

УДК 597.562.591.52

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЛИЧИНОК И ЛОКАЛИЗАЦИИ НЕРЕСТОВЫХ СТАД БЕЛОМОРСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII MARISALBI*

© 2011 г. С. А. Евсеенко, А. В. Мишин

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва

E-mail: evseenko@ocean.ru

Поступила в редакцию 24.03.2011 г.

По материалам ихтиопланктонных съёмок, проведённых в июне 2004–2005, 2007, июне–июле 2010 и июле 2011 гг., изучены особенности распределения личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* в прибрежных и открытых районах Белого моря. Основные скопления личинок обнаружены в Кандалакшском заливе в июне 2004–2005 и 2007 гг. В Онежском и Двинском заливах, обследованных в июне 2007 г. численность личинок была довольно низкой. В июне–июле 2010 и июле 2011 гг. в этих заливах, а также за их пределами (в открытых водах Бассейна Белого моря и в сопредельных с ними районах Горла) личинки беломорской сельди отсутствовали. В пределах Кандалакшского залива из года в год наблюдались два разобщённых скопления личинок, разрыв между которыми проходил в открытой части залива по разрезу губа Чупа – губа Умба. Одно из скоплений личинок занимало куттовую часть залива, а второе – предустьевые и устьевые участки губы Чупа. Предполагается, что эти скопления есть следствие нереста двух самостоятельных нерестовых группировок беломорской сельди, нерестующих в обособленных друг от друга районах Кандалакшского залива. Нахождение основной массы личинок беломорской сельди в пределах Кандалакшского залива и их практически полное отсутствие на границе залива с Бассейном Белого моря, равно как на границах Онежского и Двинского заливов с Бассейном свидетельствуют в пользу существующей гипотезы об отсутствии обмена личинками между стадами беломорской сельди, нерестящимися в крупных заливах Белого моря. Удержанию личинок в пределах мелководий Кандалакшского залива способствует система двухслойной циркуляции вод, существующая в районах нереста сельди в губах – заливах эстуарного типа. Их вынос за пределы Онежского и Двинского заливов может ограничиваться присутствием фронтальных разделов на их границах с Бассейном.

Ключевые слова: беломорская сельдь, личинки, распределение, численность, популяционная структура.

Беломорская сельдь *Clupea pallasii marisalbi* относится к числу наиболее массовых видов рыб Белого моря и составляет здесь в отдельные годы основу рыбного промысла. Традиционно разделение сельди на “крупную” и “мелкую” группировки, или расы (Рабинерсон, 1925; Дмитриев, 1946; Тамбовцев, 1975; Мухомедияров, 1975а; и др.), отличающиеся как размерами, так и сроками нереста.

Несмотря на обилие работ по воспроизводству беломорской сельди, сведения о распределении её личинок весьма немногочисленны. Имеющиеся данные касаются встречаемости и численности, главным образом, предличинок и личинок мелкой сельди в районах её нерестилищ в Кандалакшском (Алтухов, 1963б, 1975; Тамбовцев, 1975), Онежском (Казанова, 1957; Мухачева, 1957; Трошков и др., 2000) и Двинском заливах (Парухина, 2003), а также распределения личинок на небольших по площади акваториях Кандалакшского залива – в проливе Великая Салма (Соин, Кублик, 1986), Ругозерской губе (Бурькин, Куб-

лик, 1991а) и в Бабьем море (Бурькин, Кублик, 1991б). О присутствии личинок сельди в прибрежных и открытых водах Кандалакшского залива сообщалось Зеленковым с соавторами (1995).

Сведения о распределении и численности личинок сельди в открытых водах Кандалакшского залива, за пределами её мелководных нерестилищ, практически отсутствуют, за исключением ограниченного массива данных, собранных здесь в начале июля 2003 г. в ходе крупномасштабной ихтиопланктонной съёмки Белого моря (Евсеенко и др., 2006). Аналогичные данные для прибрежных и открытых вод Онежского и Двинского заливов очень немногочисленны (Казанова, 1957; Мухачева, 1957; Парухина, 2003). В то же время такого рода информация является существенной для выяснения степени локализации и самостоятельности стад беломорской сельди.

Следует отметить сложность вопросов дифференциации беломорской сельди, до сих пор являющихся предметом дискуссий, о чём подробно

Объём собранного ихтиопланктонного материала

Даты сбора проб	Районы сбора проб	Число	
		станций (число проб)	пойманных личинок сельди, экз.
01–07.07.2003	Кандалакшский залив, Бассейн, Горло, Воронка	64 (75)	1315
19–26.06.2004	Кандалакшский залив	100 (157)	2879
16–21.06.2005	»	57 (108)	2354
16–18.06.2006	Губы Княжая, Колвица, Чула (Кандалакшский залив)	23 (61)	620
02–20.06.2007	Кандалакшский, Онежский, Двинский заливы, Бассейн	122 (122)	601
20–25.06.2010	Кандалакшский, Онежский, Двинский заливы, Горло, Бассейн	68 (68)	7
18–23.07.2010	Онежский, Двинский заливы, Бассейн, Горло	28 (28)	0
02–07.07.2011	Кандалакшский, Онежский заливы, Бассейн, Горло	60(60)	5
Всего		522 (679)	7781

будет сказано ниже. Вкратце суть различий во взглядах на эту проблему сводится либо к признанию существования обособленных группировок сельди (стад, форм или рас) в пределах крупных заливов Белого моря (Аверинцев, 1927, 1928; Дмитриев, 1946; Тамбовцев, 1975; Мухомедияров, 1975а, 1975б; и др.) или даже особых подвидов и видов (Душкина, 1975), либо к их объединению в единую полиморфную беломорскую популяцию сельди (Лапин и др., 1963; Надёжин, 1963; Лапин, 1966, 1971; Лапин, Чепракова, 1967; Чепракова, 1971). В качестве одного из аргументов в пользу их объединения среди прочих утверждается наличие обмена личинками и мальками между группировками сельди из крупных заливов Белого моря с водами стокового вдольберегового течения (Надёжин, 1963; Лапин, 1966).

В этой связи цель нашей работы состояла в изучении по материалам нескольких подробных ихтиопланктонных съёмок количественного распределения и численности личинок беломорской сельди в крупных заливах Белого моря для решения вопросов локализации и популяционной структуры беломорской сельди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы служили сборы ихтиопланктона, выполненные во всех крупных заливах, Бассейне и Горле Белого моря. Объём собранного материала и перечень обследованных районов приведены в таблице. Всего с 2003 по 2011 гг. на 522 станциях было собрано 679 проб, содержащих 7781 личинку малоизвестной беломорской сельди. В качестве орудия лова применяли коническую сеть Бонго из газа с ячейей 505 мкм и диаметром входного отверстия 61 см, снабжённую счётчиком потока воды и депрессором. Косяе лова проводили при скорости судна 2 узла от

дна до поверхности воды на мелководье или в слое 45–0 м в глубоководных районах моря. Пробы фиксировали в 4%-ном растворе формалина. Периодизация развития рыб дана по Рассу (1946). На каждой станции проведено зондирование с помощью гидрофизического зонда “SeaBird” для получения вертикальных профилей температуры и солёности воды. Карты плотности распределения личинок построены для детальных съёмок 2004, 2005 и 2007 гг. с достаточно большим числом станций.

При изложении результатов и обсуждении использованы местные названия различных стад беломорской сельди и информация об их локализации, которые установлены по результатам анализа промысловой статистики. Место и время вылова нашли отражение в названии этих сельдей. По месту вылова сельдь именуется двинской, устьянкой, онежской, покровкой, соловецкой, поньгомской, кандалакшской, мезенской, а по времени — залёдкой, егорьевской, ивановской. Имеющиеся литературные сведения о локализации нерестовых стад, сроках нереста и промысловой длине беломорской сельди (Дмитриев, 1946; Тамбовцев, 1951, 1962; Марти, 1952; Паленичко, 1957; Ерастова, 1963; Алтухов, 1975) для наглядности суммированы и представлены на рис. 1.

Основные сборы личинок сельди сделаны в Кандалакшском заливе (таблица). Судя по срокам поимки и размерному составу личинок, о чём подробнее будет сказано ниже, их следует отнести к егорьевской сельди — весенненерестующей группировке малоизвестной беломорской сельди. Расовую принадлежность личинок из Онежского и Двинского заливов мы не устанавливали из-за сходства в сроках нереста выделяемых здесь группировок сельди (рис. 1) и отсутствия между личинками морфологических отличий. В дальнейшем они будут именоваться

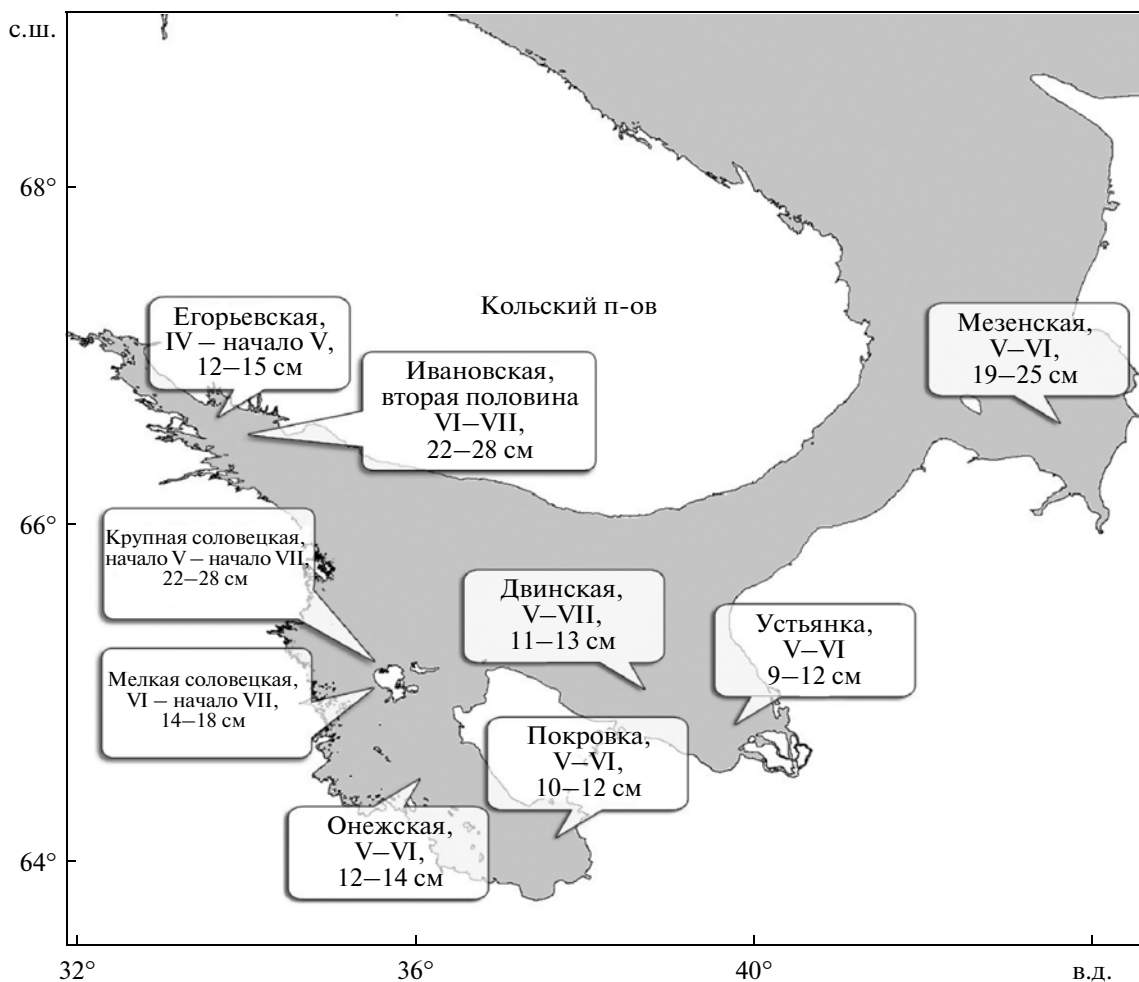


Рис. 1. Локализация нерестовых стад, сроки нереста и промысловая длина беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi*.

соответственно личинками онежской и двинской сельди.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кандалакшский залив, июнь 2004–2007 гг. и июль 2003 г. В середине июня 2004 г. максимальные скопления личинок сельди наблюдались в непосредственной близости от основных мест нереста – в кутовой части Кандалакшского залива и предустьевых районах губ Княжая, Жемчужная, Валас-ручей, Палкина, Колвица, а также в предустьевой и устьевой части губы Чупа (рис. 2а). Численность личинок сельди в кутовой части Кандалакшского залива достигала 174 экз/м² и заметно превосходила их численность в губе Чупа (55 экз/м²). Максимальная численность личинок наблюдалась при температуре поверхностного слоя воды 9–10°C (рис. 2б) и солёности 17.5–19.5‰. В уловах преобладали личинки длиной 10–12 мм.

В середине июня 2005 г. наибольшие концентрации личинок наблюдались в предустьевой ча-

сти губы Чупа, здесь они достигали 225 экз/м² при температуре 12.0–12.7°C и солёности 18–19‰. В открытых водах Кандалакшского залива повышенные концентрации личинок сельди наблюдались на отрезке губа Княжая – губа Ковда, где их численность составляла 10–50 экз/м² при температуре 12.3–13.4°C и солёности 20.3–22.0‰ (рис. 3). Наиболее многочисленными были личинки длиной 11–14 мм.

В середине июня 2007 г. характер распределения личинок сельди был такой же, как в 2003 и 2004 гг. Наибольшая численность личинок наблюдалась в кутовой части залива на акватории Кандалакшского порта (23 экз/м²), а также в губе Колвица и её устьевом районе (10–13 экз/м²) при температуре 6.7–7.5°C и солёности 19–20‰. В устьевых районах губы Чупа и сопредельных с ней водах Кандалакшского залива личинки сельди встречались редко, их численность была относительно невысокой (по сравнению с предыдущими годами) и не превышала 1.4 экз/м² (рис. 4). В уловах встречались личинки длиной от 7 до 13 мм, наибо-

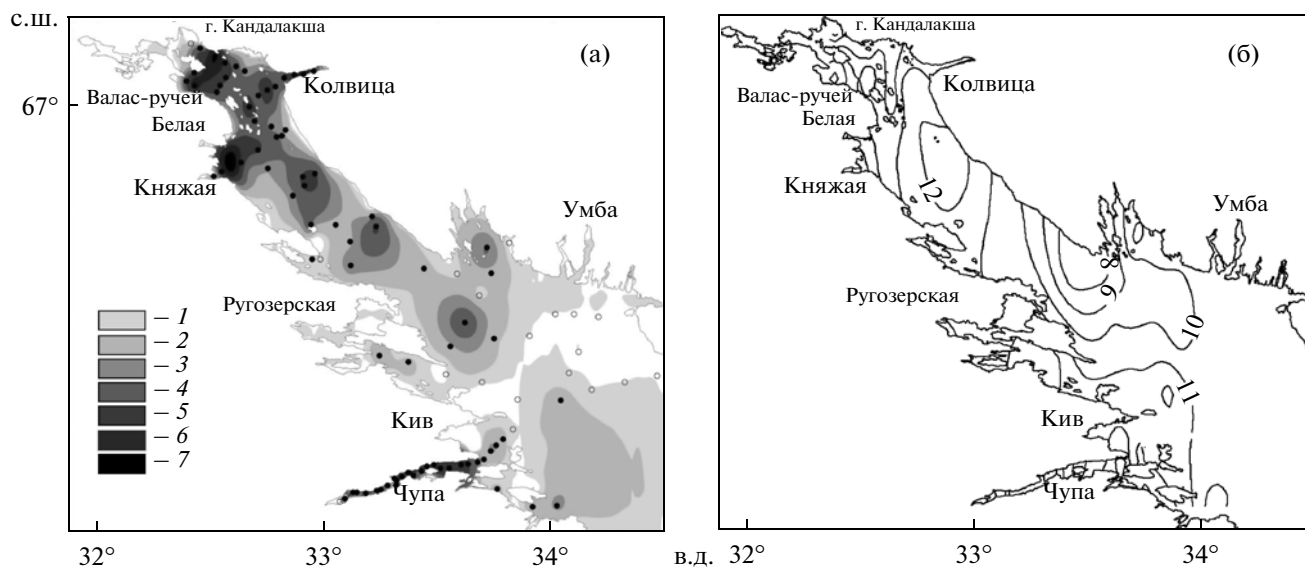


Рис. 2. Распределение и численность личинок мало позвоночной беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* (а) и температура воды на поверхности в Кандалакшском заливе Белого моря 19–22 июня 2004 г. (б). Ловы: (○) – отрицательные, (●) – положительные; численность личинок, экз/м²: 1 – 0.1–1, 2 – 2–5, 3 – 6–10, 4 – 11–20, 5 – 21–50, 6 – 51–100, 7 – 101–174.

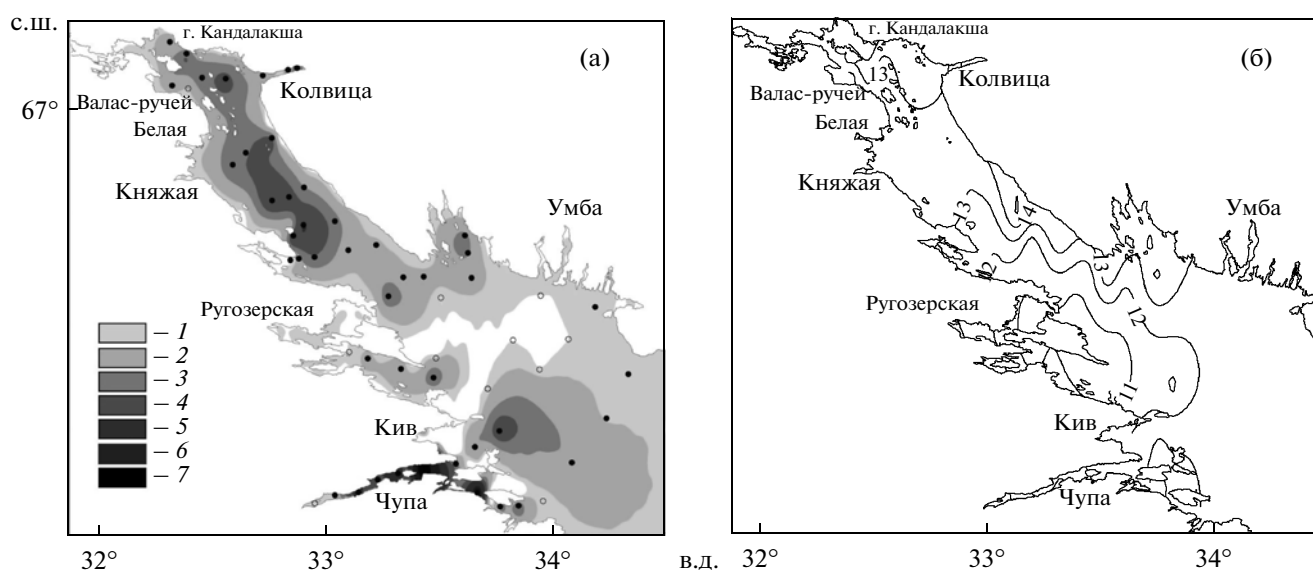


Рис. 3. Распределение и численность личинок мало позвоночной беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* (а) и температура воды на поверхности в Кандалакшском заливе Белого моря 16–21 июня 2005 г. (б). Обозначения см. на рис. 2.

лее многочисленными были личинки 7–10 мм. В целом по сравнению с предыдущими годами численность личинок сельди в Кандалакшском заливе в июне 2007 г. была самой низкой.

Низкая численность личинок сельди в июне 2007 г. по сравнению с аналогичным периодом в 2004 и 2005 гг. может объясняться многими причинами, например, снижением численности нерестового стада, повышенной смертностью во

время эмбрионального развития и первых дней жизни предличинок из-за неблагоприятных условий окружающей среды, задержкой начала массового вылупления предличинок из икры из-за пониженной температуры в период эмбриогенеза, а также низкой обеспеченностью пищей личинок. Наиболее вероятной причиной снижения численности личинок сельди могли стать неблагоприятные абиотические факторы среды, а именно темпе-

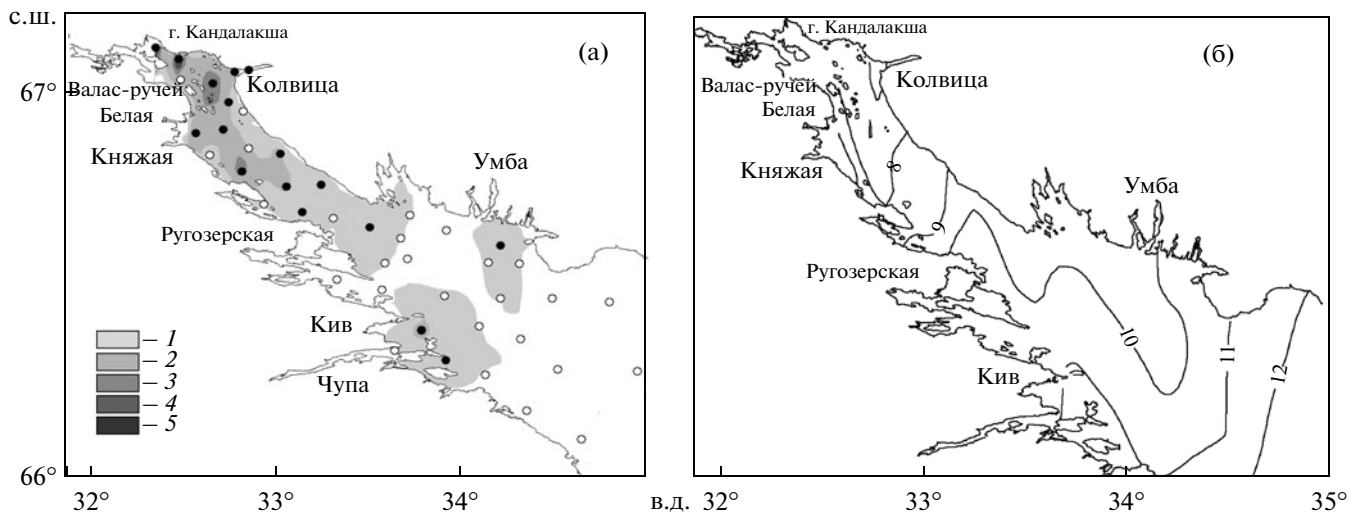


Рис. 4. Распределение и численность личинок мало позвоночной беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* (а) и температура воды на поверхности в Кандалакшском заливе Белого моря 15–22 июня 2007 г. (б). Обозначения см. на рис. 2; численность личинок, экз/м²: 1–4 – см. на рис. 2, 5 – >20.

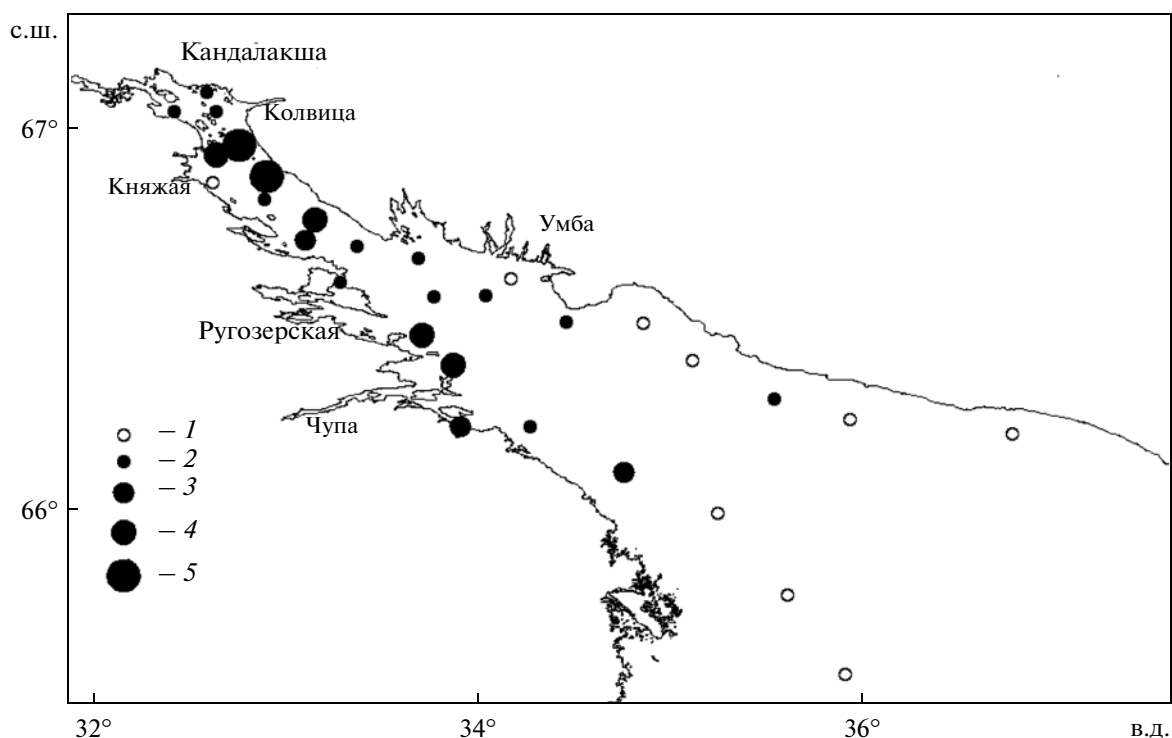


Рис. 5. Распределение и численность личинок мало позвоночной беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* в Кандалакшском заливе и сопредельных водах Бассейна Белого моря в I декаде июля 2003 г., экз/м²: 1–0, 2–0.1–1, 3–2–5, 4–6–10, 5–11–253.

ратурные условия во время их развития, поскольку температура поверхностного слоя воды в середине июня 2007 г. была заметно ниже, чем в предыдущие годы наших наблюдений (рис. 26, 36, 46).

В I декаде июля 2003 г., судя по имеющимся в нашем распоряжении материалам (Евсеенко и

др., 2006), наиболее плотные скопления личинок сельди встречались в кутовой части Кандалакшского залива численностью до 253 экз/м² (рис. 5) при температуре и солёности воды на поверхности соответственно 13.7°C и 18.3‰ и 12.9°C и 21.2‰. По направлению от кута к устью залива их чис-

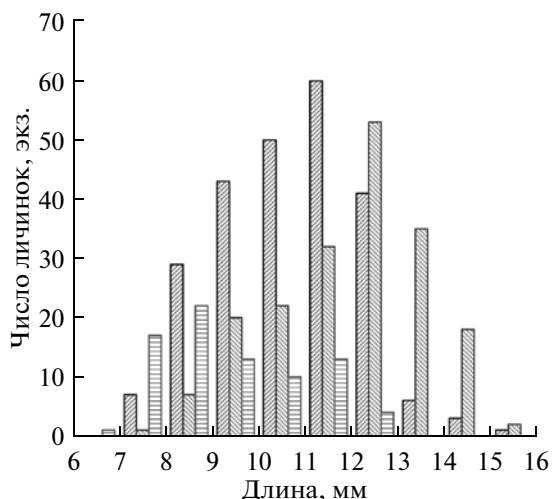


Рис. 6. Размерный состав личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* в Кандалакшском заливе Белого моря в июне 2004 (■), 2005 (■) и 2007 (■) гг.

ленность постепенно уменьшалась. Длина личинок в уловах составляла от 6 до 20 мм. Наиболее многочисленными были крупные личинки длиной от 14 до 18 мм, экземпляры длиной менее 8 мм встречались единично.

Несмотря на близкие сроки проведения съёмок в 2004–2005 и 2007 гг., размерный состав личинок в сборах разных лет заметно различался. Так, в съёмке в июне 2004 г. в пробах преобладали личинки длиной 9–12 мм, в 2005 г. – 11–13 мм, а

в 2007 г. – 7–10 мм. Судя по особенностям распределения личинок сельди в заливе (рис. 2а, 3а, 4а) и их размерному составу в эти годы (рис. 6), можно полагать, что к моменту проведения съёмки в июне 2005 г. процесс их вылупления и вынос с нерестилищ был близок к завершению, тогда как в 2004 и 2007 гг. он ещё продолжался.

Следует указать на различия в размерном составе личинок сельди из устьевых районов эстуариев (кутовая часть залива) и из открытых вод Кандалакшского залива. Так, в середине июня 2004 и 2005 гг. в кутовой части залива (вблизи нерестилищ сельди) встречались как мелкие, так и крупные личинки примерно в равном количестве, хотя здесь следовало бы ожидать преобладания личинок младших возрастных групп. В открытой части залива доминировали довольно крупные и близкие по размерам личинки, длина которых в 2004 г. составила 11–13 мм, а в 2005 г. – 12–15 мм. Обилие крупных личинок в кутовой части залива вызвано их заносом течениями открытых вод и/или их удержанием в пределах существующей в эстуариях Кандалакшского залива системы двухслойной циркуляции вод (Евсеев и др., 2009).

Онежский и Двинский заливы, июнь 2007 г. В начале июня 2007 г. (6–12 июня) в Онежском заливе места поимок личинок онежской сельди располагались вблизи берега в основном в его кутовой части (рис. 7). Повышенная численность отмечена на станциях в устьях рек Нюхча и Онега, здесь концентрация личинок достигала 30 и 10–

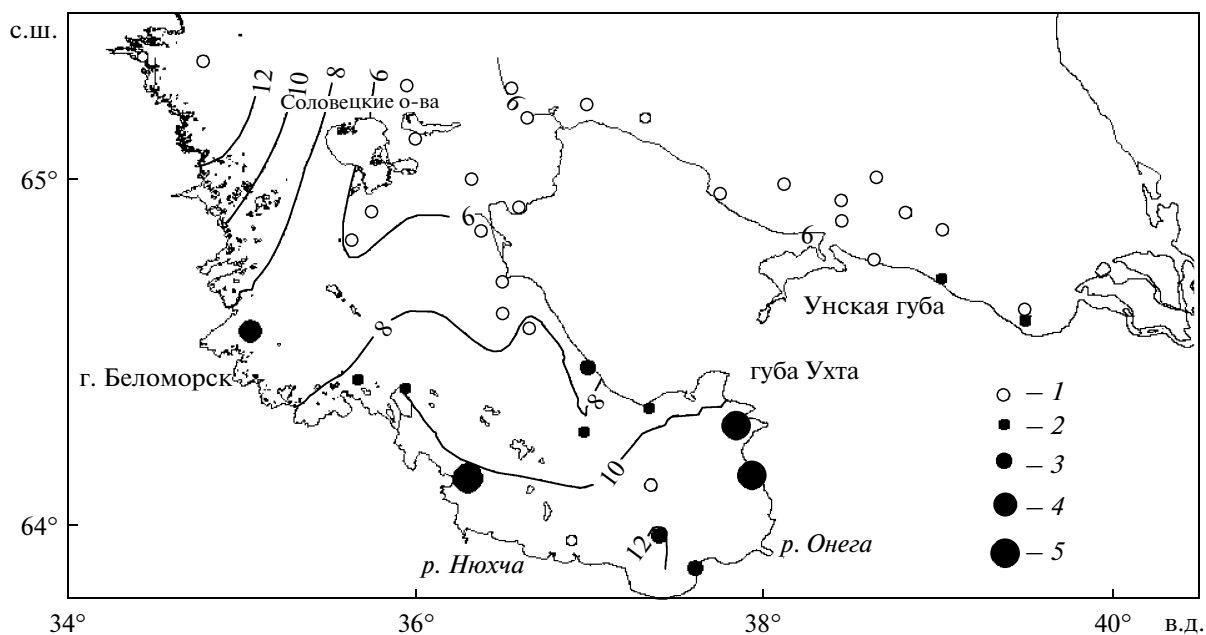


Рис. 7. Распределение и численность личинок сельди *Clupea pallasii marisalbi* (1 – 0, 2 – 0.1–1.0, 3 – 1.1–5.0, 4 – 5.1–10.0, 5 – >10.0 экз./м²) и температура воды на поверхности в Онежском и Двинском заливах Белого моря 6–12 июня 2007 г.

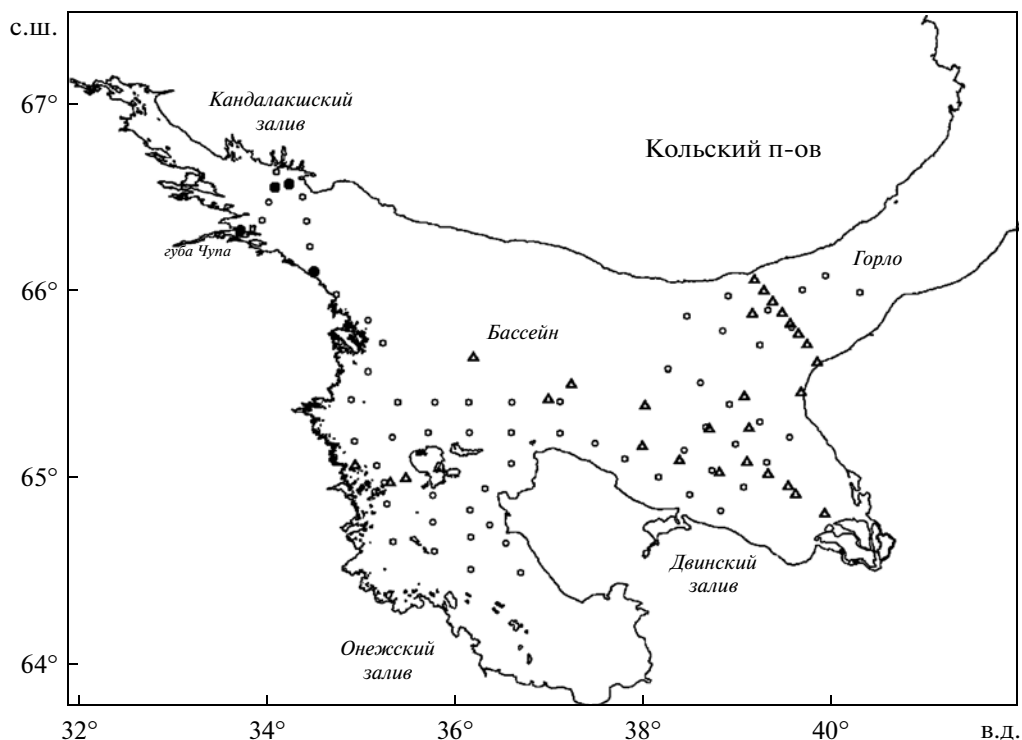


Рис. 8. Схема ихтиопланктонных съёмок в Белом море в июне и июле 2010 г.: (○, ●) – съёмка 20–25 июня, (●) – места поимок личинок беломорской малопозвонковой сельди *Clupea pallasii marisalbi*, (△) – съёмка 18–23 июля.

12 экз/м² при температуре 10.7 и 10.1°C соответственно. В остальных же местах численность личинок не превышала 5 экз/м². Длина пойманных личинок была в пределах 5–12 мм, основную массу составляли личинки длиной 6–10 мм. В районе устьевой части залива на границе с Бассейном и в районе Соловецких о-вов личинки сельди обнаружены не были. Необходимо отметить, что в этом месте наблюдалось заметное снижение температуры поверхностного слоя воды до 4–6°C, причиной которого мог быть заток холодных вод из Бассейна.

Судя по имеющейся информации, в Онежском заливе личинки сельди отмечаются практически вдоль всего Поморского берега, по всей кутовой части залива и до губы Ухта по Онежскому берегу (Казанова, 1957; Мухачева, 1957; Трошков и др., 2000; Парухина, 2003), где их численность относительно невысока, что объясняется растянутыми по времени сроками нереста и вылупления предличинок на больших по площади нерестилищах (Трошков и др., 2000).

В Двинском заливе мы обследовали только выход из Унской губы и прилежащую к нему акваторию (рис. 7), единичные личинки двинской сельди (0.5 и 0.7 экз/м²) были обнаружены только на двух станциях в кутовой части залива у восточного (Летнего) берега при температуре 10.0–10.6°C. Длина пойманных личинок была в пределах 6–9 мм.

Единичные поимки личинок двинской сельди отмечены ранее также в конце мая 2002 г. в западной части Двинского залива (Парухина, 2003).

Белое море, июнь–июль 2010 г. В результате обследования значительной акватории Белого моря, включающей не только центральные и пограничные части крупных заливов, но и часть Бассейна и Горла, личинки сельди обнаружены только в прибрежных районах Кandalакшского залива (рис. 8). Всего пойманы 7 крупных экземпляров на четырёх станциях, взятых 20–25 июня. Максимальная численность (0.5 экз/м²) отмечена на станции в устьевой части губы Чула. Размеры личинок составили 15.5–16.8 мм.

Белое море, июль 2011 г. В начале июля 2011 г. личинки сельди были пойманы только в Кandalакшском заливе. Поимки отмечены на четырёх станциях, находившихся вблизи берега, в кутовой (район губы Колвица) и центральной частях залива (рис. 9). Всего было поймано 5 личинок длиной от 11 до 30 мм. В пересчёте на единицу площади их численность на один лов составляла от 0.23 до 0.56 экз/м².

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно общепринятой точке зрения, беломорские малопозвонковые сельди представляют собой совокупность репродуктивно изолирован-

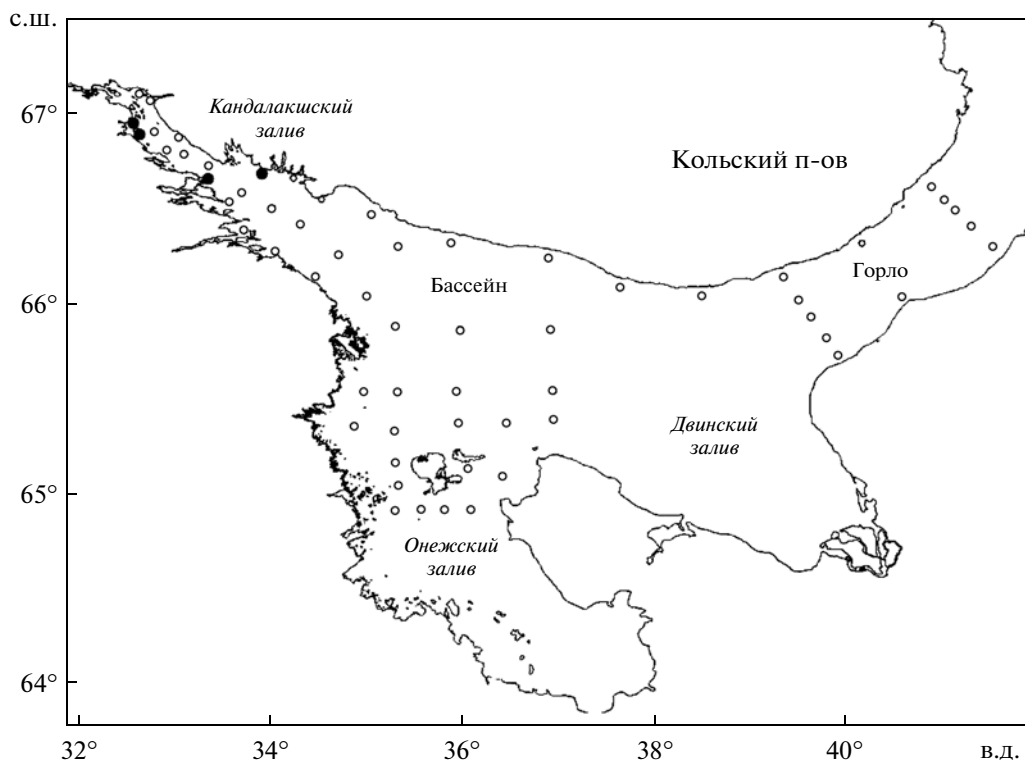


Рис. 9. Схема ихтиопланктонной съёмки в Белом море 2–7 июля 2011 г.: (○) – станции, (●) – места поимок личинок сельди.

ных популяций (Рабинерсон, 1925; Аверинцев, 1927; Дмитриев, 1935, 1946; Вильсон, 1957; Паленичко, 1957; Тамбовцев, 1957, 1975; Артемьева, 1975; Мухомедияров, 1975а, 1975б и др.) тихоокеанского подвида сельди *C. pallasii marisalbi*. Традиционно они делятся на две расы: крупную быстрорастущую и мелкую медленно растущую, которые в свою очередь в каждом заливе образуют так называемые стада (Дмитриев, 1946).

Другая точка зрения на структуру популяции беломорской сельди заключается в том, что различия между её группировками достигают подвидового, а возможно, и видового уровня (Душкина, 1975, 1988; Скворцова, 1975). К таким выводам исследователи пришли, анализируя пигментацию личинок разных стад (Душкина, 1975, 1988) и их кариотипы (Скворцова, 1975). Однако более поздние исследования кариотипа беломорской сельди (Лайус, 1987, 1997) не подтвердили выводы Скворцовой (1975) о различиях в диплоидных наборах хромосом разных стад сельди.

Существует и противоположный взгляд на локальность сельдей Белого моря, согласно которому беломорская сельдь представляет единую популяцию, особи которой в течение жизни совершают продолжительные миграции по всей акватории Белого моря. На разных этапах своего жизненного цикла сельдь населяет различные части Белого

моря, наиболее подходящие по условиям обитания в данный момент, что, по мнению ряда авторов, и объясняет морфологические и биологические различия сельдей из разных заливов (Надёжин, 1963; Лапин, 1966, 1971; Лапин и др., 1993).

Проведённые в последние годы исследования генетической структуры популяций сельдей рода *Clupea* (Семёнова и др., 2004, 2009; Андреева и др., 2009) показали, что в Белом море и юго-восточной части Баренцева моря среди мало позвоночных сельдей выделяются три генетически дифференцированные группировки: сельди Чёшско-Печорского района и внешних районов Белого моря, мелкие весеннерестующие сельди и крупные летнерестующие сельди, которые обладают специфическими биологическими чертами (Семёнова и др., 2009).

Полученные нами данные позволяют судить о распределении, численности и степени локализации личинок беломорской сельди в крупных заливах Белого моря. Сравнительный анализ данных по распределению и численности личинок весеннерестующей егорьевской сельди в Кандалакшском заливе в 2003–2007 гг. показывает, что во все годы наблюдений отмечалось постоянство в расположении их массовых концентраций, они встречались в кутовой части залива недалеко от г. Кандалакша и в губах Палкина, Валас-ручей,

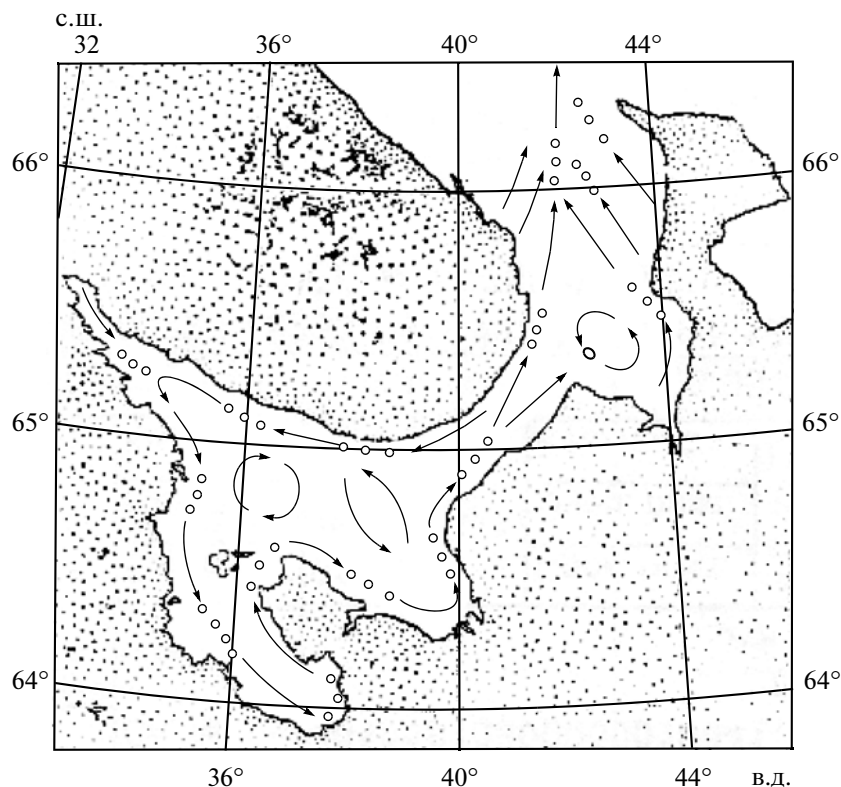


Рис. 10. Пути возможного дрейфа (→) личинок сельди *Clupea pallasii marisalbi* с постоянным стоковым течением из залива в залив и из Белого моря в Баренцево (по: Надёжин, 1963).

Колвица и Княжая. В открытых районах Канда-лакшского залива численность личинок сельди гораздо ниже, чем в его кутовой части, она заметно снижается в пограничных с Бассейном водах.

Судя по картам распределения личинок беломорской сельди (рис. 2а, 3а, 4а), в пределах Канда-лакшского залива в июне 2004–2005 и 2007 гг. существовало два разобщённых скопления личинок, локализация которых из года в год отличалась постоянством. Одно из них приурочено ко внутренним и центральным районам залива, а другое – к району губы Чупа с сопредельными водами Кандалакшского залива. Разрыв между ними проходит в открытой части залива немного западнее разреза губа Чупа – губа Умба. Примечательно, что отмеченная разобщённость в распределении личинок сельди характерна не только для середины июня, но прослеживается и в более поздние сроки, охватывающие финальные этапы планктонной фазы в развитии этого вида. Так, судя по нашим материалам (Евсеенко и др., 2006), в I декаде июля 2003 г. в Кандалакшском заливе также были обнаружены две области повышенных концентраций личинок (рис. 5), хотя границы между ними были, естественно, не столь отчётливы, как в июне 2004–2005 и 2007 гг. (рис. 2а, 3а, 4а).

Можно предполагать, что упомянутые два скопления личинок есть следствие нереста двух разобщённых группировок беломорской сельди, нерестовавших в обособленных друг от друга районах Кандалакшского залива. Данный вывод подтверждается имеющимися в литературе сведениями по локализации в заливе двух стад нерестовой беломорской егорьевской сельди, получивших название кутовое и чупинское локальные стада кандалакшской сельди (Аверинцев, 1928; Мухомедяров, 19756). Существует и иная точка зрения, согласно которой сельдь, нерестующая в губе Чупа, составляет часть одного стада, общего для всего Кандалакшского залива (Алтухов, 1963а).

Следует подчеркнуть, что в июне 2004–2005 гг. при высокой численности личинок беломорской сельди в Кандалакшском заливе на границе залива с Бассейном их численность была очень низкой, что свидетельствует об отсутствии массового выноса личинок за пределы залива. На наш взгляд, их удержанию в пределах мелководий Кандалакшского залива способствует система двухслойной циркуляции вод, существующая в районах нереста сельди в губах – заливах эстуарного типа. Как установлено нами в ходе специальных исследований пространственного (горизонтального и вертикального) распределения ли-

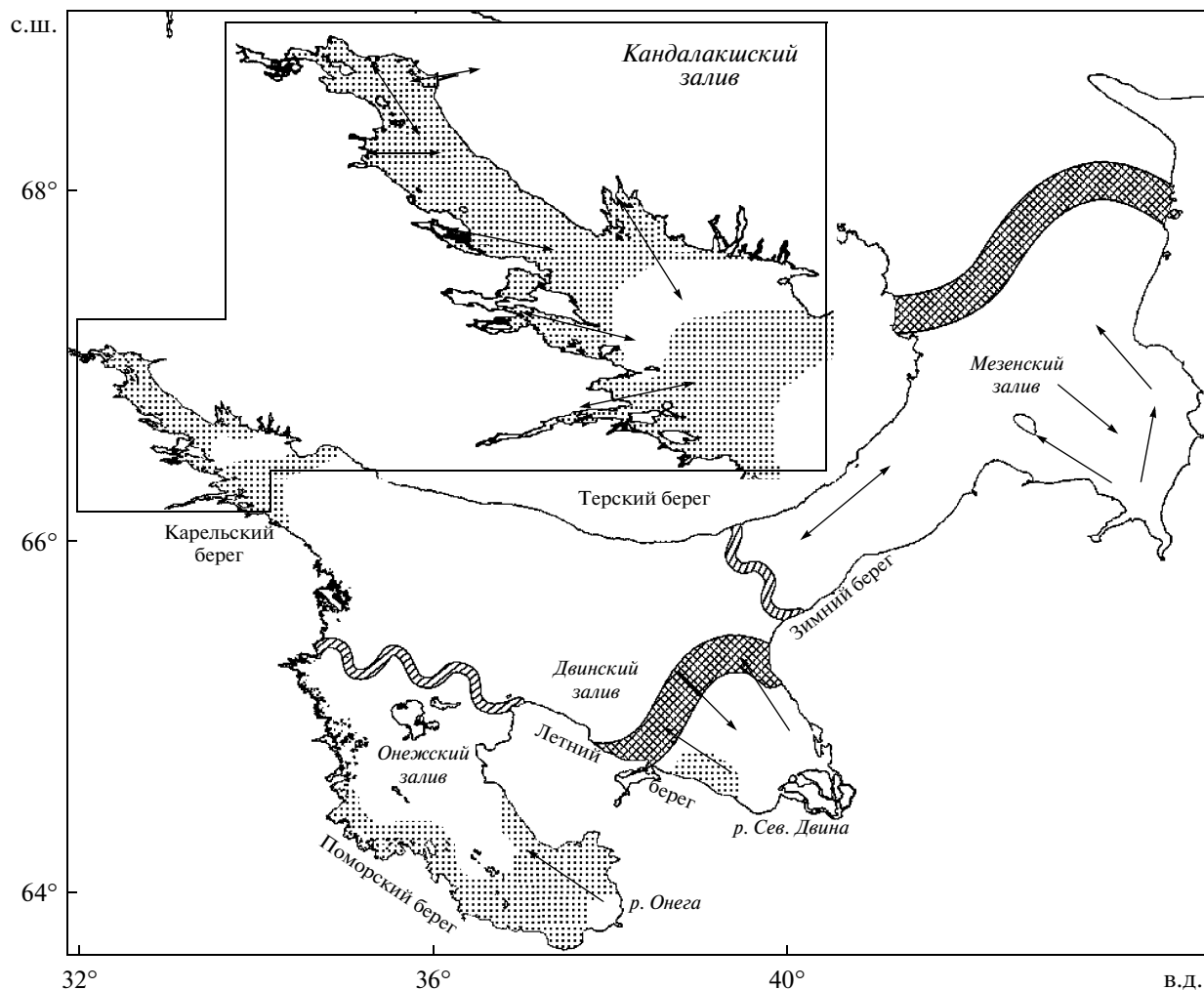


Рис. 11. Зоны скопления личинок беломорской малоизвестковой сельди *Clupea pallasii marisalbi* (наши данные) и структура беломорских вод (по: Pantyulin, 2003, с изменениями). Фронт: (▨) – солёностный, (▧) – между стратифицированными и перемешанными структурами вод; (▩) – зоны локализации личинок, (→) – поверхностные течения.

чинок беломорской сельди во время приливно-отливного цикла (по результатам послонных ловов, выполненных в июне 2006 г. в эстуариях Княжая и Колвица) (Евсеев и др., 2009), личинки сельди совершают вертикальные миграции из верхних слоёв воды в нижние и обратно. Они дрейфуют в эстуарной системе двухслойной циркуляции вод (поверхностное стоковое течение из кута к устью эстуария и компенсаторное течение обратного направления в нижележащем слое), которая способствует уменьшению их выноса за пределы губ в открытые, менее продуктивные воды залива.

Представленные выше данные о распределении личинок беломорской сельди в июне 2004–2005, 2007 и июне–июле 2010 гг. и опубликованные ранее материалы для I декады июля 2003 г. (Евсеев и др., 2006) по срокам проведения съёмки, хотя и разрозненно, охватили весь личиноч-

ный период её развития, который продолжается, судя по работам Иванченко (1975) и Мухомедиярова (1975а), около 2 мес. Наши данные показали отсутствие выноса личинок за пределы крупных заливов в Бассейн и далее в Горло Белого моря. Полученные нами материалы можно рассматривать как свидетельство в пользу гипотезы Дмитриева (1946) об отсутствии обмена личинками между стадами беломорской сельди, нерестящимися в пределах крупных заливов Белого моря. Поэтому выводы Надёжина (1963) о существовании такого обмена личинками (автор называл их мальками) беломорской сельди с водами вдольберегового стокового течения Белого моря (рис. 10) следует признать необоснованными. По мнению Дмитриева (1946), их выносу в Бассейн препятствуют круговороты вод, как бы “запирающих” эти заливы.

Необходимо отметить, что современные представления о гидрологической структуре вод Белого моря заметно отличаются от традиционной схемы течений этого водоёма (Дерюгин, 1928; Тимонов, 1947), использованной как Дмитриевым (1946), так и Надёжиным (1963) (рис. 10). По последним данным, в Белом море стоковое течение в большинстве районов не прослеживается (Pantulyin, 2003; Перцова, Пантюлин, 2005). Поэтому признавать существование вдольберегового дрейфа личинок сельди в Белом море (Надёжин, 1963; Лапин, 1966) нет никаких оснований, поскольку этот вывод опирался только на весьма предварительную генеральную схему течений Белого моря (рис. 10) при отсутствии в то время каких-либо данных о распределении личинок сельди в открытых районах крупных заливов Белого моря.

По данным Пантюлина (Pantulyin, 2003), а также Перцовой и Пантюлина (2005), круговороты вод в устьях крупных заливов Белого моря (рис. 9), которым Дмитриев (1946) отводил роль барьеров для выноса личинок сельди за пределы заливов, тоже не выявлены. Их роль, по-видимому, выполняют фронтальные разделы на границах Онежского и Двинского заливов с Бассейном (Pantulyin, 2003; Перцова, Пантюлин, 2005). Совмещение схемы структуры беломорских вод из работы Пантюлина (Pantulyin, 2003) с нашими картами распределения скоплений личинок малопозвонковой беломорской сельди (рис. 11) даёт картину, из которой отчётливо видны, с точки зрения гидрологии, причины локализации личинок в крупных заливах Белого моря и их отсутствия за пределами заливов. Так, при отсутствии в Белом море стокового течения (Pantulyin, 2003; Перцова, Пантюлин, 2005) в Кандалакшском заливе уменьшению выноса личинок в открытые воды и далее за пределы залива способствует система двухслойной циркуляции вод, выявленная в эстуариях (губах) (Лукашин и др., 2003; Евсеенко и др., 2009), где расположены основные нерестилища малопозвонковой сельди. В Онежском и Двинском заливах личинки сельди концентрируются, по-видимому, благодаря фронтальным разделам, отделяющим их воды от сопредельных районов Бассейна.

В заключение следует указать на отрывочность сведений о распределении беломорской сельди на переходной к мальковой и собственно мальковой фазах развития, что затрудняет создание адекватных представлений о путях их миграций в этот отрезок развития. Вместе с тем обнаружение метаморфизирующих личинок и мальков сельди у самого берега в целом ряде губ Кандалакшского залива (Алтухов, 1975; Иванченко, 1975; Мухомедияров, 1975а) позволяет предположить, что они не совершают протяжённых миграций. В Онежском заливе личинки сельди всех размерных

групп также отмечены вблизи берегов недалеко от мест её нереста (Казанова, 1957; Мухачева, 1957). Иными словами, мальки беломорской сельди, по всей видимости, не выходят за пределы Кандалакшского и Онежского заливов. Этому способствуют отсутствие вдольберегового стокового течения в Белом море и, вероятно, наличие фронтальных разделов на границах Онежского и Двинского заливов с бассейном (Pantulyin, 2003), что удерживает мальков сельди вблизи нерестилищ и тем самым обеспечивает генетическую однородность каждого стада из крупных заливов Белого моря. В этой связи следует ещё раз упомянуть интересные результаты исследований Андреевой и др. (2009), согласно которым между весенненерестующей сельдью из Кандалакшского залива и из Онежского залива и Соловецких о-вов существуют заметные генетические различия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Хотелось бы выразить искреннюю признательность С.Г. Кобылянскому, Ю.В. Евдокимову, С.И. Чувильчикову и Г.Л. Кожеуровой (ИО РАН) за помощь в полевых сборах, В.М. Зеленкову (СевПИПРО) за содействие в проведении ряда экспедиций.

Работа выполнена в рамках научной школы “Океаническая ихтиология” (НШ 2593.2008) и Программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов” (проект № 3.1.2), а также поддержана грантом РФФИ № 07-04-00327.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверинцев С.В.* 1927. Сельди Белого моря // Тр. Науч. ин-та рыб. хоз-ва. Т. 2. Вып. 1. С. 51–66.
- Аверинцев С.В.* 1928. Сельди Белого моря // Там же. Т. 3. Вып. 4. С. 73–111.
- Алтухов К.А.* 1963а. Годовые изменения условий и эффективности нереста и их влияние на численность поколений беломорской сельди // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоёмов Карелии. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 57–68.
- Алтухов К.А.* 1963б. Размножение сельди в губе Чупа Кандалакшского залива // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 100–113.
- Алтухов К.А.* 1975. Биология ранних стадий развития кандалакшской сельди // Исследования фауны морей. Т. 16. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 185–226.
- Андреева А.П., Семёнова А.В., Карпов А.К.* 2009. Некоторые подходы к вопросу расовой подразделённости беломорской сельди (*Clupea pallasii maris-albi* Berg) // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера”. Петрозаводск. С. 39–42.

- Артемяева К.Ф.* 1975. Об элементарных популяциях беломорской сельди // Исследования фауны морей. Т. 16. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 38–52.
- Бурькин Ю.Б., Кублик Е.А.* 1991а. Ихтиопланктон Кандакшского залива Белого моря: состав, численность, сезонные изменения // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 3. С. 459–466.
- Бурькин Ю.Б., Кублик Е.А.* 1991б. Ихтиопланктон Бабьего моря (Кандакшский залив Белого моря) // Там же. Т. 31. Вып. 6. С. 910–916.
- Вильсон А.П.* 1957. Биология и промысел сельди Кандакшского залива // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 103–116.
- Дерюгин К.М.* 1928. Фауна Белого моря и условия её существования // Исследования морей СССР. Вып. 7–8. 510 с.
- Дмитриев Н.А.* 1935. Беломорская сельдь. М.: Пищепромиздат, 38 с.
- Дмитриев Н.А.* 1946. Биология и промысел сельди в Белом море. М.: Пищепромиздат, 88 с.
- Душкина Л.А.* 1975. Пигментация личинок беломорских сельдей рода *Clupea* как один из возможных показателей их происхождения // Исследования фауны морей. Т. 16. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 227–254.
- Душкина Л.А.* 1988. Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. М.: Наука, 192 с.
- Евсеев С.А., Андрианов Д.П., Мишин А.В., Наумов А.П.* 2006. Видовой состав и распределение ихтиопланктона Белого моря в июле 2003 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 672–685.
- Евсеев С.А., Мишин А.В., Кожеурова Г.Л.* 2009. О пространственном распределении личинок беломорской сельди (*Clupea pallasii marisalbi*) в эстуариях Кандакшского залива Белого моря // Там же. Т. 49. № 6. С. 842–847.
- Ерстова В.М.* 1963. О сходстве и различии биологических стад сельдей Онежского залива Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 81–86.
- Зеленков В.М., Похилук В.В., Стасенков В.А.* 1995. Сельдь // Исследование фауны морей. Ч. II. Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Вып. 42 (50). СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 14–29.
- Иванченко О.Ф.* 1975. Некоторые данные о нахождении молоди сельди *Clupea harengus pallasii* n. *maris-albi* Berg в Кандакшском заливе Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 16. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 255–259.
- Казанова И.И.* 1957. Размножение мелкой онежской сельди в 1952 г. // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 103–116.
- Лайус Д.Л.* 1987. Новые данные о кариологических особенностях сельдей, нерестящихся в Кандакшском заливе Белого моря // Докл. АН СССР. Т. 297. № 1. С. 254–256.
- Лайус Д.Л.* 1997. Популяционная структура беломорской сельди // Рыб. хоз-во. Вып. 4. С. 27–29.
- Лапин Ю.Е.* 1966. Сельди Белого моря как биологическое целое // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука. С. 5–28.
- Лапин Ю.Е.* 1971. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М.: С. 3–173.
- Лапин Ю.Е., Чепракова Ю.И.* 1967. Особенности биологии сельди Белого моря // Тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. Т. V. Вып. 2. С. 12–17.
- Лапин Ю.Е., Анохина Л.Е., Богданов Г.А. и др.* 1963. Об особенностях локализации сельди Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 75–80.
- Лукашин В.Н., Кособокова К.Н., Шевченко В.П. и др.* 2003. Результаты комплексных океанографических исследований в Белом море в июне 2000 г. // Океанология. Т. 43. № 2. С. 237–253.
- Марти Ю.Ю.* 1952. Семейство сельдевых – Clupeidae // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л. С. 42–75.
- Мухачева В.А.* 1957. Икринки и мальки рыб Онежского залива Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 222–229.
- Мухомедияров Ф.Б.* 1975а. О динамике и структуре локальных популяций сельдей в заливах Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 16. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 38–52.
- Мухомедияров Ф.Б.* 1975б. Миграционные пути мелких беломорских сельдей на основе их мечения // Там же. С. 109–125.
- Надёжин М.В.* 1963. Значение течений в жизни беломорской сельди // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 4 (29). С. 618–624.
- Паленичко З.Г.* 1957. Итоги комплексных исследований в Онежском заливе Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 15–43.
- Парухина Л.В.* 2003. Состав и распределение весеннего ихтиопланктона в прибрежной части Белого моря в 2002 г. // Матер. отчет. сессии СевПИИРО по итогам НИР 2001–2002 гг. Архангельск: СевПИИРО. С. 42–56.
- Перцова Н.М., Пантюлин А.Н.* 2005. Связь фауны веслоногих рачков (Copepoda, Colanoida) Белого и Баренцева морей и механизмы независимости беломорских популяций // Зоол. журн. Т. 8. № 8. С. 948–956.
- Рабинерсон А.И.* 1925. Материалы по исследованию беломорской сельди // Тр. НИИ по изучению Севера. Вып. 2. М.: Наука, 146 с.
- Расс Т.С.* 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб // Зоол. журн. Т. 25. Вып. 2. С. 137–147.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К. и др.* 2004. Генетическая изменчивость сельдей рода *Clupea* Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 2. С. 207–217.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Новиков Г.Г.* 2009. Анализ аллозимной изменчивости у сельдей *Clupea pallasii* Белого и Баренцева морей // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 354–371.

- Скворцова Т.А. 1975. Хромосомные комплексы беломорской сельди *Clupea harengus pallasii* n. *marisalbi* Berg, и салаки *Clupea harengus harengus* n. *membras* L. // Исследования фауны морей. Т. 16. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 15–18.
- Соин С.Г., Кублик Е.А. 1986. Численность и эколого-морфологическая характеристика молоди беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg, встречающейся в ихтиопланктоне // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 1. С. 80–86.
- Тамбовцев Б.М. 1951. Биологическая и морфологическая характеристика малопозвонковых сельдей Мезенского залива // Тр. Карел. отд. ВНИОРХ. Т. 3. С. 41–64.
- Тамбовцев Б.М. 1957. Биология и современное состояние промысла беломорских сельдей // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 44–73.
- Тамбовцев Б.М. 1962. Сельди Кандалакшского залива Белого моря // Тр. ПИНРО. Вып. 14. С. 95–114.
- Тамбовцев В.М. 1975. Особенности распределения, размножения и состояния запаса мелкой кандалакшской сельди // Исследования фауны морей. Т. 16. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 5–25.
- Тимонов В.В. 1947. Схема общей циркуляции вод бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод // Тр. ГОИН. Вып. 1 (13): Памяти К.М. Дерюгина. С. 118–131.
- Трошков В.А., Фролов С.Б., Слонова С.А. 2000. Воздействие факторов среды на ранние этапы онтогенеза беломорской сельди (Кандалакшский и Онежский заливы) // Матер. Симп. “Биологические ресурсы побережья Российской Арктики”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 164–169.
- Чепракова Ю.И. 1971. Формирование нерестовых стад малопозвонковых сельдей Белого моря в Кандалакшском заливе // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 32–49.
- Pantuyulin A.N. 2003. Hydrological system of the White Sea // Oceanology. V. 43. Suppl. 1. P. S1–S14.