

УДК 597.553.1.591.53

## ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА РОСТ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЛИЧИНОК СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII MARISALBI* В РАЙОНАХ ИХ МАССОВЫХ СКОПЛЕНИЙ В КАНДАЛАКШСКОМ И ОНЕЖСКОМ ЗАЛИВАХ БЕЛОГО МОРЯ

© 2015 г. С. Г. Кобылянский, А. В. Дриц, С. А. Евсеенко,  
Т. Н. Семёнова, А. В. Мишин

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва

E-mail: kobyliansky@ocean.ru

Поступила в редакцию 16.01.2015 г.

На основе материалов, собранных 18–26.06.2012 г. на трёх полигонах в Онежском (губа Ухта) и Кандалакшском (губы Чупа и Княжая) заливах Белого моря, рассматривается влияние концентрации и размерно-видовой структуры кормового зоопланктона, а также количества потенциальных хищников на численность и скорость роста личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi*. Суммарная численность зоопланктона в губах Ухта, Чупа и Княжая (соответственно 25041, 39161–76555 и 18459–33870 экз/м<sup>3</sup>) заметно превышает минимальные значения, необходимые для роста и развития личинок. Корреляционный анализ размерного состава личинок сельди и размерно-видового состава сетного мезозоопланктона указывает на то, что пищевые предпочтения личинок разных размерных групп достоверно различаются. Скорость роста у личинок в Кандалакшском заливе составляет 0.20–0.25 мм/сут. Выявлена обратная связь численности личинок беломорской сельди и гидромедуз: в губе Чупа при большой концентрации желетелого зоопланктона численность личинок была значительно ниже, а её сокращение через 5 сут. оказалось более существенным, чем при относительно невысокой концентрации медуз в губе Княжая. Это свидетельствует о том, что пищевые условия не всегда являются единственным и решающим фактором формирования урожайного или неурожайного поколений сельди.

**Ключевые слова:** беломорская сельдь *Clupea pallasii marisalbi*, личинки, численность, размерный состав, темп роста, кормовой зоопланктон, состав.

DOI: 10.7868/S0042875215040050

У беломорской малоизвестковой сельди *Clupea pallasii marisalbi* традиционно различают две экологические группировки (или расы) – крупные, относительно малочисленные сельди с длительным жизненным циклом, размножающиеся в летнее время, и мелкие, более многочисленные, короткоцикловые, нерестящиеся весной и отличающиеся от крупных рядом ювенильных признаков. Для рыбного промысла группа мелких сельдей представляет особый интерес как одна из наиболее массовых в составе беломорской ихтиофауны. В силу своего высокого полиморфизма в разных частях Белого моря данная группа характеризуется разными морфологическими и биологическими показателями, а также сроками и местами нереста (Аверинцев, 1927; Душкина, 1974, 1988; Артемьева, 1975; Соин, Кублик, 1986; Лайус, 1997; Семенова и др., 2004, 2009; Андреева и др., 2009). Если изучению особенностей пространственного распределения и популяционной структуры мелких малоизвестковых сельдей посвящено довольно много работ (Вильсон, 1957;

Паленичко, 1957; Лапин и др., 1963; Мухомедияров, 1975; Тамбовцев, 1975; Мишин и др., 2008; Евсеенко и др., 2009; Евсеенко, Мишин, 2011), то вопросам оценки влияния абиотических и биотических факторов на их обилие и скорость роста внимания уделено меньше (Эпштейн, 1957; Гошева, Слопова, 1975; Pavlov et al., 2000; Перцова, Кособокова, 2002; Лукашин и др., 2003).

Концепция критического периода в жизненном цикле рыб, впервые сформулированная Йортом (Hjort, 1914), постулирует, что решающую роль в формировании урожайных или неурожайных поколений морских рыб играет их выживаемость на ранних стадиях развития – от момента вылупления до метаморфоза в мальков. При этом показано, что в значительной мере она определяется совокупностью как абиотических, так и биотических факторов окружающей среды (Agula et al., 2012).

Ранее мы проанализировали роль локальных гидрофизических условий в формировании скоп-

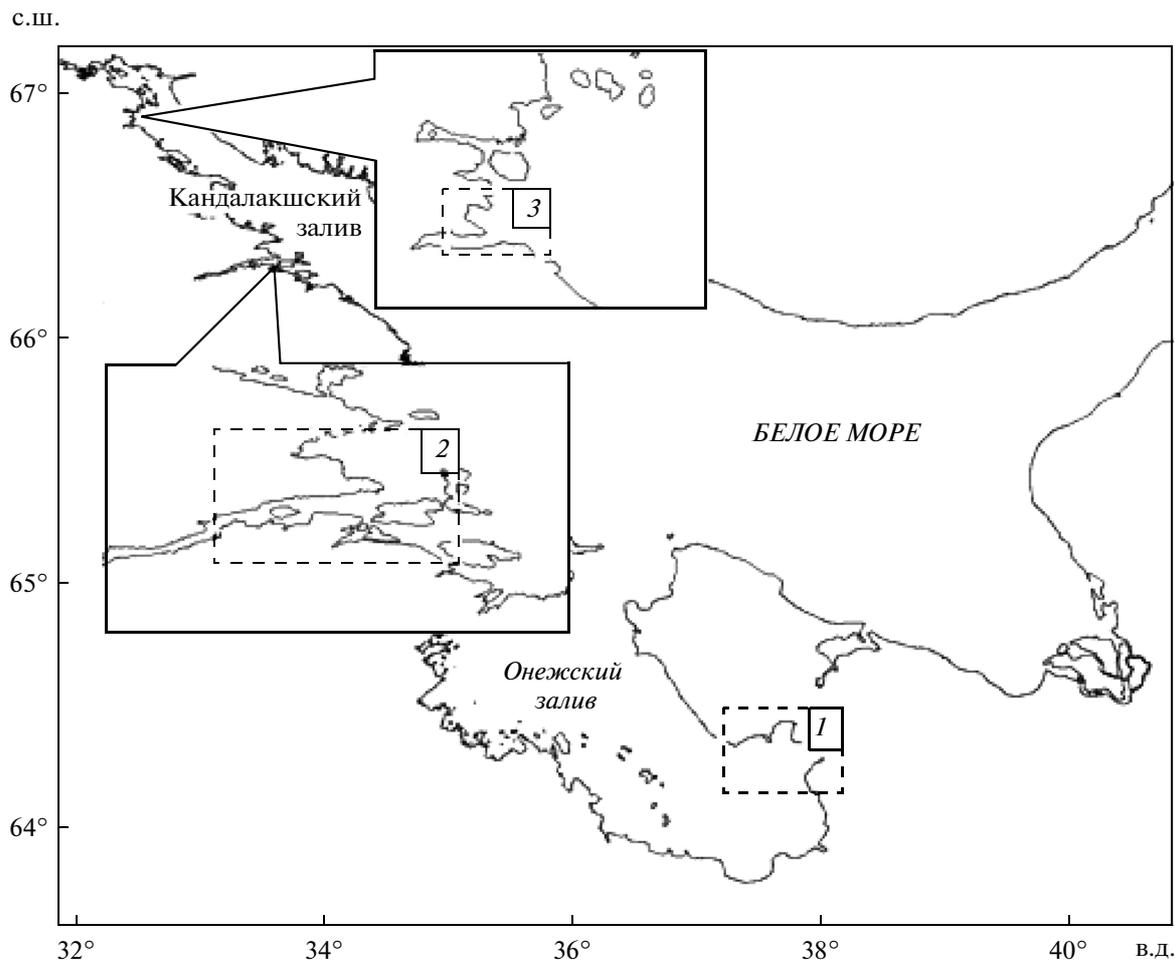


Рис. 1. Районы исследований 18–26.06.2012 г., губы: 1 – Ухта, 2 – Чупа, 3 – Княжая (по: Кобылянский и др., 2014).

лений личинок беломорской сельди в разных районах Белого моря (Кобылянский и др., 2014). Целью настоящей работы является исследование влияния состава и концентрации мелкоразмерной фракции зоопланктона, а также количества потенциальных хищников на численность и скорость роста личинок беломорской сельди в разных губах Белого моря.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили сборы ихтио- и мезозоопланктона, выполненные на НИС “Эколог” 18–26.06.2012 г. в трёх районах Онежского и Кандалакшского заливов Белого моря (рис. 1). В каждом районе полный комплекс наблюдений был проведён двукратно с интервалом 5–6 сут. В Онежском заливе пробы отбирали в кутовой части (губа Ухта) 18 и 23–24 июня; в Кандалакшском заливе – в устьевой (губа Чупа, 19–20 и 25 июня) и кутовой (губа Княжая, 21–22 и 26 июня) частях и на сопредельных с ними акваториях.

Пробы ихтиопланктона отбирали буксирной конической планктонной сетью Бонго (диаметр входного отверстия 61 см, ячейка газа 500 мкм), оснащённой счётчиком потока воды и металлическим заглубителем-депрессором, при скорости судна 2 узла в течение 5–10 мин. Косые тотальные ловы выполнены от глубин 4–41 м до поверхности. В губах Ухта, Чупа и Княжая 1-я съёмка включала соответственно 7, 7 и 8 станций, 2-я – 9, 9 и 5 станций. Расположение станций приведено в работе Кобылянского с соавторами (2014). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Численность личинок беломорской сельди и гидроидных медуз (Hydrozoa) в пробе определяли на судне под бинокляром методом прямого подсчёта. Длину личинок измеряли от начала рыла до конца хвостовой каймы ( $TL$ ) под бинокляром с точностью до 0.5 мм. Средний суточный прирост личинок вычисляли по формуле:  $G = (TL_2 - TL_1)/t$ , где  $TL_1$  и  $TL_2$  – длина личинок наиболее многочисленной размерной группы на 1-м и 2-м этапах работ, мм;  $t$  – интервал между выборками, сут. (Oeberst et al., 2009).

**Таблица 1.** Концентрация зоопланктона и численность личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* в губе Ухта в июне 2012 г.

Объект	18.06			23–24.06	
	численность, экз/м <sup>3</sup>		доля, %	численность, экз/м <sup>3</sup>	
	min–max	<i>M</i>		min–max	<i>M</i>
Все виды зоопланктона	11600–39732	25041	100	–	–
Доминирующие виды	9200–38818	23039	92.5		
Rotifera	1942–26454	10229	36.7	–	–
Сорепода:					
– науплии	3543–5667	4270	20.4	–	–
– яйца	355–6000	1758	6.2	–	–
<i>Acartia longiremis</i> (CI–CV)	436–4733	2212	10.7	–	–
Tintinnoidea	0–15067	3071	8.1	–	–
Bivalvia (личинки)	514–2933	1337	6.8	–	–
Gastropoda (личинки)	355–1667	911	3.6	–	–
Личинки сельди	0.08–0.71	0.24		0.02–0.46	0.28

Примечание. Здесь и в табл. 2–3: min–max – пределы варьирования показателя, *M* – среднее значение.

Пробы зоопланктона отбирали малой сетью Апштейна (диаметр входного отверстия 25 см, ячея фильтрующего конуса 60 мкм) ловами от дна до поверхности на глубинах от 4.5 до 41 м и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. В губе Ухта материал собран на 5 станциях; в губах Чупа и Княжая 1-я съёмка включала 4 и 6 станций, 2-я – по одной станции в районах, где во время 1-й съёмки были зафиксированы максимальные концентрации личинок. Половозрелые особи и копеподитные стадии массовых копепод определяли до видового уровня. Науплии копепод рассматривали в качестве отдельной группы. Редко встречающиеся ракообразные или зоопланктёры, относящиеся к иным таксономическим группам, определяли до более высокого таксономического ранга. В каждом районе исследований для анализа было выбрано 7 доминирующих видов, суммарная численность которых составляла более 90% общей численности зоопланктона.

При статистической обработке результатов была использована компьютерная программа Statistica ver.6.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Онежский залив

**Губа Ухта.** В этой губе проведена одна зоопланктонная съёмка; в период её выполнения (18 июня) концентрация зоопланктона варьировала в пределах 11600–39732 (в среднем 25041) экз/м<sup>3</sup> (табл. 1). В зоопланктоне доминировали *Acartia longiremis*, науплии и яйца Сорепода, личинки Gastropoda и Bivalvia, коловратки (Rotifera)

и инфузории семейства Tintinnoidea. Суммарно они составляли 92% общей численности зоопланктона (табл. 1). Наиболее многочисленными среди доминирующих видов были коловратки и науплии Сорепода. В размерном составе преобладали экземпляры длиной 0.1–0.4 мм, составляющие 61–97% их общего числа.

По данным 1-й съёмки, численность личинок сельди в среднем составляла 0.24 экз/м<sup>3</sup>, максимальный показатель достигал 0.71 экз/м<sup>3</sup>; во время повторного обследования через 6 сут. – соответственно 0.28 и 0.46 экз/м<sup>3</sup> (табл. 1). Корреляционный анализ не выявил достоверной корреляции численности личинок сельди ни с численностью доминирующих видов, ни с суммарной концентрацией зоопланктона ( $p > 0.1$ ).

Анализ изменений размерного состава личинок беломорской сельди (рис. 2), пойманных в губе Ухта на 1-м и 2-м этапах работ (рис. 2а), выявил ряд примечательных фактов. На 1-м этапе размер личинок варьировал от 4.7 до 14.5 мм, при этом основную массу составляли экземпляры TL 6–8 мм. Лишь у 16% пойманных личинок длина превышала 9 мм. Размерный состав личинок на станциях менялся по мере удаления от берега. Вблизи берега в пробах преобладали личинки TL 6–8 мм и практически отсутствовали более крупные, в то время как на более удалённых от берега станциях встречались немногочисленные экземпляры и из других размерных групп – TL > 8 мм и 12–13 мм. Результирующая кривая распределения по длине личинок, пойманных 23–24.06 2012 г., почти в точности повторяет таковую 1-й съёмки. Основ-

ную массу личинок по-прежнему представляли экземпляры *TL* 6–8 мм.

Большинство личинок, пойманных как на 1-м, так и на 2-м этапе работ, имели желточный мешок.

Медузы в губе Ухта не обнаружены.

#### Кандалакшский залив

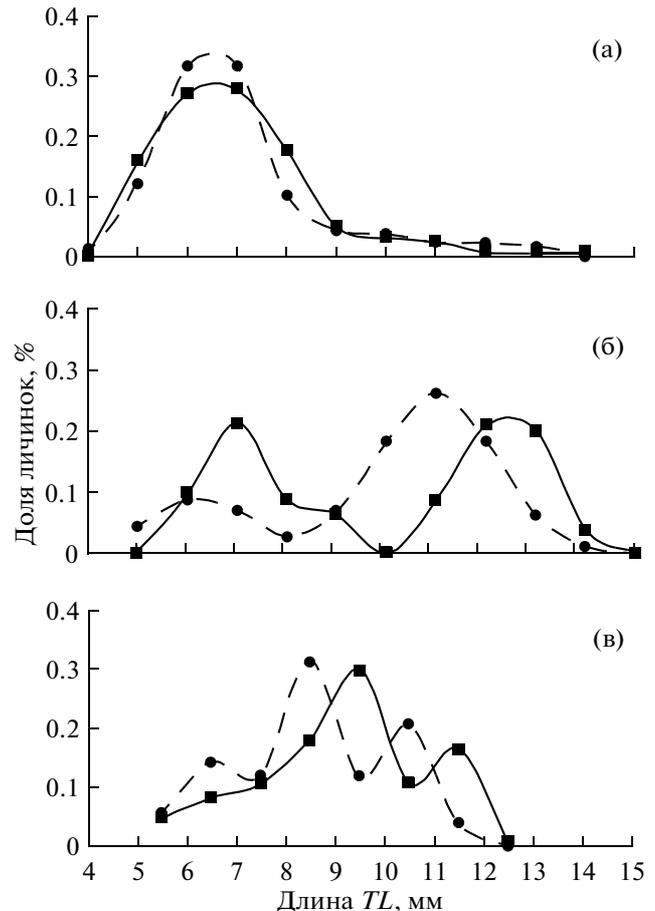
**Губа Чула.** Во время 1-й съёмки суммарная численность зоопланктона на разных станциях варьировала в пределах 23949–49704 экз/м<sup>3</sup> и в среднем составила 39161 экз/м<sup>3</sup>; через 5 сут. показатель на станции в районе скопления личинок увеличился с 44906 до 76555 экз/м<sup>3</sup> (табл. 2). Наиболее массовыми представителями зоопланктона были *Pseudocalanus* sp., *Oithona similis*, *Microsetella norvegica*, *Oncaea borealis*, науплии и яйца копепоид и коловратки. Их суммарная доля составляла 92% численности зоопланктона. В размерном составе преобладали группы 0.1–0.2 и 0.5–0.6 мм – соответственно 49–75 и 13–25% общего числа зоопланктона.

При первом обследовании средняя численность личинок сельди на полигоне составляла 0.30 экз/м<sup>3</sup>; максимальная плотность их скопления достигала 0.85 экз/м<sup>3</sup> (табл. 2). Через 5 сут. средняя численность личинок снизилась более чем в 4 раза (0.07 экз/м<sup>3</sup>), а в местах наибольших скоплений – в 17 раз, до 0.05 экз/м<sup>3</sup>. Корреляционный анализ не показал достоверной связи численности личинок сельди ни с суммарной концентрацией зоопланктона, ни с концентрацией доминирующих видов зоопланктона ( $p > 0.05$ ). Достоверная положительная корреляция ( $r = 0.97$ ,  $p = 0.025$ ) выявлена между числом личинок и численностью зоопланктёров размером 0.3–0.4 мм.

Длина личинок сельди на 1-м этапе работ (19.06.2012 г.) варьировала от 5 до 15 мм. На кривой размерного состава отчетливо прослеживаются два пика (рис. 2б). Один из них составляют личинки *TL* 5–8 мм, другой – *TL* 9–13 мм. Наиболее многочисленными были личинки *TL* 6 и 11 мм. Бимодальный характер распределения размеров личинок сохранился при проведении повторной ихтиопланктонной съёмки (25.06.2012 г.). При этом пики заметно сдвинулись вправо по сравнению с первым этапом. Наиболее многочисленными были личинки *TL* 7.5 и 12.5 мм. Ежесуточный прирост, рассчитанный на основании этих данных, составил 0.25 мм как для 1-й, так и для 2-й моды.

Почти у всех пойманных личинок сельди желточный мешок был полностью резорбирован, что свидетельствует об их переходе к фазе экзогенного питания.

Более 90% численности медуз, пойманных в этом районе, составляли *Aglantha digitale*. Средняя



**Рис. 2.** Размерный состав личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* в Онежском (губа Ухта) и Кандалакшском (губы Чула и Княжая) заливах Белого моря, по данным двух съёмок, выполненных в июне 2012 г. с интервалом 5–6 сут.: а – губа Ухта (18 и 23–24 июня), б – губа Чула (19 и 25 июня), в – губа Княжая (21 и 26 июня); съёмки: (●) – 1-я, (■) – 2-я.

концентрация медуз здесь, по данным 1-й съёмки, достигала 2.7 экз/м<sup>3</sup>, т.е. в 8 раз превышала численность личинок; спустя 5 сут. она уменьшилась до 0.08 экз/м<sup>3</sup> (рис. 3а).

**Губа Княжая.** По данным 1-й съёмки, численность зоопланктона варьировала в диапазоне 22037–44951 экз/м<sup>3</sup> и в среднем составила 33870 экз/м<sup>3</sup>; через 5 сут. на станции в районе максимальной плотности личинок сельди этот показатель несколько снизился – с 22037 до 18459 экз/м<sup>3</sup> (табл. 3). В зоопланктоне доминировали *Pseudocalanus* sp., *Oithona similis*, *Microsetella norvegica*, *Oncaea borealis*, личинки *Bivalvia*, науплии и яйца копепоид. Суммарная доля этих организмов составляла 94% общего числа зоопланктёров. Наиболее массовыми были науплии копепоид размером 0.1–0.2 мм и *Pseudocalanus* sp. длиной 0.4–1.0 мм на младших копепоидитных стадиях.

**Таблица 2.** Концентрация зоопланктона и численность личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* и гидромедуз (Hydrozoa) в губе Чупа в июне 2012 г.

Объект	19–20.06			25.06		
	численность, экз/м <sup>3</sup>		доля, %	численность, экз/м <sup>3</sup>		доля, %
	min–max	M		min–max	M	
Все виды зоопланктона	23949–49704	39161	100	–	76555	
Доминирующие виды	22571–45726	36240	92.3	–	72730	95.0
Сорепода:				–		
– науплии	9342–26312	18973	48.4	–	48775	63.7
– яйца	375–2462	1420	3.6	–	2325	3.0
Rotifera	114–13071	6051	15.4	–	50	0.1
<i>Pseudocalanus</i> sp.	3038–4800	3512	9.0	–	3505	4.6
<i>Microsetella norvegica</i>	1154–4657	3073	7.8	–	11700	15.3
<i>Oithona similis</i>	1085–3250	2176	5.5	–	5750	7.5
<i>Oncaea borealis</i>	846–1200	1036	2.6	–	625	0.8
Личинки сельди	0.14–0.85	0.30		0.01–0.12	0.07	
Hydrozoa	0.9–6.8	2.7		0.01–0.23	0.08	

**Таблица 3.** Концентрация зоопланктона и численность личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* и гидромедуз (Hydrozoa) в губе Княжая в июне 2012 г.

Объект	21–22.06			26.06		
	численность, экз/м <sup>3</sup>		доля, %	численность, экз/м <sup>3</sup>		доля, %
	min–max	M		min–max	M	
Все виды зоопланктона	22078–44951	33870	100	–	18459	100
Доминирующие виды	20166–42975	31770	93.8	–	17537	95.0
Сорепода:				–		
– науплии	1944–20768	13251	39.1	–	5384	29.2
– яйца	359–1381	660	1.0	–	1154	1.0
<i>Pseudocalanus</i> sp. (CI–CV)	4160–13512	8238	24.5	–	6923	37.5
<i>Microsetella norvegica</i>	2592–9500	5500	16.2	–	653	3.5
<i>Oncaea borealis</i>	778–3366	2172	6.4	–	1981	10.7
<i>Oithona similis</i>	820–1500	1349	4.0	–	1058	5.7
Bivalvia (личинки)	307–1833	871	2.6	–	384	2.1
Личинки сельди	1.0–26.2	8.6		0.2–5.5	2.6	
Hydrozoa	0–2.4	0.9		0.2–0.5	0.3	

По данным ихтиопланктонной съёмки 21.06.2014 г., среднее число личинок сельди на полигоне было равно 8.6 экз/м<sup>3</sup>, максимальное – 26.2 экз/м<sup>3</sup>; 26.06.2012 г. эти показатели снизились соответственно до 2.6 и 5.5 экз/м<sup>3</sup> (табл. 3). Корреляционный анализ не выявил достоверной связи между количеством личинок сельди и суммарной концентрацией зоопланктона. Положительная корреляция численности личинок беломорской сельди была найдена с концентрацией

копепод *M. norvegica* ( $r = 0.82, p = 0.046$ ) и с концентрацией личинок *Bivalvia* ( $r = 0.90, p = 0.015$ ). Была также отмечена достоверная положительная корреляция между количеством личинок сельди  $TL > 7$  мм и концентрацией зоопланктонных организмов размером 0.5–0.6 мм ( $r = 0.81, p = 0.048$ ).

На 1-м этапе работ (21.06.2012 г.) были пойманы личинки сельди  $TL$  5.5–13.5 мм. На кривой размерного состава (рис. 2в) хорошо видны три

пика, которые представляют личинки размерных групп 5.5–6.5, 7.5–8.5 и 9.5–10.5 мм, причём преобладали личинки  $TL$  8.5 и 10.5 мм. При повторной съёмке 26.06.2012 г. длина личинок сельди варьировала между 6 и 17 мм, а кривая их размерного состава имела два пика – 9–11 и 12–15 мм. При этом преобладали личинки  $TL$  9.5 и 11.5 мм. Расчёт ежедневного прироста для двух генераций личинок показал, что он одинаков в обоих случаях и составляет 0.2 мм/сут.

Желточный мешок у большинства личинок в губе Княжая был полностью резорбирован.

Средняя концентрация медуз, представленных в основном *A. digitale* (>90% численности), во время 1-й и 2-й съёмок была существенно ниже по сравнению с численностью личинок сельди (рис. 3б).

### ОБСУЖДЕНИЕ

В связи с очень высокой смертностью сельдёвых рыб на ранних стадиях развития – в критический период перехода личинок к экзогенному питанию – среди исследователей превалирует мнение, что численность и формирование урожайных поколений сельди преимущественно определяются факторами, способствующими развитию и выживаемости её личиночных стадий (Никитинская, 1958; Влахтер, 1963; Дехник и др., 1985; Прыгункова, 1990). По мнению большинства авторов, уровень смертности и скорость роста личинок сельди главным образом зависят от пищевых условий и от причин, в той или иной степени влияющих на доступность кормовых объектов и интенсивность потребления пищи (Влахтер, 1963; Иванченко, 1975; Kiørboe, Munk, 1986; Kiørboe et al., 1988; Fox et al., 1999; MacKenzie, Kiørboe, 2000; Haslob et al., 2009). Вопрос о количественных критериях “нормы” обеспеченности пищей личинок рыб разработан очень слабо (Гошева, Слопова, 1975), а показатели, характеризующие минимальную численность кормового зоопланктона, необходимую для обеспечения потребности в пище личинок беломорской сельди, отсутствуют вообще. Между тем имеющиеся в литературе данные о минимальных концентрациях зоопланктона, необходимых для выживаемости личинок других видов сельдёвых рыб (балтийской салаки *S. harengus membras* и тихоокеанской сельди *S. pallasii*), различаются на порядок – соответственно 800–1000 и 22000 экз/м<sup>3</sup> (Никитинская, 1958; Лисовенко, 1960). Если даже принять в качестве необходимой для нормального развития личинок концентрации зоопланктона максимальное из предложенных значений (22000 экз/м<sup>3</sup>), то можно предположить, что летом 2012 г. на всех исследованных нами полигонах в Белом море личинки сельди не испытывали недостатка в пище: средняя численность зоопланктона в

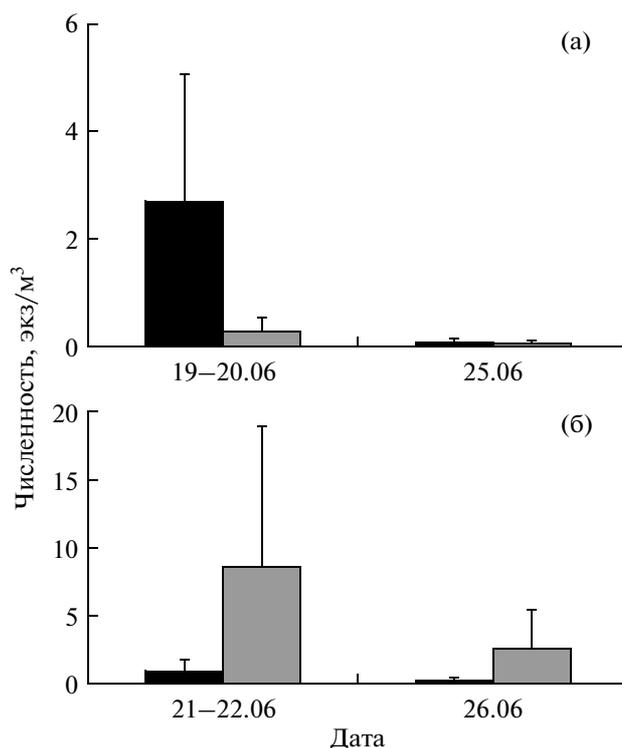


Рис. 3. Численность личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* и гидромедуз (Hydrozoa) в Кандалякшском заливе Белого моря в июне 2012 г.: а – губа Чупа, б – губа Княжая; (■) – личинки, (□) – гидромедузы, средние значения; (I) – среднее квадратичное отклонение.

губах Ухта, Чупа и Княжая составляла соответственно 25041, 46640 и 31669 экз/м<sup>3</sup>. Важно подчеркнуть, что во всех случаях доминировали мелко-размерные формы зоопланктона, полноценный учёт которых был возможен благодаря использованию для сбора материала мелкоячеистой планктонной сети. Применение стандартных орудий лова (сеть БСД), как правило, приводит к существенной недооценке мелко-размерной фракции зоопланктона (Васильева и др., 2009) и его суммарной численности. В исследованиях, подобных нашим, это могло бы принципиально повлиять на интерпретацию данных.

Сравнение состава зоопланктона в исследованных сборах с имеющимися в литературе сведениями о спектре питания личинок беломорской сельди из Кандалякшского и Онежского заливов (Эпштейн, 1957; Гошева, Слопова, 1975; Пушчаева, 1981) показывает, что практически все виды беспозвоночных, доминирующие в наших пробах, входят в их рацион. Основу питания личинок сельди, по данным многолетних наблюдений в Онежском заливе, составляют Rotifera, Calanoida науплиальных и взрослых стадий, личинки Bivalvia и инфузории семейства Tintinnoidea (Гошева, Слопова, 1975). В Кандалякшском заливе ли-

чинки сельди преимущественно питаются копеподами науплиальных и копеподитных стадий (*Pseudocalanus* sp., *Oithona similis*, *Microsetella norvegica*, *Oncaea borealis*), а также личинками *Bivalvia* (Пущаева, 1981). В наших пробах по численности суммарная доля этих видов обычно составляла более 90%, что косвенно подтверждает правоту предположения о достаточной обеспеченности пищей личинок в период работ.

Статистическая обработка данных не выявила достоверную связь между количеством личинок сельди и общей концентрацией кормового зоопланктона ни в одной из губ. В то же время корреляционный анализ размерного состава личинок и размерно-видового состава зоопланктона показал достоверную корреляцию между числом личинок беломорской сельди  $TL < 7$  мм и количеством науплиусов копепод длиной 0.1–0.2 мм (губа Чупа), между числом личинок сельди и количеством *Microsetella norvegica* и личинок *Bivalvia*, а также между числом личинок сельди  $TL > 7$  мм и числом зоопланктонных организмов длиной 0.5–0.6 мм (губа Княжая). Эти результаты указывают на возможные различия пищевых предпочтений личинок сельди разного размера, т.е. о переходе по мере роста на потребление более крупных видов зоопланктона.

В Кандалакшском заливе за период между двумя съёмками (5–6 сут.) численность личинок сельди сократилась: в губе Княжая в районах их наибольших скоплений – почти в 5 раз, в губе Чупа – более чем на порядок. При этом концентрация зоопланктона в этих районах в губе Чупа выросла в 1.7 раза, а в губе Княжая – уменьшилась в 1.2 раза. На наш взгляд, эти результаты позволяют предположить, что концентрация пищи не всегда является основным фактором, определяющим урожайность того или иного поколения беломорской сельди. По данным ряда авторов, пресс хищников, в частности гидромедуз, может существенно влиять на обилие личинок тихоокеанской и беломорской сельди (Свешников, 1963; Purcell, Grover, 1990). Согласно нашим результатам, при большой концентрации медуз в губе Чупа численность личинок сельди была значительно ниже, а её сокращение через 5 сут. – более существенное, чем при относительно невысокой численности желетелого планктона в губе Княжая. На фоне высокой концентрации кормового зоопланктона в исследованных губах пищевая конкуренция между медузами и личинками сельди представляется маловероятной, а низкая численность личинок в местах скопления медуз, в большей степени обусловлена хищничеством последних.

Другим фактором, влияющим на динамику численности беломорской сельди, является наличие или отсутствие градиентных зон в устьевых

участках губ в периоды массового вылупления личинок. Ранее мы показали важную роль прибрежных фронтов как механизма формирования скоплений личинок в пределах акваторий, благоприятных для их развития, и предотвращении их выноса в открытые воды (Кобылянский и др., 2014).

Сопоставление кривых размерного состава личинок беломорской сельди на 1-м и 2-м этапах наших исследований показывает различия в характере их роста в разных районах. Результирующие кривые размерного распределения личинок сельди, пойманных в губе Ухта с интервалом в 6 сут., почти в точности повторяют друг друга, что указывает на отсутствие роста или на его очень невысокую скорость. Косвенным подтверждением этого служит преобладание в пробах как на 1-м, так и 2-м этапе работ личинок с отчётливо выраженным желточным мешком, т.е. не завершивших фазу эндогенного питания. Одной из причин такой задержки развития и роста личинок могло быть резкое снижение температуры воды в период исследований – с 17.3 до 10–11°C (Кобылянский и др., 2014).

На кривых распределения длины личинок сельди, пойманных в губах Чупа и Княжая, выделяются два пика, что указывает на наличие в сборах личинок двух когорт, либо сформировавшихся в результате растянутости нереста, либо разобщённых по времени подходов на нерестилища разных стай сельди. Рассчитанный средний ежедневный прирост личинок сельди в губах Чупа и Княжая несколько различается – соответственно 0.25 и 0.20 мм/сут. Разные темпы роста личинок в разных губах Кандалакшского залива могут быть связаны с различиями температуры воды: температура поверхностных вод в губе Чупа на 1-м и 2-м этапах работ варьировала между 12.3 и 13.0°C, тогда как в губе Княжая она была ниже и составляла соответственно 10.2–10.8 и 8.6–10°C (Кобылянский и др., 2014). При этом концентрация кормового зоопланктона вряд ли влияла на скорость роста личинок, так как во время 1-й съёмки она была примерно одинаковой в обеих губах. Полученные нами оценки скорости роста личинок беломорской сельди в Кандалакшском заливе укладываются в диапазон значений, приводимых в литературе для личинок весенненерестящихся салаки и атлантической сельди *C. harengus harengus* – 0.20–0.40 мм/сут при 8–12°C (Ehrlich et al., 1976; Suneetha et al., 1999; Johannessen et al., 2000; Folkvord et al., 2004). По данным Павлова с соавторами (Pavlov et al., 2000), скорость роста личинок беломорской сельди, выращенных в лабораторных условиях при температуре 9.1 и 12.3°C, составляет соответственно 0.15 до 0.31 мм/сут. Средний суточный прирост личинок, пойманных в море с интервалом в месяц, по данным этих же авторов, был заметно выше – 0.47 мм/сут. Следует, однако, отметить, что эта оценка

получена на основе немногочисленных выборок – 10, 3 и 82 личинки, выловленные соответственно 9–11 июня, 2–4 и 13 июля. Небольшое число измеренных особей и значительный временной интервал между сборами могли повлиять на проведённые расчёты.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют, что в период массового развития личинок беломорской сельди в начале летнего сезона концентрация зоопланктона размером 0.1–1.0 мм, являющегося основным компонентом их рациона, не лимитировала обилие и скорость роста ни в одном из исследованных районов. Более заметную роль в регулировании численности и выживаемости личинок и, следовательно, в формировании урожайности поколения в этот период играли другие факторы, в первую очередь локальные гидрофизические условия и количество хищного планктона. Мы не исключаем, однако, что при возникновении условий, неблагоприятных для массового развития мелкоразмерного зоопланктона в изменчивых прибрежных зонах, его численность может оказывать заметное влияние на развитие и выживаемость ранних стадий личинок беломорской сельди.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ, грант № 14-50-00095.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверинцев С.В. 1927. Сельди Белого моря // Тр. Науч. ин-та рыб. хоз-ва. Т. 2. Вып. 1. С. 51–66.
- Андреева А.П., Семенова А.В., Карпов А.К. 2009. Некоторые подходы к вопросу расовой подразделенности беломорской сельди (*Clupea pallasii maris-albi* Berg) // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 39–42.
- Артемяева К.Ф. 1975. Об элементарных популяциях беломорской сельди // Исследования фауны морей. Т. 16. № 24. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 38–52.
- Васильева Ю.В., Пастернак А.Ф., Тимонин А.Г. 2009. Роль мелкой фракции мезозоопланктона в пелагическом сообществе северо-восточной части Черного моря в осенний период // Океанология. Вып. 49. №. 4. С. 523–531.
- 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.
- Гошева Т.Д., Слопова С.А. 1975. Питание и обеспеченность пищей личинок беломорской сельди *Clupea harengus pallasii mabis-albi* Berg // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 3. С. 463–472.
- Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г. 1985. Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 56–72.
- Душкина Л.А. 1974. Признаки популяционной дифференциации сельдей Белого моря на личиночных стадиях // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Вып. 21. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 117–122.
- Душкина Л.А. 1988. Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. М.: Наука, 192 с.
- Евсеев С.А., Мишин А.В. 2011. О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 809–821.
- 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.
- Иванченко О.Ф. 1975. Искусственное разведение и выращивание беломорской сельди // Исследования фауны морей. Т. 16. № 24. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 276–293.
- Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Мишин А.В. и др. 2014. Мелкомасштабное распределение личинок сельди (*Clupea pallasii marisalbi*) и структура вод в районах нереста в Белом море // Океанология. Т. 54. № 6. С. 805–815.
- Лайус Д.Л. 1997. Популяционная структура беломорской сельди // Рыб. хоз-во. № 4. С. 27–30.
- 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.
- Лисовенко Л.Н. 1960. Влияние факторов среды на выживание личинок салаки // Тр. ВНИРО. Т. 42. С. 152–166.
- 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.
- Мишин А.В., Евсеев С.А., Евдокимов Ю.В. 2008. О видовом составе и распределении летнего ихтиопланктона губы Чупа (Кандакшский залив Белого моря) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 844–850.
- Мухомедьяров Ф.Б. 1975. О динамике и структуре локальных популяций сельдей в заливах Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 16. № 24. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 38–52.
- Никитинская И.В. 1958. О начале активного питания личинок сахалинской сельди (*Clupea harengus pallasii* Val.) // Зоол. журн. Т. 37. № 10. С. 1568–1571.
- 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.
- Перцова Н.М., Кособокова К.Н. 2002. Межгодовые изменения биомассы и распределения зоопланктона в Кандакшском заливе Белого моря // Океанология. Т. 42. № 2. С. 240–248.
- Прыгункова Р.В. 1990. Динамика численности зоопланктона в Кандакшском заливе Белого моря в связи с вопросом об урожайности поколений мелкой

- кандалакшской сельди // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 227. С. 54–77.
- Пуцаева Т.Я. 1981. Кормовая база и питание личинок сельди в губе Палкина Белого моря в 1978 г. // Тр. ПИНРО. Вып. 45. С. 82–87.
- Свешников В.А. 1963. Питание медуз как возможных конкурентов беломорской сельди // Тр. Кандалакш. госзаповедника. Вып. 4. С. 246–249.
- 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 // Там же. Т. 49. № 3. С. 354–371.
- Соин С.Г., Кублик Е.А. 1986. Численность и эколого-морфологическая характеристика молоди беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg, встречающейся в ихтиопланктоне // Там же. Т. 26. Вып. 1. С. 80–86.
- Тамбовцев В.М. 1975. Особенности распределения, размножения и состояния запаса мелкой кандалакшской сельди // Исследования фауны морей. Т. 16. № 24. Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 5–25.
- Эпштейн Л.М. 1957. Зоопланктон Онежского залива и его значение в питании сельди и молоди рыб // Материалы по комплексному изучению Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 315–349.
- Arula T., Kotta J., Lankov A. et al. 2012. Diet composition and feeding activity of larval spring-spawning herring: importance of environmental variability // J. Sea Res. V. 68. P. 33–40.
- Blaxter J.H.S. 1963. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding // Calif. Coop. Fish. Invest. Rept. V. 10. P. 79–88.
- Ehrlich K.F., Blaxter J.H.S., Pemberton R. 1976. Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae // Mar. Biol. V. 35. P. 105–118.
- Folkvord A., Johannessen A., Moksness E. 2004. Temperature-dependent otolith growth in Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) larvae // Sarsia. V. 89. P. 297–310.
- Fox C.J., Harrop R., Wimpenny A. 1999. Feeding ecology of herring (*Clupea harengus*) larvae in the turbid Blackwater Estuary // Mar. Biol. V. 134. P. 353–365.
- Haslob H., Rohlf N., Schnack D. 2009. Small scale distribution patterns and vertical migration of North Sea herring larvae (*Clupea harengus*, Teleostei: Clupeidae) in relation to abiotic and biotic factors // Sci. Mar. V. 73S1. P. 13–22.
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in light of biological research // Rapp. Proc.-Verb. Reun. Commis. Int. Explor. Sci. Mer. Mediterr. V. 20. 228 p.
- Johannessen A., Blom G., Folkvord A. 2000. Differences in growth pattern between spring and autumn spawned herring (*Clupea harengus* L.) larvae // Sarsia. V. 85. P. 461–466.
- Kjørboe T., Munk P. 1986. Feeding and growth of larval herring, *Clupea harengus*, in relation to density of copepod nauplii // Environ. Biol. Fish. V. 17. № 2. P. 133–139.
- Kjørboe T., Munk P., Richardson K. et al. 1988. Plankton dynamics and larval herring growth, drift and survival in a frontal area // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 44. P. 205–219.
- MacKenzie B.R., Kjørboe T. 2000. Larval fish feeding and turbulence: a case for the downside // Limnol. Oceanography. V. 45. P. 1–10.
- Oeberst R., Dickey-Collas M., Nash R. 2009. Mean daily growth of herring larvae in relation to temperature over a range of 5–20°C, based on weekly repeated cruises in the Greifswalder Bodden // ICES J. Mar. Sci. V. 66. № 8. P. 1696–1701.
- Pavlov D.A., Moksness E., Burmenski V.A. 2000. Otolith microstructure characteristics in White Sea spring-spawning herring (*Clupea pallasii marisalbi* Berg) larvae // Ibid. V. 57. P. 1069–1076.
- Purcell J., Grover J. 1990. Predation and food limitation as causes of mortality in larval herring at a spawning ground in British Columbia // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 59. P. 55–61.
- Suneetha K.-B., Folkvord A., Johannessen A. 1999. Responsiveness of selected condition measures of herring, *Clupea harengus*, larvae to starvation in relation to ontogeny and temperature // Environ. Biol. Fish. V. 54. P. 191–204.