г. штормовые выбросы в этом районе состояли в основном из обильных слоевищ десмарестии и представляли собой вал протяженностью

более 18 км, шириной около 1 м и высотой до 30 см. На других водорослях икры не наблюдалось.

В камчатских лагунах — озерах Калыгирь и Вилюй — распространение морских трав связано с небольшими и наиболее осолоняемыми участками, прилегающими к протокам, связывающим эти водоемы с морем. Однако нерест сельди наблюдался по всей акватории этих водоемов, на участках литорали, вблизи от устьев рек и ручьев (Трофимов, 2003, 2004). При этом в оз. Калыгирь в качестве нерестового субстрата использовались в равной мере zostера, уруть *Myriophyllum* sp. (определена Н.Г. Ключковой) и нитчатые зеленые водоросли рода *Urospora*. По наблюдениям В.Е. Упрямова (1986), кладки со средней плотностью 14,4–39,1 тыс. икринок на 1 м² более или менее равномерно распределялись в этой лагуне на участках литорали длиной 140–1000 м, шириной 10–15 м и глубиной до 3 м. По нашим данным, в оз. Вилюй 1–2 июня 1997 г. сельдь нерестовала у берега, в свободной ото льда мелководной кустовой части лагуны, в нескольких метрах от устья ручья, на глубинах около 0,2–2,0 м. Размеры производителей изменялись в пределах 23,0–31,0 см, средняя длина — 27,6 см. Доминировала размерная группа 28,0 см. В связи со слабым развитием водной растительности в этой части озера и полным отсутствием морских трав сельдь предпочитала откладывать икру на любые выступающие над дном предметы: ветки и корни деревьев, трубы гидротехнических сооружений, часть икры попадала на камни, песок и ил. Кладка неравномерно распределялась как у самого берега, на глубине около 20 см, так и глубже (примерно до 2 м). На всех видах субстрата, кроме песка и ила, она лежала слоями. На песке и иле встречались слипшиеся между собой и с частичками песка или детрита по несколько штук гроздь икринок.

Различие нерестовых субстратов сельди в Охотском море, Карагинском заливе Берингова моря и других названных водоемах вполне объяснимо. Сельдь использует наиболее распространенный в зоне нереста субстрат. Если в Карагинском заливе она размножается преимущественно в лагунах, где среди растений доминируют морские травы, то в Охотском море из-за высокой ледовитости его прибрежных районов распространение морских трав весьма ограничено (Кизеветтер и др., 1981; Лысенко, 1985). Они встречаются в небольших заливах, бухтах и лагунах у берегов южных Курильских островов и Сахалина, в Сахалинском и Тугурском заливах, в Тауйской губе, в западной части зал. Шелихова (небольшой участок у мыса Толстого), у западного побережья Камчатки — в бухте Квачина и в некоторых лагунах его юго-восточной части. Кроме того, нерест сельди в Охотском море происходит в основном в сублиторали, поскольку на литорали растительность может полностью отсутствовать из-за ледового, приливо-отливного и волнового воздействий (Пискунов, 1954; Галкина, 1959; Трофимов и др., 2001) или литораль в период размножения сельди может быть закрыта льдом (Тюрнин, 1973; Суховеева, 1976). Таким образом, совершенно очевидно, что для размножения сельдь предпочитает растительный субстрат, но его видовой состав в основном зависит от расположения нерестилищ, хотя при отсутствии или нехватке растительного субстрата сельдь может откладывать икру на камни, гальку и даже песок.

Выводы

Литературные данные и собственные наблюдения автора показывают, что пределы изменений температуры воды в период массового нереста тихоокеанской сельди (май—июнь) составляют минус 1,8 — плюс 17,8 °С. Этот диапазон почти совпадает с температурными условиями круглогодичного обитания данного вида. Под влиянием низких температур морской воды нерест сельди происходит на литорали опресняемых береговым стоком участков побережья: в лагунах, заливах и эстуариях. Таким образом, опреснение является фактором, компенсир-

рующим воздействием низкой температуры на нерестовое поведение тихоокеанской сельди.

В качестве субстрата для размножения сельди предпочитает использовать различную водную растительность, но видовой состав которой зависит только от расположения нерестилищ. Наблюдаемое во многих случаях предпочтение сельди в качестве нерестового субстрата морских трав необходимо рассматривать как следствие ее размножения в опресненных участках побережья (лагунах и эстуариях), являющихся также наиболее благоприятными и для обитания этих видов цветковых растений, где они образуют плотные моновидовые заросли. В случае отсутствия морских трав сельдь одинаково успешно откладывает икру на бурые, красные и зеленые водоросли, а при отсутствии или нехватке растительного субстрата она может не менее успешно выметывать икру на камни, гальку и даже песок.

Литература

Амброс А.И. Сельдь (*Clupea harengus pallasi* C. V.) залива Петра Великого: Изв. ТИНРО. — 1931. — Т. 6. — 313 с.

Аюшин Б.Н. Весенняя сельдь северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1947. — Т. 25. — С. 3–31.

Бабков А.И., Луканин В.В. Весенние изменения солёности и температуры поверхностных вод Белого моря и их влияние на распределение организмов, обитающих на литорали и в верхнем горизонте сублиторали // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика: Исследования фауны морей. — Ленинград: Наука, 1985. — Вып. 31(39). — С. 94–98.

Бонк А.А., Золотов А.О. Условия воспроизводства корфо-карагинской сельди в 90-е годы XX века: Отчет о НИР (промежуточ.) / КамчатНИРО. — Инв. № 6549. — Петропавловск-Камчатский, 2000. — 69 с.

Вышегородцев В.А. Особенности обыврения нерестового субстрата гижигинско-камчатской сельди // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 115. — С. 137–141.

Галкина Л.А. О размножении сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. — 1959. — Т. 47. — С. 86–99.

Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д. Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа южного Сахалина и их распределение // Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина: Исследования фауны морей. — Ленинград: Наука, 1985. — Вып. 30(38). — С. 4–68.

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

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

Заочный А.Н. Межгодовые изменения гидрометеорологических условий в районе обитания корфо-карагинской сельди: Отчет о НИР / КоТИНРО. — Инв. № 3492. — Петропавловск-Камчатский, 1976. — 38 с.

Ившина Э.Р. Современное состояние нерестилищ декастринской сельди (*Clupea pallasi* Val.) в зал. Чихачева (Японское море) // Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. “Прибрежное рыболовство XXI век”. — Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2002. — С. 44–53.

Ившина Э.Р. Характеристика нереста тихоокеанской сельди в заливе Ныйский (северо-восточное побережье о. Сахалин) // Тр. СахНИРО. — 2003. — Т. 5. — С. 124–132.

Кафанов А.И., Лабай В.С., Печенева Н.В. Биота и сообщества макробентоса лагун северо-восточного Сахалина. — Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2003. — 177 с.

Качина Т.Ф. Сельдь западной части Берингова моря. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 122 с.

Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова Л.П. Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей. — М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1981. — 113 с.

Клочкова Н.Г., Бонк А.А. Современный видовой состав альгофлоры в разных районах воспроизводства корфо-карагинской сельди // Тез. докл. 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 ее размножении // Докл. 4-й науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". — Петропавловск-Камчатский, 2004. — С. 57–70.

Ковалев А.Д. Соленость вод Тауйской губы и Притауйского промыслового района в летний период // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 56–65.

Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки. — М.; Л.: Изд-во Главсевморпути, 1949 (1755). — 841 с.

Лысенко В.Н. Продукция макробентоса сообщества *Zostera marina* в северо-западной части Японского моря: Дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1985. — 187 с.

Лысенко В.Н., Матюшин В.М. Сезонные изменения роста и продукция зостеры в бухте Витязь Японского моря // Биол. моря. — 1984. — № 4. — С. 38–45.

Марти Ю.Ю. Взгляды на формирование морфобиологических особенностей морских сельдей Атлантического и Тихого океанов // Тр. ПИНРО. — 1966. — Вып. 17. — С. 303–315.

Марти Ю.Ю. Миграции морских рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1980. — 248 с.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. — Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. — 334 с.

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. Всесоюз. конф. "Рациональное использование биоресурсов Тихого океана". — Владивосток: ТИНРО, 1991. — С. 120–121.

Никольский Г.В. Частная ихтиология. — М.: Высш. шк., 1971. — 472 с.

Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. — М.: ИОАН СССР, 1961. — 224 с.

Оявеер Э.А. Балтийские сельди (биология и промысел). — М.: Агропромиздат, 1988. — 206 с.

Панин К.И. Материалы по биологии сельди северо-восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 32. — С. 3–36.

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

Пономарева Л.А. О взаимоотношениях сельдей рода *Clupea* // Ученые записки Горьковского государственного университета. — 1951. — Вып. 10. — С. 175–193.

Посадова В.П. Рейсовый отчет НПС "Ариэль" по обследованию нерестилищ сельди в зал. Петра Великого в апреле—мае 1983 г. / ТИНРО. — Инв. № 18650. — Владивосток, 1983. — 22 с.

Посадова В.П. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. — Владивосток: ТИНРО, 1985. — С. 22–29.

Посадова В.П. Рейсовый отчет НИС "Ариэль" по результатам обследования нерестилищ сельди в зал. Петра Великого весной 1989 г. / ТИНРО. — Инв. № 20750. — Владивосток, 1989. — 68 с.

Посадова В.П., Чупышева Н.Г. Размножение сельди залива Петра Великого, характеристика нерестилищ, изучение причин гибели икры на естественных и искусственных субстратах: Отчет о НИР / ТИНРО. — Инв. № 18506. — Владивосток, 1982. — 43 с.

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

Прохоров В.Г. О типах нерестилищ тихоокеанской сельди // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 328–330.

Световидов А.Н. Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР. — М.; Л.: АН СССР, 1952. — Т. 2, вып. 1. — 412 с.

Седова М.А., Микодина Е.В., Смирнов Б.П. и др. О некоторых особенностях строения ооцитов сельди, нерестящейся в озере Большой Виллой (юго-восточная Камчатка) // Мат-лы конф. "Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова". — Владивосток: Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 460–468.

Смирнов А.А., Белый М.Н. Некоторые данные о нерестовом субстрате сельди Гижигинской губы Охотского моря // Мат-лы 5-й конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". — Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. — С. 310–313.

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

Трофимов И.К. О расположении мест зимних скоплений и нерестилищ сельди *Clupea pallasii* в камчатских лагунах (озерах) Нерпичье, Калыгирь и Виллой // Тез. докл. 4-й науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. — Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2003. — С. 222–223.

Трофимов И.К. Озерные сельди Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ТИНРО, 2004. — 24 с.

Трофимов И.К., Бонк А.А., Василец П.М. Особенности нереста сельди у берегов Западной Камчатки и рекомендации для ее контрольного лова ставными неводами // Тез. Междунар. науч.-практ. конф. “Прибрежное рыболовство XXI век”. — Южно-Сахалинск: Сахалинское областное книжное издательство, 2001. — С. 147–148.

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

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

Упрямов В.Е. Экология нереста и эмбриогенеза сельди озера Калыгирь (Камчатка) // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО, 1986. — С. 117–121.

Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. — Л.: АН СССР, 1953. — 459 с.

Фридлянд И.Г. Молодь рыб у западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1949. — Т. 31. — С. 193–196.

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

Фролов А.П. Распределение и условия обитания озерных сельдей в водах Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 20–34.

Ямагучи Г. Изучение биологии сельди, обитающей на острове Хоккайдо: Известия хоккайдской научно-промысловой станции. — 1926. — Т. 17. — 34 с. (Пер. с яп.)

Alderdice D.F., Velsen F.P.J. Some effects of salinity and temperature on early development of Pacific herring (*Clupea pallasii*) // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1971. — № 28. — P. 1545–1562.

Blaxter J.H.S., Holliday F.L.T. The behavior and physiology of herring and others clupeids // Advances marine biol. — 1963. — Vol. 1, № 5. — P. 261–293.

Farkhutdinov R.K., Belyaev V.A. Time of spawning run and ice-covered waters over the spawning period as factors determining the Okhotsk herring generation productivity // Proc. of the 17th Intern. Sympos. on Okhotsk sea and sea ice. — Mombetsu, Hokkaido, Japan: The Okhotsk sea and cold ocean research association, 2002. — P. 205–209.

Haegle C.W., Schweigert J.W. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1985. — Vol. 42, № 1. — P. 39–55.

Hay D.E. Reproductive biology of pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1985. — Vol. 42 (Suppl. 1). — P. 111–126.

Hay D.E., Toresen R., Stephenson R. et al. Taking stock: an inventory and review of world herring stocks in 2000 // Herring expectations for a new millennium. — Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 381–454.

Hoshikawa H., Tajima K., Kawai T. Water temperature and salinity in the spawning bed of herring (*Clupea pallasii*), and estimating of spawning period based on the water temperature // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 2002a. — № 62. — P. 113–118.

Hoshikawa H., Tajima K., Kawai T. Effect of vegetation and topography on the spawning bed selection of herring, *Clupea pallasii* // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 2002b. — № 62. — P. 105–111.

Hoshikawa H., Tajima K., Kawai T., Ohtsuki T. Spawning bed selection by Pacific herring (*Clupea pallasii*) at Atsuta, Hokkaido, Japan // Herring expectations for a new millennium. — Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 199–226.

Ivshina E.R. Decline of the Sakhalin-Hokkaido herring spawning grounds near the Sakhalin coast // Herring expectations for a new millennium. — Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 245–255.

- Ivshina E.R.** Resource condition of herring populations caught by fisheries in Sakhalin island waters (Review) // Sci. Rep. Hokk. Fsh. Exp. St. — 2002. — № 62. — P. 9–15.
- Jones B.C.** Effect of intertidal exposure on survival and embryonic development of Pacific herring spawn // J. Fish. Res. Bd Can. — 1972. — № 29. — P. 1119–1124.
- Kanno Y.** Comparison of age composition, sex ratio and growth rate among populations of herring *Clupea pallasii* in the Far Eastern waters // Nippon suisan gakkaiishi. — 1989. — № 55 (4). — P. 583–589.
- Lizuka A., Morita S.** Review of herring fishery and its biological research in Japan // Mar. Behav. Physiol. — 1991. — Vol. 18. — P. 227–302.
- Norcross B.L., Brown E.D.** Estimation of first-year survival of pacific herring from a review of recent stage-specific studies // Herring: Expectations for a New Millennium. — Anchorage: Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 535–558.
- Rooper C.N., Haldorson L.J., Quinn II T.J.** Habitat factors controlling Pacific herring (*Clupea pallasii*) egg loss in Prince William Sound, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1999. — № 56. — P. 1133–1142.
- Stacey N.E., Hourston A.S.** Spawning and feeding behavior of captive Pacific herring, *Clupea harengus pallasii* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — № 39. — P. 489–498.

Поступила в редакцию 7.06.06 г.