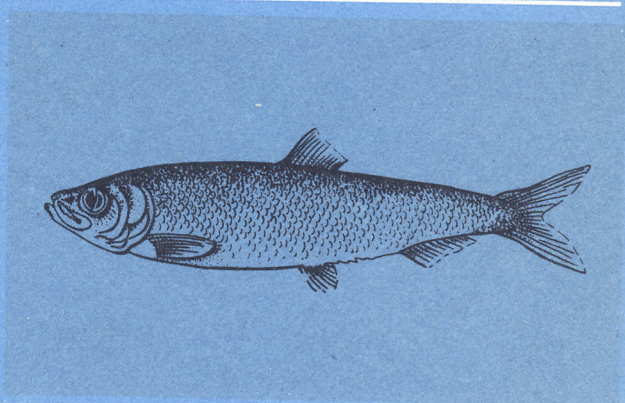


Э. А. Оявеер

БАЛТИЙСКИЕ СЕЛЬДИ



БАЛТИЙСКИЕ СЕЛЬДИ – ЭТО АТЛАНТИЧЕСКИЕ ВЕСЕННЕ- И ОСЕННЕ-РЕСТУЮЩИЕ СЕЛЬДИ, ПРИСПОСОБИВШИЕСЯ В ТЕЧЕНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО ВРЕМЕНИ К ОБИТАНИЮ В ТАКОМ СОЛОНАТОВОДНОМ ВОДОЕМЕ, КАКИМ ЯВЛЯЕТСЯ БАЛТИЙСКОЕ МОРЕ. БЛАГОДАРЯ ВЫСОКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЕ ЭТИ РЫБЫ ЗАНИМАЮТ ВЕДУЩЕЕ МЕСТО В ЭКОСИСТЕМЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ.

Э. А. Оявеер

БАЛТИЙСКИЕ СЕЛЬДИ

(биология и промысел)



МОСКВА ВО "АГРОПРОМИЗДАТ" 1988

УДК 639.2

О я в е е р Э. А. Балтийские сельди (биология и промысел). — М.: Агропромиздат, 1987. — с. 205. ISBN 5-10-000266-2

Описаны популяционная структура и метод распознавания особей разных группировок. Проанализировано влияние различных факторов среды на жизнедеятельность балтийских сельдей. Рассмотрены вопросы рационального использования и охраны запасов балтийских сельдей.

Предназначена для научных работников рыбной промышленности. Табл. 62. Ил. 67. Библиография — 312 названий.

Рукопись рекомендована к изданию Ученым советом Балтийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства.

О $\frac{4002030000-046}{035(01)-88}$ 158-88

ISBN 5-10-000266-2

© ВО "Агропромиздат", 1988

ВВЕДЕНИЕ

Исследования балтийских сельдей имеют длинную историю. Уже сотни лет назад знания о поведении и времени появления сельдей в определенных районах Балтики служили основой их успешного лова. Опубликованные научные сведения о балтийской сельди стали появляться с XVIII в. К. Линней признал балтийскую сельдь (*Clupea harengus varietas membras Linne*) разновидностью атлантической сельди (*Clupea harengus Linne*)*. Уже давно исследователями была замечена характерная для балтийской сельди черта — склонность к формированию отдельных группировок в разных частях моря. На это обратили внимание такие ученые, как С. Нилссон, И. Мюнтер и К. Ф. Кесслер [36, 144, 168]. Ценный вклад в изучение динамики запасов балтийских сельдей и водных экосистем внес К. Э. Бэр [6, 7].

В 70-х годах XIX столетия К. Купфером и Х. Майером были сделаны важные открытия по экологии размножения, оплодотворения, эмбриогенезу и личиночному развитию сельди в Западной Балтике [204, 205, 230]. Существенное обновление методов изучения популяционного состава связано с именем Ф. Гейнке, который проводил сравнительный анализ отдельных группировок рыб по морфологическим признакам. Измеряя и подсчитывая отдельные показатели и пропорции тела рыб, он установил, что балтийские сельди отличаются от других представителей *Clupea harengus*, а также указал на различия сельдей, обитающих в разных районах Балтийского моря [167]. Его методика была применена К. Е. Суворовым и Э. Хеллеваара [109, 168] для изучения сельдей Северо-Восточной Балтики. Наиболее полной сводкой исследований балтийских сельдей в начале XX в. является работа Г. Шнайдера [286]. В 20–30-е годы текущего столетия исследованием популяционной структуры балтийских сельдей занимались А. И. Рабинерсон, Р. У. Канерва, Э. Поулсен, Х. Хэссле [87, 173, 174, 199, 262, 263]. Изучалось питание сельди [193]. В 1930 г. вышла в свет работа И. Лундбека [220], обобщающая известные в тот период данные по балтийским сельдям.

В первой половине 40-х годов были опубликованы данные по изучению структуры уловов, запасов и пополнению сельдей [130, 206, 231].

Систематические океанологические, гидробиологические и ихтиологические исследования, проводимые с целью организации рационального использования рыбных запасов Балтийского моря, были начаты в нашей стране во второй половине 40-х годов. Работы проводились под руко-

* Восточнее линии о-ва Эланд — мыс Хел (западнее Гданьской бухты) — балтийскую сельдь обычно называют салакой. Чтобы избежать терминологических сложностей, ниже всех обитающих в Балтийском море сельдей мы называем балтийскими сельдями.

водством таких специалистов, как Т. Ф. Дементьева, Н. А. Дмитриев, Н. Г. Борисов, Л. А. Раннак и др. Советскими учеными был собран обширный материал, который позволил существенно расширить знания по структуре, морфологии и биологии балтийских сельдей, понять причины колебаний ее численности и др. Этот материал послужил основой для составления прогнозов состояния запасов сельди и рекомендаций по их использованию уже с конца 40-х годов.

Важнейший и наиболее объемный материал по биологии балтийских сельдей был накоплен в 50-е и 60-е годы. Исследования велись наиболее интенсивно в северо-восточных, восточных и южных районах Балтики. В этот период наибольших результатов достигли К. Я. Батальянц (внутривидовая дифференциация) [4, 5], Т. Ф. Дементьева (структура и колебание запасов, методика прогнозирования) [24, 25], А. Иенсен (нерест, численность личинок и поколений в датских водах, мечение) [190–192], С. Г. Крыжановский (оплодотворение, эмбриональное и личиночное развитие, партеногенез) [44, 45] Р. Кэндлер и С. Датт (плодовитость разных группировок) [208], Л. Н. Лисивненко (нерест, эмбриональное и личиночное развитие) [47–51, 217, 218], М. Н. Лишев (колебание запасов, промысел, прогнозирование) [52, 53], И. И. Николаев (биологическая продуктивность Балтийского моря, питание сельди, зависимость ее распределения от условий питания) [66–75], Г. Оттерлинд (миграция сельдей побережья Швеции) [244], И. Попель (промысел, структура и колебания запасов, дифференциация группировок, питание) [255–260, 300, 301], Л. А. Раннак (структура, распределение и колебания запасов, размножение, плодовитость, питание, рост, формирование численности поколений) [88–95, 268–273], О. Рехлин (структура и флюктуация запасов, смертность) [274–276], А. В. Селецкая (структура запасов, размножение, численность поколений в Южной Балтике) [101–103], А. П. Сушкина (питание разных группировок) [111], В. Шёблом (биология и миграции сельди у побережья Финляндии) [290, 291], Г. Энхольм (биология группировок в Ботническом заливе) [161] и другие ученые.

С начала 70-х годов увеличился интерес всех Прибалтийских стран к запасам балтийских рыб, в том числе и сельдей. Это было вызвано сокращением запасов многих ценных видов рыб в Мировом океане, популяции которых находились в депрессивном состоянии. Давление промысла на запасы балтийских сельдей значительно возросло.

Балтийская сельдь состоит из многих популяций, использование которых необходимо регулировать отдельно. Запас одной популяции нередко эксплуатируется несколькими странами. Поэтому определение состояния запасов и эффективное управление ими невозможно без сотрудничества всех Прибалтийских стран. Такое сотрудничество было организовано на основе Конвенции о рыболовстве и сохранении живых ресурсов Балтийского моря, подписанной в 1973 г.

Внедрение метода виртуальных популяций с использованием резуль-

татов гидроакустического определения величины запасов при выработке оценок состояния запасов балтийских сельдей на Рабочей группе Международного совета по исследованию моря (ИКЕС) в 1977—1978 гг. было большим шагом вперед. Однако стало ясным, что при выработке рекомендаций по эксплуатации запасов балтийских сельдей и других рыб такая методика может служить только промежуточным этапом. Рационального использования запасов рыб Балтийского моря можно добиться оптимизацией величины и состава уловов по всем видам и популяциям с учетом их взаимоотношений и связей с другими компонентами экосистемы, т. е. на основе моделей экосистемы, разработка которых требует координированных усилий. В ближайшие годы для определения состояния запасов балтийских рыб необходимо будет применять модели экосистемных связей между рыбами, так называемые многовидовые модели.

В новой обстановке (в 70-е и 80-е годы) особую важность приобрело применение научных данных для организации рациональной эксплуатации и управления запасами сельди [273, 276—279, 303—305 и др.]. Актуальной темой стало изучение воздействия антропогенного загрязнения на пополнение запасов [135—136 и др.].

До сих пор собранная и обработанная несколькими поколениями исследователей информация по балтийским сельдям была обобщена неполно. Это затрудняло понимание причин формирования отдельных группировок сельди, их признаков, а также их места в экосистеме Балтийского моря, что, в свою очередь, затрудняло управление запасами.

Настоящая монография является попыткой обобщить собранные многими исследователями и самим автором данные по балтийским сельдям с позиций современных взглядов на внутривидовую дифференциацию, пищевые цепи и рациональное использование живых ресурсов моря.

Автор занимался исследованием балтийских сельдей более 25 лет в основном в северной и восточной частях Балтики. В сборе и обработке данных большую помощь автору оказали коллеги из БалтНИИРХа и его Таллинского отделения. Особо хочется отметить неоценимые советы и помощь в течение многих лет д-ра биол. наук Л. А. Раннак. При подготовке монографии ценные замечания сделали д-р биол. наук Л. А. Душкина, д-р биол. наук Т. Ф. Дементьева, проф. И. И. Николаев, канд. биол. наук Р. Апс и канд. биол. наук М. Н. Лишев. Автор приносит им глубочайшую благодарность.

Глава 1.

СТРУКТУРА И ВЗАИМОСВЯЗИ БАЛТИЙСКИХ СЕЛЬДЕЙ

ВЗАИМОСВЯЗИ С СОСЕДНИМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ МОРСКИХ СЕЛЬДЕЙ

Современные популяции балтийских сельдей возникли возможно в результате повторного заселения бассейна Балтийского моря сельдями в течение послеледникового периода и адаптации иммигрантов к условиям среды в разных частях моря. По происхождению балтийских сельдей относят к атлантическим [4, 5, 99, 233, 302 и др.]. Однако Г. Хемпель и В. Неллен допускают, что балтийские сельди больше похожи на тихоокеанскую сельдь и предполагают, что она происходит от беломорской сельди [171].

Как балтийские (*Clupea harengus membras* L.), так и беломорские (*Clupea harengus pallasi maris albi* Berg) сельди генетически неоднородны. Балтийские сельди имеют популяции весеннерестующих и осеннерестующих сельдей. Из-за отсутствия осеннерестующей группировки в ареале тихоокеанской сельди связь балтийской и атлантической осенних сельдей не вызывает сомнения. В Белом море проходит граница ареалов атлантических и тихоокеанских сельдей [28]. По кариотипу егорьевская сельдь Кандалакшского залива относится к тихоокеанским сельдям, а онежская, двинская и ивановская сельди, как и балтийские сельди, — к атлантическим [106]. Балтийские весеннерестующие и беломорские сельди имеют ряд близких биологических признаков: большое количество локальных популяций на небольшой площади; икру откладывают на растительность на мелководье; небольшие размеры тела и др. [1, 26 и др.]. По наиболее важным и константным биологическим признакам — температурным границам раннего развития и питания — балтийские сельди близки не ко всем группировкам беломорской сельди, а только к онежской, двинской и ивановской сельдям. В то же время они ближе к атлантическим сельдям, чем к егорьевской сельди Кандалакшского залива:

балтийская и атлантическая сельди, а также онежская, двинская и ивановская сельди Белого моря не могут нереститься при температурах, близких к нулю или ниже нуля, как егорьевская сельдь Кандалакшского залива (табл. 1) [63];

атлантическая сельдь является рыбой, связанной с теплыми течениями, и она питается в районе гидрологических фронтов [55]. Балтийская сельдь не питается при температуре ниже 2°C [67]. Онежская и двинская сельди Белого моря зимой не питаются и зимуют при минус $0,7-0,8^{\circ}\text{C}$ и низкой солености, а егорьевская сельдь Кандалакшского залива питается в местах зимовки при минус $0,2-0,4^{\circ}\text{C}$ и солености $27-28\text{‰}$ [63].

Т а б л и ц а 1. Некоторые параметры разных группировок весенних сельдей Атлантического океана, Балтийского и Белого морей [63, 102, 159, 251, 293 и др.].

Группировка	Нерест				Возраст полового созревания, годы	Асимптотическая длина L_{∞} , см	Количество позвонков, шт.	Предельный возраст, годы
	Период, мес	Температура, °C	Соленость, ‰	Глубина, м				
Норвежская	II-IV (II-III) *	5-8	33-35	5-150 (20-80)	3-9	35-37	56,9-57,6	19-23
Западной Балтики	III-V	6-11	5 и более	1-12	2-3	30-31	55,5	Более 9
Гданьской бухты	IV-VI (IV-V)	3-20 (6-14)	3,6-5,5 (3-4)	0,8-5	2-3	25	55,21-55,45	7
Северо-Восточной Балтики	IV-VI (V)	5-13	3-7	3-8	2-3	27	55,07-55,10	16-20
Рижского залива	V-VII	9-17	3-6	4-15	2	22	55,15	13
Ботнического залива	V-VII	2-18 (8-14)	3,5-4,7	5-20	3	20-21	53,34-55,74	Более 11
Онежская (Белого моря)	Конец V-VI	5-10	5-19	4-5	2-3	Данных нет	53,137	9
Кандалакшская мелкая (Белого моря)	Вторая половина IV-V	От -0,5 до +2,0	10-27	0,5-5 (2-3)	3-4	То же	53,760	10

* В скобках дается основной промежуток.

Сходство биологических признаков популяций балтийской весенней сельди, в особенности заливных сельдей, с признаками онежской и двинской сельдей Белого моря позволяет считать правомочной точку зрения Л. А. Душкиной [28] о возможности общего происхождения этих группировок. Это связано с предположением существования прямой или косвенной связи бассейнов Балтийского и Белого морей в послеледниковое время. Такое предположение позволяет объяснить пути миграции и других видов в послеледниковый период, во время заселения бассейнов Балтийского и Белого морей и образования их фауны и флоры [127]. М. Саурамо считает, что такая связь существовала на стадии позднегляциального Иольдиевого моря, но другие исследователи считают связь Балтийского и Беломорского бассейнов в послеледниковое время маловероятной [187].

ЗАСЕЛЕНИЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ СЕЛЬДЯМИ

Проникновение атлантической сельди в Балтийское море могло начаться после отступления льда в послеледниковый период в бассейне Балтийского моря в результате открытия сообщения между Атлантическим океаном и Балтийским морем и возникновения в Балтийском море условий для обитания сельди. Освобождение бассейна Балтийского моря ото льда началось с юга примерно 15 тыс. лет назад, а самая последняя часть — куток Ботнического залива — освободилась примерно 9 тыс. лет назад.

Некоторые исследователи отрицают связь Балтийского ледникового озера с морем, а если и допускают такую связь, то только на западе бассейна. Связь балтийского бассейна с морем через пролив Нярке в Средней Швеции установилась примерно 10 тыс. лет назад, и морская вода вторглась в его бассейн. По находке скелета установлено, что в этом пребореальном Иольдиевом море жила и сельдь [232]. Несмотря на пребореальный климат, в фауне Балтики в это время доминировали, вероятно, арктические и арктическо-бореальные виды [127]. Поэтому можно считать, что в этом море могла обитать только весеннерестующая сельдь.

На последующей стадии развития Балтийского бассейна — в Анциловом озере — существование сельди сомнительно, так как для эмбрионального развития балтийской сельди необходима минимальная соленость воды — 2–3 ‰. Если на каком-то участке прибрежной части Анцилового озера поверхностный слой воды сохранил примерно такую соленость, то можно предполагать существование сельди и в Анциловом озере. В настоящее время точки зрения исследователей по солености Анцилового озера расходятся — некоторые полагают, что на этой стадии вода только в нижних слоях Балтийского бассейна имела некоторую соленость (рис. 1) [127, 139 и др.]. Некоторые специалисты

считают, что вода в Анциловом озере была пресной [127]. Но даже в том случае, если сельдь не могла выжить в Анциловом озере, генотип сельди, адаптированной к условиям Балтийского моря в течение иольдиевого периода, по всей вероятности, не погиб. Он мог выжить на анциловой стадии в районе нынешних Скагеррака и Каттегата, где в иольдиевое время были проливы, а на анциловой стадии — бухта Северного моря [187, 283], куда проникали пресные воды из Анцилового озера. По предположению Ярвекюльга [127] там же обитали некоторые беспозвоночные, заселившие Балтийский

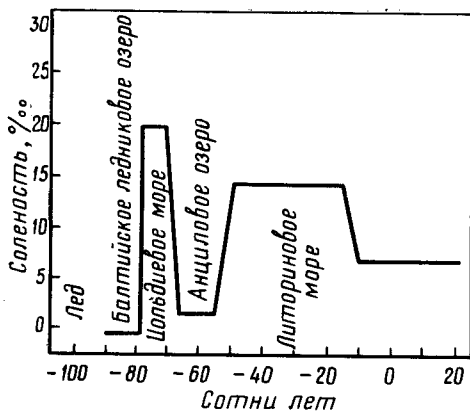


Рис. 1. Предполагаемые изменения солености на разных стадиях развития Балтийского моря [139]

бассейн в предшествующий период его, послеледникового развития. Скорее всего, группировка сельди, обитавшая в Балтийском море в иольдиевый период и выжившая в анциловый период либо в Балтийском бассейне, либо вне его, в опресненной бухте Северного моря, и дала начало нынешней заливной сельди.

В настоящее время популяции заливной сельди занимают в Балтийском море районы с наиболее низкой соленостью (3–9 ‰), т. е. проникли в зону солености 5–8 ‰, которая, как утверждает В. В. Хлебович [120], является для организмов универсальным барьером, в то время как основные скопления морской сельди во время нагула и зимовки приурочены к местам с более высокой соленостью.

В наиболее соленый и теплый период в развитии Балтийского моря, в литориновую стадию, в бассейн, вероятно, вторглись представители других группировок сельди, предки которых в этом бассейне в иольдиевый период не обитали [5]. Х. Мунтэ считает, что в этот период в Балтийское море могла вселиться осенняя сельдь, которая по сравнению с весенней сельдью более теплолюбива [232]. Ей для размножения нужны более высокая соленость и температура, и в северных частях Балтики, вблизи границы ее ареала, в ее репродуктивной системе значительно больше отклонений, чем у весенней сельди. Это вместе с меньшей дифференцированностью на локальные популяции и меньшими отличиями (по сравнению с весенней сельдью) от популяций Северо-Восточной Атлантики дает основание отнести осеннюю сельдь Балтийского моря к более поздним вселенцам. Часть весенних сельдей Балтийского моря также можно отнести к более поздним иммигрантам. Это относится в первую очередь к сельди Западной Балтики (западнее о-ва Борнхольм), которая нерестится при солености не ниже

Т а б л и ц а 2. Некоторые популяционные параметры разных группировок осенней сельди [191, 251, 263, 274, 309 и др.]

Группировка	Нерест				Возраст полового созревания, годы	Асимпто- тическая длина L_{∞} , см	Количество по- звонков, шт.	Предельный возраст, годы
	Период, мес	Температу- ра, °С	Соленость, ‰	Глубина, м				
Доггербанк, Се- верное море	IX–XI	9–14	34	35–70	2–5 (3–4)	Данных нет	56,5	Более 10
Западной Балтики	IX–XI	13–15	16–18	Около 10	3	28	55,5	" 8
Южной Балтики	VIII–IX и вторая половина X*	12–16	Данных нет	10–25	3	28	55,49–55,73	12
Северо-Восточной Балтики	VIII–IX	8–16,5	5–7	10–25	3	22	55,56	12–16
Рижского залива	IX–X	7–12	5–7	3–15	2–3	22	55,44	13
Финского залива	VIII–IX		5–7	10–20	3	20	55,45	12

* В скобках дается основной промежуток.

5°/∞ но еще не порвала связи с водами значительно большей солености, как встречающаяся в Балтийском море рюгенская сельдь, которая в старшем возрасте мигрирует для нагула в Скагеррак и Каттегат [309].

Сравнивая популяционные параметры балтийских сельдей с такими осенней банковской сельди Северного моря и весенней сельди Клайд, которые заселяют ныне ареал вероятных предков балтийских сельдей — бассейн Северного моря, а также с параметрами норвежской сельди, можно видеть различия, обусловленные различиями среды в ареалах этих группировок (табл. 2). Можно предположить, что в Балтийском море прижились представители не из популяций, хорошо адаптированных к относительно константным условиям среды, как, например, сельди нынешних популяций Доггербанка, Клайд или Норвежской, а из эвритермных и эвригалинных группировок. Последние жили в прибрежной полосе на северных окраинах ареала атлантической сельди — в фиордах, архипелагах и эстуариях. Вероятно, эти популяции уже были адаптированы к нересту на растительность на мелководьях [27]. Следует отметить, что и в настоящее время в районах с неустойчивой средой (норвежские фиорды, датские проливы, Каттегат) встречаются группировки сельди, адаптированные к разнообразным условиям [96, 99, 263].

Несомненно, решающим событием, от которого прямо зависела возможность постоянного заселения сельдью Балтийского моря и возникновения там адаптированной к этим условиям группировки, оказалась возможность ее размножения в этом водоеме. Нерестилища сельди в Балтийском море находятся на гораздо меньшей глубине, чем в Норвежском или Северном морях. Вероятно, из-за низкой температуры (от 0 до 5 °С) под термоклином и приуроченности в личиночный период к максимумам продукции молоди тепловодного зоопланктона сельди могли в Балтийском море адаптироваться к нересту только в той части гомогалинного слоя, которая к периоду размножения соответственной группировки ежегодно оказывается выше термоклина: весной на глубине до 10–15 м, осенью до 15–25 м. Так как в Балтийском море в конце весеннего нереста температура в указанном верхнем слое значительно выше, чем на нерестилищах весенней сельди в Норвежском и Северном морях, то это вызвало адаптацию нереста балтийской сельди к более высокой температуре, в особенности у тех группировок (заливной сельди), которые адаптировались к использованию более позднего максимума продукции науплиев.

Нерест тихоокеанской сельди в прибрежном мелководье также обусловлен слишком низкой температурой и отсутствием необходимого субстрата на больших глубинах [20]. Эмбриональное развитие сельдей Балтийского моря в отличие от сельдей Северо-Восточной Атлантики может проходить при небольшой солености. Если у атлантической сельди процент нормально развивающихся эмбрионов наибольший при

соленостях свыше 20 ‰ [176], то, по меньшей мере, у части популяций балтийской сельди этот процент наибольший при 5–20 ‰ [201, 240].

В Балтийском море, как и в соседних районах Северо-Восточной Атлантики, наблюдаются два максимума первичной продукции — весенний и осенний. Это и позволило адаптироваться в Балтийском море как весенней, так и осенней группировкам сельдей. Временные и пространственные различия в динамике первичной продукции и связанных с ней пиках численности кормовых организмов для личинок в разных частях моря явились важной причиной, которая способствовала (посредством процесса адаптации личинок сельди к упомянутым пикам) возникновению различий между сельдями отдельных районов. С. А. Северцов подобную адаптацию, позволяющую сократить смертность, считает основной причиной адаптивной радиации, т.е. обособления локальных популяций балтийской сельди [100].

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА

Весенненерестующая и осенненерестующая сельди. Принципиальные различия этих группировок сельдей состоят в следующем:

атлантическая и балтийская весенние сельди нерестятся при более низких температурах, а балтийская весенняя сельдь еще и при более низкой солености, чем осенняя [149, 251, 302 и др.]. Исключением является балтийская весенняя заливная сельдь, которая в связи с адаптацией к специфическим условиям среды в заливах нерестится при относительно высоких температурах (см. табл. 1 и 2);

у весенних сельдей личиночное развитие проходит в условиях относительно высокой и быстро поднимающейся температуры и его длительность невелика. У осенних сельдей личиночное развитие проходит при более низкой температуре, длится значительно дольше и метаморфоз начинается при большей длине тела, чем у весенней сельди;

в период наибольшей элиминации — при переходе на экзогенное питание и во время личиночного развития — весенние и осенние сельди питаются разными генерациями молоди копепоид, возникающих соответственно после весеннего и летне-осеннего максимума первичной продукции.

Обособление осенней сельди от весенней произошло предположительно в межледниковый период Сангамон, т. е. примерно 120 тыс. лет назад [302]. По-видимому, уже тогда у одних сельдей эмбриональное развитие происходило при относительно высоких температурах и солености, что позволяло ей во время перехода на экзогенное питание кормиться науплиями копепоид, появляющихся после осеннего максимума первичной продукции. Более того, нам кажется, что не только устойчивость весенней и осенней группировок сельди, но и их возникнове-

ние связано с адаптацией размножения сельди к весенним и осенним максимумам численности молоди копепод после соответствующих максимумов первичной продукции.

Сельди при заселении новых районов хорошо приспосабливаются к изменениям условий среды. Поэтому встречаются группировки, размножающиеся не только весной и осенью, но и в другие сезоны.

Такое разнообразие группировок и недостаточная информация об их взаимоотношениях вызывают сомнения постоянной обособленности весенней и осенней сельдей [3, 137]. Однако биологические различия весенней и осенней сельдей значительны и случаи массового изменения сезона нереста сельди не обнаружены. Например, завезенная в Аральское море весенненерестующая балтийская сельдь сохранила свой сезон нереста, хотя ее морфометрические признаки существенно изменились [93]. Весенне- и осенненерестующие сельди образуют в Балтийском море самостоятельные группировки, которые практически не смешиваются, поскольку их половые продукты созревают в разные сезоны [4, 5, 241 и др.]. В западных, южных и центральных районах Балтики, где максимумы продуктивности как по времени, так и по месту хорошо разделены, размножение весенней и осенней сельдей четко обособлено. А в северных районах Балтики, где максимумы первичной продукции ближе друг к другу, нерест весенней и осенней группировок сельдей также по времени ближе. В случае отклонения погодных условий от средних многолетних часть особей одной группировки может нереститься вместе с особями другой группировки. При этом возникновение большого числа гибридов предотвращается ухудшением качества гамет вне нормального периода размножения. Поэтому, основываясь на биологической концепции вида, следует согласиться с К. Я. Батальянцем [4, 5] и в отношении балтийских сельдей применить заключение И. Блекстера [151] о том, что весенне- и осенненерестующие сельди различаются на уровне видов-двойников. Однако, поскольку в направлении от Северо-Восточной Атлантики к Балтийскому морю между соседними группами весенне- или осенненерестующих сельдей не существует резких биологических различий, которые позволили бы провести между ними четкую границу, разделяющую *Clupea harengus harengus* L. и *Clupea harengus membras* L., то балтийскую весенне- или осенненерестующую сельдь следует рассматривать как подвид соответственного весеннего или осеннего вида — двойника атлантической сельди.

Весенняя сельдь доминирует в северных районах Балтики. Численность осенней сельди в южных и западных районах Балтики обычно выше, чем в северных районах [173]. Однако в настоящее время доля осенней сельди во всех районах Балтики невелика [186].

Подобно весенне- и осенненерестующим атлантическим сельдям одного и того же или соседних районов весенняя и осенняя балтийские сельди также различаются между собой целым рядом морфометрических признаков [220, 252, 253 и др.]. По всей вероятности, в разных районах

степень различия между весенне- и осенненерестующей группировками варьирует. Значительно отличаются друг от друга весенняя и осенняя сельди Рижского залива. У них обнаружено среди 19 изученных признаков 12 отличных друг от друга (табл. 3). По сравнению с осенней сельдью голова у весенней сельди выше и длиннее, глаза больше. Форма тела основной части особей весенней сельди клиновидная, а осенней сельди — веретенообразная. По форме и пропорциям тела и окраске спинки, во многих случаях уже визуально можно отличить весеннюю сельдь Рижского залива от осенней. Расстояние между началом спинного и анального плавников у весенней сельди больше, чем у осенней, что, как утверждает А. Н. Световидов [99], указывает на большую склонность первой к миграциям.

Т а б л и ц а 3. Морфометрические признаки весенней и осенней сельдей Рижского залива

Признак	Среднее значение и его стандарт- ная ошибка	Стандартное отклонение	Разница средних по формуле
	$M \pm m$	σ	$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$
Длина тела, по Смитту, см	14,71 ± 0,09	0,92****	4,0
	14,22 ± 0,09	0,74	
Общая масса, г	30,65 ± 0,56	6,02	5,8
	26,23 ± 0,51	4,27	
Длина головы, %*	24,11 ± 0,05	0,58	3,0
	23,84 ± 0,07	0,62	
Высота головы, %*	16,24 ± 0,06	0,46	8,9
	15,63 ± 0,05	0,45	
Диаметр глаза, %*	6,44 ± 0,03	0,32	5,4
	6,18 ± 0,04	0,32	
Антедорзальное расстояние, %*	49,10 ± 0,08	0,82	0,6
	49,18 ± 0,78	0,78	
Антевентральное расстояние, %*	53,17 ± 0,08	0,91	2,2
	52,88 ± 0,10	0,85	
Антеанальное расстояние, %*	72,78 ± 0,08	0,83	4,6
	72,23 ± 0,76	0,76	
Наибольшая высота тела, %*	19,37 ± 0,10	1,04	6,6
	18,54 ± 0,08	0,68	
Наименьшая высота тела, %*	7,14 ± 0,03	0,28	0,4
	7,12 ± 0,03	0,27	

Признак	Среднее значение и его стандартная ошибка $M \pm m$	Стандартное отклонение σ	Разница средних по формуле $\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$
Длина грудного плавника, %*	$15,44 \pm 0,04$	$0,46$	0,2
	$15,43 \pm 0,06$	$0,46$	
Число позвонков, шт.	$55,20 \pm 0,07$	$0,74$	2,5
	$55,49 \pm 0,09$	$0,77$	
Число мягких лучей в грудном плавнике, шт.	$16,31 \pm 0,07$	$0,75$	8,8
	$17,52 \pm 0,12$	$0,99$	
Число жаберных тычинок, шт.	$68,33 \pm 0,20$	$2,13$	0,1
	$68,36 \pm 0,23$	$1,94$	
Число пилорических придатков, шт.	$16,87 \pm 0,22$	$0,22$	5,1
	$19,04 \pm 0,36$	$0,36$	
Длина отолита, %*	$0,54 \pm 0,002$	$0,02$	3,8
	$0,52 \pm 0,003$	$0,02$	
Ширина отолита, %**	$51,44 \pm 0,22$	$2,34$	0,3
	$51,33 \pm 0,28$	$2,29$	
Ширина первой зоны роста отолита***	$29,91 \pm 0,31$	$3,36$	24,2
	$40,74 \pm 0,32$	$2,66$	
Отношение ширины второй и первой зон роста отолита, %	$60,00 \pm 1,59$	$17,18$	22,6
	$20,35 \pm 0,75$	$6,20$	

* По отношению к длине тела, по Смитту (I_p).

** По отношению к длине отолита.

*** В индексах ($1 = 0,025$ мм).

**** В числителе стоят данные по весеннерестующей сельди, а в знаменателе — по осеннерестующей.

Признаки, определяющие внешнюю форму тела (величина головы, наибольшая и наименьшая высота тела, расположение плавников, величина глаза и число пилорических придатков), относятся к одному и тому же комплексу и отражают образ жизни, в частности характер питания и склонность к миграциям. Эти признаки формируются на ранних стадиях онтогенетического развития.

У рыб пропорции тела зависят от температуры и пищи в период онтогенетического развития [253]. Существенная разница между весен-

ней и осенней сельдями Рижского залива в этих признаках хорошо связывается с адаптацией группировок к различным условиям обитания, начиная уже с ранних стадий развития. В частности, различие в количестве пилорических придатков, вероятно, связано с адаптацией весенней и осенней сельдей к использованию при переходе на экзогенное питание и в период личиночного развития разных генераций молоди копепоид, возникающих соответственно после весеннего и осеннего максимумов первичной продукции.

Размеры эвритоморы (основная пища личинок и молоди балтийской сельди), начиная с ранних стадий онтогенетического развития, находятся в обратной зависимости от температуры. Летом они значительно меньше, чем в более холодные времена года [105]. А количество пилорических придатков прямо связано с размерами кормовых объектов [236].

Число позвонков, лучей в грудном плавнике и жаберных тычинок составляет второй комплекс морфометрических признаков. У атлантических сельдей число позвонков и лучей в плавниках зависит от температуры в период эмбрионального и личиночного развития [169, 251 и др.]. По сравнению с весенней сельдью личиночное развитие балтийской осенней сельди протекает при значительно более низкой температуре и длится гораздо дольше: в Рижском заливе у весенней сельди — 2–2,5 мес, а у осенней — 8–9 мес. Поэтому у осенней сельди среднее число лучей в плавниках и позвонков значительно больше, чем у весенней.

Из всех исследованных морфологических признаков наибольшая разница между весенней и осенней сельдями Рижского залива отмечена по ширине первой зоны роста отолита и по соотношению ширины второй и первой зон роста. Поскольку вариационные ряды этих признаков весенней и осенней сельдей относительно слабо перекрываются, то их можно применять даже для распознавания отдельных особей этих группировок с ошибкой в 5–10%.

Локальные популяции. В связи с характерными очертаниями Балтийского моря, особенностями рельефа его дна, системой течений, слоистостью водных масс, ограниченностью сообщения с океаном и большой протяженностью в направлении с севера на юг условия среды в отдельных его частях значительно различаются (рис. 2). В результате этого в отдельных географически или гидрологически ограниченных районах возникли локальные группировки, различающиеся по биологическим параметрам (рис. 3). Половой цикл, время и место нереста, а также условия развития потомства группировок, адаптированных к условиям определенных района или типа миграции, отличаются от соответствующих параметров группировок, адаптированных к другим условиям. Поэтому каждая группировка имеет в своем ареале перед особями других группировок преимущества, обеспечивающие ее потомкам большую выживаемость. Благодаря этому группировки сохраняются,

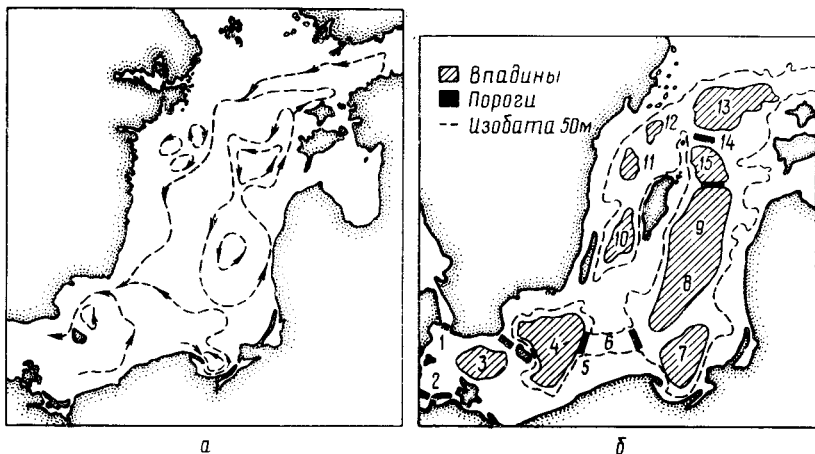


Рис. 2. Схема течений в летнее время (а) и рельефа дна (б) Балтийского моря:

1 – порог Дрогден; 2 – порог Дарсер; 3 – Арконская впадина; 4 – Борнхольмская впадина; 5 – порог Слупск; 6 – Слупский желоб; 7 – Гданьская впадина; 8 – южная часть Готландской котловины; 9 – Готландская впадина; 10 – впадина Карлсе; 11 – впадина Норрчепинч; 12 – Ландсортская впадина; 13 – Северная впадина; 14 – порог Готска-Санден; 15 – впадина Форс [33, 107]

несмотря на их смешивание в местах нагула и на нерестилищах. Возрастной состав, характер роста, структура отолитов и результаты исследования миграций мечением и определением степени зараженности рыб паразитами [22, 244 и др.] позволяют сделать вывод, что обычно основная масса определенной группировки сельди не мечет икру за пределами своего основного района нереста. А сельди крупных заливов – Ботнического, Финского и Рижского – в подавляющем количестве не выходят из родного залива [244, 295 и др.]. Следовательно, указанные группировки являются самовоспроизводящимися, хотя не всегда панмиктическими и соответствуют локальным популяциям [57].

У весенней сельди, нерестящейся ближе к берегу, количество локальных популяций больше, чем у осенней, и популяции больше различаются друг от друга по биологическим признакам, чем популяции осенней сельди.

Различные условия среды в пределах обитания локальных популяций обусловили их биологические (рост, питание, миграции и др.) и морфометрические различия (табл. 4). Некоторые морфометрические признаки сельди изменяются в Балтийском море клинально. От западных районов Балтики к востоку и северу по мере уменьшения влияния атлантических вод и сокращения периода роста – длина, общая масса тела и масса, без внутренностей, у весенней сельди уменьшаются,

Т а б л и ц а 4. Морфометрические признаки двухлетков весенних сельдей поколения 1975 г., выловленных в разных районах Балтийского моря

Показатели	Рижский залив (n = 91)		Финский залив (n = 380)		О-в Хийумаа (n = 161)		О-в Сааремаа- Вентспилс (n = 187)	
	<i>M ± m</i>	<i>σ</i>	<i>M ± m</i>	<i>σ</i>	<i>M ± m</i>	<i>σ</i>	<i>M ± m</i>	<i>σ</i>
Длина, по Смитту, см	11,41 ± 0,10	0,91	12,70 ± 0,05	0,99	12,93 ± 0,08	1,00	15,12 ± 0,07	0,93
Общая масса, г	12,43 ± 0,27	2,57	16,61 ± 0,27	5,24	18,50 ± 0,32	4,08	31,51 ± 0,45	6,21
Масса без внутренностей, г	10,39 ± 0,25	2,37	13,883 ± 0,23	4,35	15,68 ± 0,27	3,45	25,69 ± 0,36	4,94
Антедорзальное расстояние, %*	49,38 ± 0,16	1,50	49,52 ± 0,10	1,91	48,96 ± 0,13	1,69	49,03 ± 0,11	1,46
Длина головы, %*	24,79 ± 0,15	1,39	24,43 ± 0,05	0,99	24,15 ± 0,08	1,03	23,53 ± 0,06	0,89
Антеанальное расстояние, %*	72,63 ± 0,26	2,47	72,50 ± 0,13	2,41	71,78 ± 0,28	3,51	72,49 ± 0,37	5,00
Высота головы, %*	16,30 ± 0,06	0,61	16,16 ± 0,04	0,80	16,12 ± 0,06	0,74	15,74 ± 0,08	1,04
Диаметр глаза, %*	6,82 ± 0,06	0,54	6,84 ± 0,02	0,45	6,60 ± 0,04	0,45	6,45 ± 0,03	0,41
Наибольшая высота тела, %*	19,44 ± 0,13	1,24	19,85 ± 0,06	1,18	19,33 ± 0,12	1,47	19,95 ± 0,09	12,46
Наименьшая высота тела, %*	6,77 ± 0,05	0,49	7,05 ± 0,03	0,49	7,07 ± 0,03	0,40	7,20 ± 0,02	0,30
Число позвонков, шт.	55,23 ± 0,08	0,72	55,21 ± 0,04	0,78	55,28 ± 0,06	0,70	55,30 ± 0,08	1,10
Число мягких лучей в грудном плавнике, шт.	16,85 ± 0,06	0,61	17,01 ± 0,03	0,57	16,95 ± 0,04	0,56	17,02 ± 0,04	0,53
Число пилорических придатков, шт.	16,17 ± 0,32	3,09	16,78 ± 0,14	2,74	16,75 ± 0,18	2,33	18,04 ± 0,19	2,53
Длина отолита, %*	2,33 ± 0,001	0,16	2,19 ± 0,006	0,12	2,17 ± 0,011	0,13	2,09 ± 0,007	0,09
Расстояние от центра отолитов до первой зимней зоны**	36,63 ± 0,32	3,01	36,67 ± 0,23	4,39	38,63 ± 0,27	3,36	42,14 ± 0,26	3,58
Расстояние от центра отолитов до второй зимней зоны**	46,66 ± 0,31	2,98	48,11 ± 0,19	3,64	48,70 ± 0,26	3,31	55,24 ± 0,28	3,82

Показатели	Лиеная—Клайпеда (n = 153)		Гданьск—Борнхольм (n = 234)		Аркона—Мекленбург (n = 215)	
	$M \pm t$	σ	$M \pm t$	σ	$M \pm t$	σ
Длина, по Смитту, см	15,86 ± 0,10	1,19	17,13 ± 0,07	1,06	17,35 ± 0,08	1,14
Общая масса, г	36,19 ± 0,66	8,14	41,0 ± 0,55	8,36	41,13 ± 0,69	10,27
Масса без внутренних, г	29,53 ± 0,53	6,55	34,56 ± 0,44	6,67	35,74 ± 0,60	8,85
Антедорзальное расстояние, %*	48,74 ± 0,13	1,59	48,19 ± 0,09	1,33	48,19 ± 0,10	1,50
Длина головы, %*	23,05 ± 0,08	1,02	22,13 ± 0,07	1,03	21,68 ± 0,11	1,67
Антеанальное расстояние, %*	72,09 ± 0,45	5,59				
Высота головы, %*	15,45 ± 0,06	0,74	15,17 ± 0,04	0,64	14,56 ± 0,05	0,67
Диаметр глаза, %*	6,44 ± 0,04	0,47	5,71 ± 0,02	0,36	5,45 ± 0,02	0,34
Наибольшая высота тела, %*	19,88 ± 0,10	1,24				
Наименьшая высота тела, %*	7,19 ± 0,03	0,34	6,86 ± 0,02	0,34	6,90 ± 0,02	0,36
Число позвонков, шт.	55,51 ± 0,09	1,11	55,74 ± 0,06	0,85	55,68 ± 0,06	0,95
Число мягких лучей в грудном плавнике, шт.	16,91 ± 0,05	0,58	16,92 ± 0,05	0,73	16,92 ± 0,04	0,63
Число пилорических придатков, шт.	17,93 ± 0,20	2,46	17,67 ± 0,17	2,61	17,43 ± 0,217	3,22
Длина отолита, %*	2,05 ± 0,009	0,11	2,02 ± 0,007	0,10	2,00 ± 0,007	0,11
Расстояние от центра отолитов до первой зимней зоны**	43,61 ± 0,32	3,91	44,62 ± 0,25	3,82	42,43 ± 0,25	3,66
Расстояние от центра отолитов до второй зимней зоны**	56,81 ± 0,36	4,42	60,30 ± 0,28	4,29	60,18 ± 0,26	3,84

* От длины тела, по Смитту.

** Признак измерен в единицах окуляр-микрометра (1 = 0,025 мм).

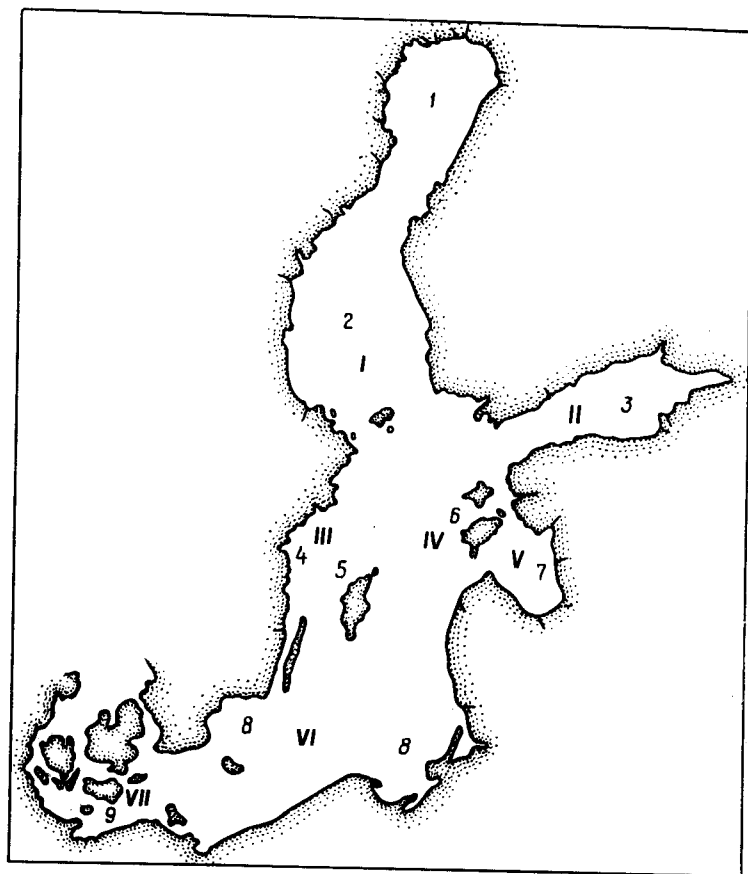


Рис. 3. Схема обитания основных популяций балтийских сельдей (арабскими цифрами обозначены популяции весенних сельдей, а римскими – осенних):

1 – Ботнического залива; 2 – Ботнического моря; 3 – Финского залива; 4 – фиордовая сельдь Восточного побережья Швеции; 5 – морская сельдь Восточного побережья Швеции; 6 – северо-восточной части открытой Балтики; 7 – Рижского залива; 8 – прибрежная сельдь Южной Балтики; 9 – Западной Балтики; I – Ботнического моря; II – Финского залива; III – Восточного побережья Швеции; IV – Восточной и Северо-Восточной Балтики; V – Рижского залива; VI – Южной Балтики; VII – Западной Балтики

а соотношения длины отолита и длины головы, высоты головы и диаметра глаза к длине тела, по Смитту, увеличиваются. От районов Гданьска и Борнхольма до Рижского залива постоянно сокращается ширина первой зоны роста отолита, но в районах Арконской впадины и Мекленбургской бухты ширина первой зоны роста отолита меньше, чем в Гданьском и Борнхольском районах. В общем, с удалением от датских про-

Т а б л и ц а 5. Морфометрические признаки осенней сельди открытой части Северо-Восточной Балтики и Финского залива

Признак	Осенняя сельдь открытого моря (с отолитами первого типа) (n = 93)		Осенняя сельдь Финского залива (n = 83)		$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$
	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	
Число пилорических придатков, шт.	18,81 ± 0,28	2,74	16,78 ± 0,23	2,09	5,6
Количество килевых чешуй, шт.	13,94 ± 0,08	0,79	13,75 ± 0,08	0,068	1,7
Число мягких лучей в грудном плавнике, шт.	17,90 ± 0,11	1,04	17,53 ± 0,12	1,05	2,3
Число жаберных тычинок, шт.	67,53 ± 0,21	2,07	65,98 ± 0,35	3,17	3,8
Длина головы, %*	23,0 ± 0,05	0,53	23,2 ± 0,05	0,50	2,6
Длина рыла, %**	31,6 ± 0,18	1,76	33,2 ± 0,13	1,22	7,2
Диаметр глаза, %**	24,4 ± 0,12	1,66	26,4 ± 0,13	1,23	11,3
Заглазничный отдел головы, %**	42,2 ± 0,16	1,52	40,9 ± 0,17	1,53	5,6
Высота головы, %**	67,7 ± 0,17	1,60	65,2 ± 0,18	1,66	10,1
Межглазничный промежуток, %**	17,0 ± 0,08	0,82	16,8 ± 0,10	0,87	1,6
Антеанальное расстояние, %*	73,3 ± 0,09	0,85	72,7 ± 0,09	0,82	4,7
Антедорзальное расстояние, %*	50,0 ± 0,10	0,99	49,5 ± 0,09	0,80	3,7
Антевентральное расстояние, %*	54,8 ± 0,12	1,14	54,3 ± 0,10	0,95	3,2
Наибольшая высота тела, %*	19,9 ± 0,14	1,37	19,8 ± 0,09	0,84	0,6
Наименьшая высота тела, %*	7,0 ± 0,03	0,28	7,2 ± 0,03	0,28	4,7
Длина хвостового стебля, %*	6,4 ± 0,06	0,51	6,2 ± 0,06	0,54	2,4
Длина грудного плавника, %*	14,7 ± 0,05	0,52	14,8 ± 0,05	0,50	1,0
Длина брюшного плавника, %*	9,5 ± 0,04	0,41	9,6 ± 0,04	0,39	2,0

* От длины тела, по Смитту.

** От длины головы.

ликов, у балтийской сельди все ярче проявляются карликовые признаки. Явная разница в морфометрических признаках проявляется и между отдельными локальными популяциями осенней сельди (табл. 5).

Имеются некоторые биохимические и серологические доказательства различий локальных популяций. Так, сравнением аллельных частот мышечных эстераз на 95%-ном уровне достоверности установлено различие весенних сельдей Финского и Рижского заливов и на 99 %-ном уровне значимости различие весенних сельдей открытой части Северо-Восточной Балтики и Рижского залива [64]. Исследованием эритроцитарных антигенов установлено [238], что значение С-негативных особей в группировках весенней и осенней сельдей с разными типами отолитов (из которых каждый тип характерен для определенного района моря) различно. Как обычно, в природных популяциях между группировками сельдей, рассмотренными здесь в качестве популяций, переход нерезок. С другой стороны, они не всегда гомогенны. На своеобразные группы разбивается осенняя сельдь Рижского залива. Различия между этими группами довольно значительны, включая плодовитость, места нереста и др. Нерестилища основной массы осенней сельди Рижского залива располагаются на банках. Однако небольшая группировка осенней сельди мечет икру на склонах материка или у островов после нереста основной массы осенней сельди — в конце сентября и первой половине октября. Ее плодовитость ниже, и с увеличением массы тела возрастает медленнее, чем у других группировок осенней сельди. Если у осенней сельди Рижского залива зависимость плодовитости y от массы x тела выражается формулой $y = -7,62 + 0,847x$, то у группировки осенней сельди, нерестящейся у берега материка в октябре, эта связь выражается формулой $y = -6,84 + 0,565x$. По относительно позднему времени нереста с осенней сельдью Рижского залива схожа осенняя сельдь района Аландских островов, исследованная Ф. Халлингом [166].

В настоящее время разграничение локальных популяций балтийской сельди и присвоение им таксономических рангов можно признать только предварительными. Это разграничение основывается главным образом на результатах изучения биологии и динамики численности сельдей разных районов, но учитываются также морфометрические признаки, результаты исследования миграций мечением, зараженности паразитами и структуры отолитов, а также имеющиеся данные по распределению фенотипов мышечных эстераз и эритроцитарных антигенов. Предварительное подразделение сельдей на локальные популяции проведено главным образом с практической целью — для определения единиц запасов, по которым составление оценок состояния запасов целесообразно провести отдельно.

Морская и заливная сельди. Популяции как весенней, так и осенней сельдей можно разделить на морские и заливные (фиордовые). Морская сельдь нагуливается и зимует в открытом море. Некоторые

популяции морской сельди совершают протяженные миграции. Заливная сельдь обычно не выходит из родного залива, однако сельди старших возрастных групп могут нагуливаться и в открытом море. Важным различием между морскими и заливными популяциями следует считать то, что морские сельди в течение онтогенеза обитают при более изменчивой (от 3‰ в районе эмбрионального и личиночного развития в береговой зоне до соленостей открытой Балтики) и более высокой солености, чем заливные. При этом популяции морской сельди значительно больше различаются между собой по отношению к солености в их ареалах, чем заливные.

В связи с различием солености, температурного режима и других условий среды в их ареалах соседние популяции морской и заливной сельдей существенно различаются по биологическим и морфометрическим признакам, динамике численности и др. Осенненерестующая заливная сельдь отличается от соответствующей морской сельди меньше, чем весенняя. По частоте встречаемости фенотипов, выявленной при электрофоретическом исследовании мышечных эстераз, весенняя заливная сельдь отличается от морской [64]. Однако нерестовые периоды морской и заливной сельди той же сезонной группировки частично перекрываются и поэтому они в зоне контакта на нерестилищах в некоторой степени смешиваются.

Другие группировки. Морфометрические признаки группировок с разной биологией (больше- и малоглазые сельди, особи с серой и синей спинками) исследовались Е. К. Суворовым [109], позднее А. И. Рабинерсоном [87] и другими специалистами. Сельдь открытого моря имеет меньший глаз, чем заливная сельдь, а осенняя сельдь меньший глаз, чем весенняя. При сравнении морфометрических признаков осенней сельди с серой и синей спинками значительная разница была обнаружена только в наибольшей высоте тела и антедорзальном расстоянии. У особей с серой спинкой они были больше — M_{Diff} соответственно 8,1 и 2,5. Анализ морфометрических признаков и данные по распределению сельдей с серой и синей спинками позволяют заключить, что сельди с серой спинкой обитают в более глубоких слоях, чем особи с синей спинкой.

МЕТОД ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАСПОЗНАВАНИЯ ОСОБЕЙ РАЗНЫХ ГРУППИРОВОК

Раньше сезонные группировки различали по стадиям зрелости гонад. Но этот метод дает удовлетворительные результаты в основном в западном и южном районах моря, где промежуток времени между нерестовыми периодами сезонных группировок сельди длиннее. В центральных и северных районах моря, где промежуток времени между нерестом весенней и осенней сельдей значительно короче, а нерестовый период

как весенней, так и осенней сельдей продолжителен (примерно по 1,5–2 мес), наблюдается совпадение стадий половой зрелости гонад сезонных группировок (табл. 6). Встречающуюся в уловах молодую неполовозрелую весеннюю и осеннюю сельдь в любом районе Балтийского моря по стадиям зрелости распознать совершенно невозможно.

Т а б л и ц а 6. Стадии зрелости по 6-балльной шкале весенней и осенней сельдей, выявленные по отолитам в траловых уловах в Рижском заливе в 1967 г., %

Месяц	Сезонная группировка	Стадии половозрелости						
		I	II	II–III	III	IV	V	VI
Январь	Весенняя		15,3	8,2	76,5			
	Осенняя		73,3	13,4				13,3
Апрель	Весенняя		8,5	23,7	56,2	11,6		
	Осенняя		59,0	41,0				
Май	Весенняя	1,5	7,7	22,4	20,8	33,8	12,3	1,5
	Осенняя	1,4	34,3	45,7	10,0			8,6
Июнь	Весенняя		53,0	25,3	7,0	10,4		4,3
	Осенняя		36,0	49,0	15,0			
Июль	Весенняя	7,3	70,0	14,5	2,7			5,5
	Осенняя	2,5	22,1	12,8	33,4	27,2		
Август	Весенняя		66,4	28,4	5,2			
	Осенняя		31,3	9,0	51,4	8,3		
Сентябрь	Весенняя		52,7	43,4	3,9			
	Осенняя		33,8	35,2	7,0	1,4		22,6
Октябрь	Весенняя		48,6	45,6	5,8			
	Осенняя		48,8	43,5	2,3			5,4
Ноябрь	Весенняя		27,8	25,4	46,8			
	Осенняя		50,7	47,9	1,4			
Декабрь	Весенняя		34,1	18,7	47,2			
	Осенняя		84,4	15,6				

3902

Метод распознавания сезонных и локальных группировок балтийских сельдей по отолитам основан на идее существования в теле рыб регистрирующих структур, в строении которых отражаются особенности биологии и жизненного цикла данной особи. В качестве такой структуры можно использовать и чешую [206, 213, 256 и др.].

На различие отолитов весенней и осенней сельдей обратил внимание уже Х. Лиснер [219]. Первым на практике применил этот метод Р. Кэндлер [206]. Метод, применяемый для распознавания сезонных группировок балтийских сельдей, разработан на основе работы Х. Эйнарссона [160].

Метод распознавания весенних и осенних сельдей по отолитам. Подобно отолитам сезонных группировок исландской и североморской сельдей строение отолитов подавляющего большинства весенней и осенней балтийских сельдей значительно отличается друг от друга.

Основными признаками, по которым почти всегда можно различить отолиты весенней и осенней балтийских сельдей, являются величина центрального поля и форма первой зоны роста отолита. Ввиду того что у балтийских сельдей отолиты сравнительно тонкие (за исключением отолитов очень старых особей), то после выдерживания их в ксилоте в течение 1–2 мин они почти всегда становятся настолько прозрачными, что можно измерить радиус центрального поля. В некоторых случаях у толстых отолитов величину радиуса центрального поля можно проверить на медиальной стороне отолита. За радиус центрального поля отолита принимают расстояние от центра отолита до внутреннего опакового края первой летней зоны роста. Эта граница обычно резкая. При измерениях в центральное поле включают и так называемую переходную зону [261]. Радиус центрального поля у отолитов осенней сельди обычно 0,18–0,25 мм, а у весенней – до 0,15 мм. Если распознавание отолитов весенней и осенней сельдей по величине центрального поля невозможно (отолиты особей старших возрастных групп), то их можно различить по форме первой зоны роста отолита. Оtolиты годовиков весенней и осенней сельдей различаются как по величине центрального поля, так и по форме (рис. 4). Оtolиты весенней сельди имеют более глубокие бороздки, чем осенней, и угол между медианами рострума и антирострума у них больше.

Кроме величины центрального поля и формы первой зоны роста в качестве признака для распознавания можно применять:

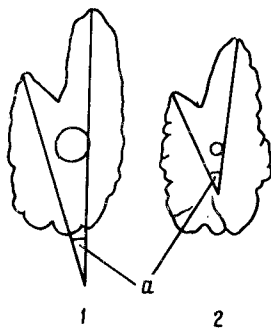
величину зон роста. При этом необходимо учитывать, что у весенней сельди они более равномерны. Первая зона роста отолита осенней сельди по сравнению с другими зонами значительно больше, чем у весенней сельди (рис. 5, 6);

построструм и сулькус. В отолитах весенней сельди они обычно лучше развиты.

Различая отолиты по этим признакам, нужно учитывать следующее: радиус центрального поля отолита гигантской сельди может достигать 0,2 мм. Иногда по этому признаку отолит гигантской сельди похож

Рис. 4. Оtolиты осенней (1) и весенней (2) группировок сельдей:

a – угол между медианой рострума и антирострума



на отолит осенней сельди. Но отолиты гигантской весенней сельди можно отличить от отолитов осенней сельди по форме первой зоны роста, по общей форме отолита, по относительной величине зон роста, по форме зимних зон и по величине отолита;

у некоторых старших весенних сельдей открытой Балтики отолиты значительно толще обычного. У таких отолитов величина первой зоны роста и относительные величины других зон роста могут быть

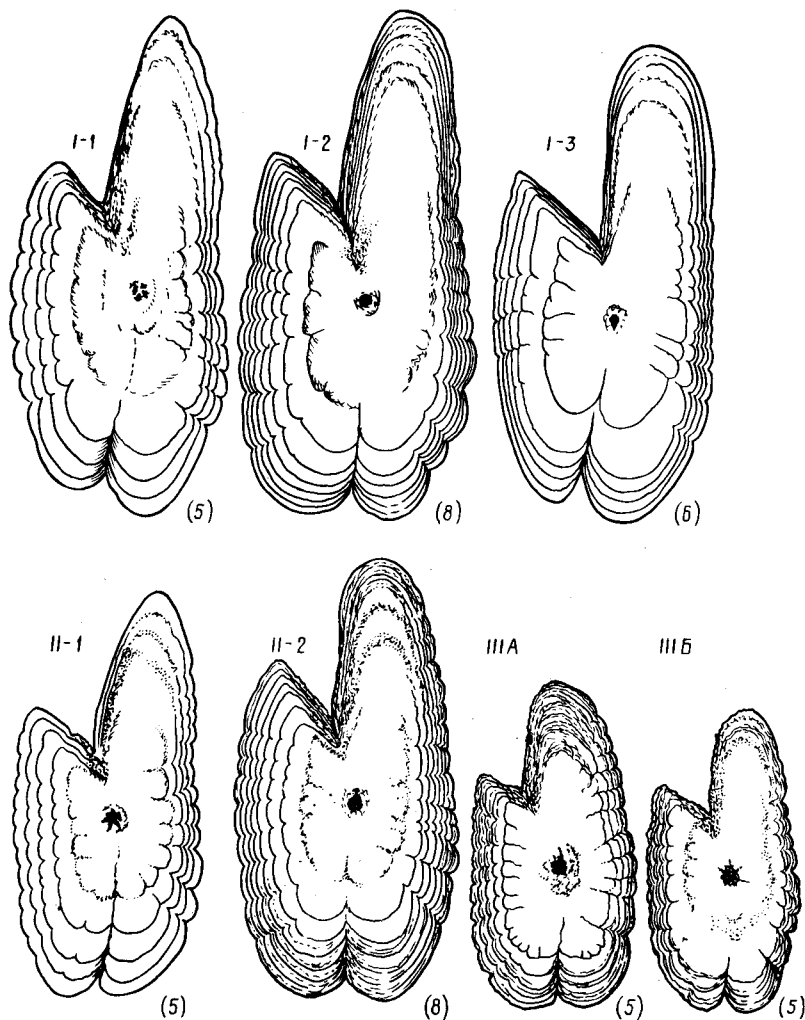


Рис. 5. Типы отолитов (цифры в верхней части рисунка) весенних сельдей Балтийского моря. В скобках указано количество зимних колец

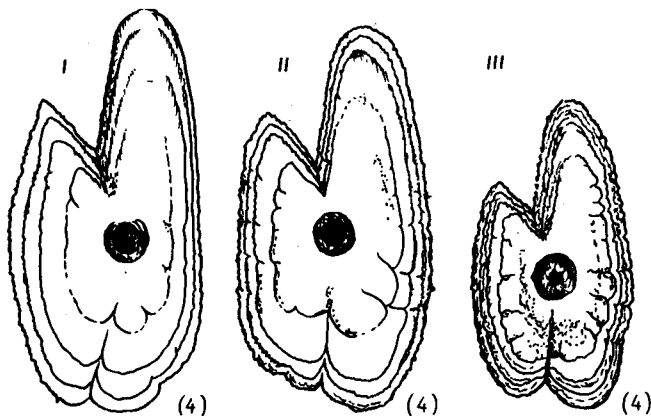


Рис. 6. Типы отолитов (цифры в верхней части рисунка) осенних сельдей Балтийского моря. В скобках указано количество зимних колец

похожи на соответствующие признаки отолитов осенней сельди Северной Балтики. Такие отолиты весенней сельди можно отличить от отолитов осенней сельди главным образом по форме первой зоны роста, так как из-за значительной толщины опакового материала центральное поле отолита зачастую не видно.

Проверка правильности распознавания сезонных группировок сельди по отолитам. Установлено, что балтийская весенняя и осенняя сельди различаются по количеству позвонков и этот признак относительно стабилен [88, 93, 173, 220, 290, 291 и др.]. Для проверки метода распознавания сезонных группировок сельди по отолитам в некоторых пробах, взятых из траловых уловов, нами было определено среднее число позвонков весенней и осенней сельдей, установленное по отолитам (табл. 7).

Сравнивая приведенные в табл. 7 средние числа позвонков весенней и осенней сельдей со средним числом позвонков соответствующих сезонных группировок в нерестовых скоплениях, можно найти полное соответствие. Так, по данным Л. А. Раннак [88], среднее число позвонков весенней сельди поколений 1944—1948 гг. на нерестилищах в Пярусской бухте колебалось от 54,833 до 55,227 и у тех же поколений в Финском заливе — от 55,154 до 55,354. Среднее число позвонков осенней сельди на нерестилищах западнее о-ва Кихну в Рижском заливе было в 1961 г. $55,45 \pm 0,02$ ($\sigma = 0,71$) и в Финском заливе в 1959 г. — $55,45 \pm 0,08$ ($\sigma = 0,72$). Это показывает, что ошибка при установлении сезонных группировок сельди по отолитам небольшая.

Типы отолитов. Самой характерной отличительной чертой отолитов сельди, выловленной в разных районах моря, является ширина летних зон роста, отражающая различный характер роста рыбы. Этот

28 Таблица 7. Число позвонков у весенней и осенней сельдей, распознанных по отолитам, шт.

Район	Сезонная группировка	Число позвонков								Не классифицировано	Количество особей, шт.	$M \pm m$	σ
		50	51	52	53	54	55	56	57				
Финский залив	Весенняя			1	2	78	352	180	20		633	$55,21 \pm 0,03$	0,72
	Осенняя				1	16	127	102	15		261	$55,44 \pm 0,04$	0,71
Рижский залив и Северо-Восточная Балтика	Весенняя			2	10	185	622	266	16	8	1101	$55,08 \pm 0,02$	0,72
	Осенняя	1	1	1	1	31	176	176	27		414	$55,45 \pm 0,04$	0,83

Таблица 8. Признаки типов отолитов балтийских весенних сельдей

Признак		Типы отолитов					
		I-1	I-2	I-3	II-1	II-2	III
Ширина зон роста*							
	1-й	40,5	37,9	44,8	36,3	35,3	31,3
	2-й	16,9	13,9	15,3	13,1	13,4	15,4
	3-й	9,5	7,9	7,8	9,5	7,8	7,4
	4-й	6,2	5,6	5,2	6,5	5,4	4,2
	5-й	4,7	4,6	3,6	5,0	4,5	3,6
	6-й	3,6		2,7	3,7	3,4	2,9
Диаметр центрального поля*		11,0	10,4	10,0	10,1	10,9	10,9
Отношение ширины и длины отолита, %		48,2	48,8	48,5	49,2	50,7	51,8
Отношение длины роострума и отолита, %		48,8	48,5	48,4	48,8	48,7	46,6
Количество дополнительных колец		Мало	Мало	Мало	Мало	Умеренно	Много
Ширина 1-й зимней зоны		Широкая	Широкая	Узкая	Широкая	Узкая	Широкая (ШБ) и узкая (ША)

* Признак измерен в делениях окуляр-микрометра (1 деление равно 0,025 мм).

Т а б л и ц а 9. Количество особей с разными типами отолитов в нерестовых скоплениях весенней сельди в различных районах Балтийского моря, %

Район	Дата взятия пробы	Типы отолитов					
		I-1	I-2	I-3	II-1	II-2	III
Аркона	14.IV 1977	85	2	13			
Грайфсвальдер Ойэ	28.III 1977	95	5				
Вислинский залив	4-7.IV 1977	4	2	94			
Пионерск	17.IV 1978	39	1	60			
Клайпеда	8.V 1979	56		44			
Вентспилс	7-12.V 1978	60	9		15	15	1
Нярнуская бухта*	IV-VII 1980	1	1		9	26	63
О-вов Сааремаа и Хийумаа*	V-VII 1980	4	9		18	41	28
Устьевая часть Финского залива*	V-VI 1980				17	69	14
Восточная часть Финского залива*	V-VI 1980					1	99

* Представляется средневзвешенный процент особей с разными типами отолитов в течение всего нерестового периода.

признак был взят за основу для подразделения отолитов на типы. В качестве дополнительных признаков для типизации отолитов необходимо учитывать их общую величину, величину центрального поля, относительную длину рострума, соотношение ширины и длины отолита, ровность поверхности отолита, число дополнительных колец и ширину первой зимней зоны. При этом во всех типах процент отолитов с резкой первой зимней зоной в северных районах значительно больше, чем в южных (в типе II в южных районах первая зимняя зона всех отолитов широкая), за исключением типа I-3, который имеет главным образом узкую первую зимнюю зону, хотя сельди с этим типом отолитов обитают в Южной Балтике. В табл. 8 и 9 приводятся данные по отолитам разных типов весенних сельдей.

Типы отолитов весенних сельдей. П о д т и п I-1. Большие отолиты с относительно длинным рострумом. Первая зона роста большая. Зоны роста от 2-й до 4-6-й относительно широкие или очень широкие. Первая зимняя зона обычно мягкая. Количество дополнительных колец небольшое, или они отсутствуют. В нерестовых скоплениях подтип встречается главным образом в Западной и Южной Балтике, реже — в Центральной Балтике.

П о д т и п I-2. Большие отолиты с относительно длинным рострумом. 2-я и 3-я зоны роста широкие, значительно шире, чем последующие. Первая зимняя зона преимущественно мягкая, количество дополнительных колец небольшое, или они отсутствуют. Отолиты этого подтипа отличаются от предыдущего подтипа главным образом меньшим раз-

мером 2-й зоны (другие зоны тоже меньше) роста. В нерестовых скоплениях подтип встречается в основном в Западной, Южной и Центральной Балтике. По сравнению с другими типами отолитов тип I-2 относительно малочислен.

Подтип I-3. Большие отолиты с относительно длинным рострумом. Первая зона роста очень большая. Вторая или вторая и третья зоны роста широкие, значительно шире, чем последующие. Начиная с 3—4-й, ширина зон роста резко уменьшается. Первая зимняя зона резкая. Центральное поле относительно маленькое. Отличается от отолитов предыдущих подтипов главным образом большей 1-й зоной роста, более быстрым уменьшением ширины последовательных зон роста, узкой 1-й зимней зоной и маленьким центральным полем. Отолит типичен для прибрежной сельди Южной Балтики.

Подтип II-1. Большие или средние по величине отолиты с длинным рострумом. Первая зона роста средняя или широкая. Зоны роста от 2-й до 4—6-й относительно широкие. Первая зимняя зона обычно на юге мягкая, на севере — резкая. Отличается от отолитов подтипа I-1 меньшими 1-й и 2-й зонами роста, от отолитов подтипа I-2 — значительно более равномерной величиной зон роста, начиная с 3-й, а от отолитов подтипа I-3 — меньшей первой зоной роста, более равномерной величиной зон роста и мягкой первой зимней зоной. В нерестовых скоплениях встречается в основном в Центральной и Северной Балтике.

Подтип II-2. Отолиты по величине средние и более широкие, чем отолиты предыдущих подтипов. Первая зона роста в большинстве случаев небольшая. Вторая или вторая и третья зоны роста значительно шире последующих. Первая зимняя зона на юге мягкая, а на севере, как правило, резкая. На отолите обычно встречаются дополнительные кольца. Встречаются отолиты, в которых полностью или в некоторых частях отсутствует opakовый материал. Подтип отличается от отолитов типа I меньшей первой зоной роста и от отолитов подтипов I-1 и I-2 — обычно узкой первой зимней зоной, от отолитов подтипа II-1 — меньшими зонами роста, начиная с 3-й, обычно узкой 1-й зимней зоной, более неровной поверхностью и большим количеством дополнительных колец. Отолиты типичны для сельди Северной и Центральной частей открытой Балтики.

Тип III. Маленькие и широкие отолиты с относительно коротким рострумом. Первая зона роста обычно небольшая. Вторая зона роста обычно значительно шире последующих. У отолитов с очень маленькой первой зоной роста первая зимняя зона мягкая, а у отолитов с более широкой первой зоной роста — резкая (см. рис. 5). Поверхность отолита обычно неровная и сильно изрезана бороздами. На отолите много дополнительных колец. Встречаются отолиты, в которых полностью или в некоторых частях отсутствует opakовый материал. Этот тип отолитов характерен для заливной сельди.

Типы отолитов осенних сельдей. Т и п I. Большие отолиты обтекаемой формы. 2-я и 3-я летние зоны роста, иногда и 4-я значительно шире последующих (табл. 10). 3-я зона роста может быть шире 2-й или 4-я шире 3-й. Первая зимняя зона мягкая. Поверхность отолита ровная, дополнительных колец нет или их мало. Процент частично гиалиновых отолитов незначителен. Этот тип отолитов характерен для осенней сельди Центральной и Южной Балтики.

Т а б л и ц а 10. Признаки типов отолитов балтийских осенних сельдей

Признак	Типы отолитов		
	I	II	III
Ширина зон роста*			
1-й	38,2	35,2	34,7
2-й	11,9	10,1	8,0
3-й	5,8	5,1	4,2
Диаметр центрального поля	18,6	18,4	18,3
Отношение ширины к длине отолита, %	49,3	...	51,3
Количество дополнительных колец	Мало	Умеренно	Много
Ширина 1-й зимней зоны	Широкая	...	Широкая или узкая

* Признак измерен в делениях окуляр-микрометра (1 деление равно 0,025 мм).

Т и п II. Отолит и его зоны роста (особенно 2-я зона) меньше по сравнению с предыдущим типом, и его поверхность более шероховатая. Первая зимняя зона преимущественно мягкая. На отолитах этого типа наблюдаются дополнительные кольца, но процент частично гиалиновых отолитов небольшой. Тип характерен для осенней сельди Северной Балтики.

Т и п III. Маленькие отолиты относительно угловатой формы. Вторая и последующие зоны роста относительно узкие. Первая зимняя зона может быть мягкой или узкой. На отолите обычно имеется большое количество бороздок и дополнительных колец, и его поверхность неровная. Встречается много частично гиалиновых отолитов. Этот тип характерен для осенней заливной сельди.

В пределах типов и подтипов можно выделять более мелкие группы отолитов, для распознавания которых можно расширить количество учитываемых признаков. Состав нерестовой сельди по типам отолитов изменяется как по нерестилищам, так и на одном нерестилище в течение нерестового периода. Например, отолиты весенней сельди на нерестилищах в Гданьской бухте значительно отличаются от отолитов сельди на рюгенских нерестилищах (нет малькового кольца, которое весьма распространено у рюгенской сельди, очень большая 1-я зона роста и не-

большое центральное поле). Отолиты весенней сельди Финского залива отличаются от отолитов весенней сельди Рижского залива большими размерами 1-й и особенно 2-й зон роста. На нерестилищах весенней сельди в Пярнуской бухте ежегодно происходит закономерная смена типов отолитов сельди в течение нерестового периода. В первой половине нерестового периода доминируют I и II типы отолитов, а в конце встречается практически только III тип согласно изменению популяционного состава нерестовой сельди.

В сезонных группировках сельдей на основании относительной величины зон роста на отолитах можно выделить группы сельдей, характерные для соответствующего района моря. Однако почти во всех рассмотренных пробах отолитов встречалось, по меньшей мере, два типа отолитов. Это можно объяснить смешиванием сельдей разных фенотипов и варьированием характера роста и условий обитания в пределах популяции. Необходимо учитывать еще, что рост и ширина зон роста отолитов зависят от условий питания. Вероятно, ширина зон роста отолита зависит не только от обилия корма в период нагула, но и от продолжительности этого периода. Известно, что продолжительность периода нагула сельди в открытой части Балтийского моря дольше, чем в заливах, и что условия нагула сельди в разных районах Балтийского моря значительно отличаются друг от друга. Таким образом, полностью различить сельдей разных районов моря по типам отолитов нельзя. Однако поскольку структура отолитов сельдей в общем согласуется с их популяционным составом, то на основе типов отолитов можно сделать общие выводы о миграциях сельди в различных районах моря и определить популяционный состав уловов.

Глава 2.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ БАЛТИЙСКИХ СЕЛЬДЕЙ

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Зависимость эмбрионального развития от основных внешних факторов. Температура. Это основной фактор, от которого в естественных условиях зависят успешность и продолжительность эмбрионального развития сельди. Значительные колебания температуры замедляют эмбриональное развитие балтийской сельди [113]. Л. Н. Лисивненко [47] считает, что летальной для эмбрионов балтийской весенней сельди является температура 27 °С.

В наших опытах перевод эмбрионов осенней сельди на стадии сегментации мезодермы в воду температурой 19–21 °С, ранее развивавшихся при температуре 13,6–17 °С, вызвал понижение их подвижности и значительное учащение пульса. Перед вылуплением частота пульсации уве-

Т а б л и ц а 11. Характеристика развития различных группировок балтийских сельдей в зависимости от температуры

Показатели	Группировка											
	весенняя морская (5–13 °С)*				весенняя заливная (9–16 °С)*				осенняя морская (8–16,5 °С)*			
	Температура, °С											
	3	7	12	17	3	7	12	17	3	7	12	17
Начало сегментации, град-ч	600	600	545	460	580	610	550	450	525	575	525	425
Начало пульсации сердца, град-ч	1110	1080	950	810	1070	1080	945	810	980	1065	875	705
Начало вылупления, град-ч	1870	1935	1810	1540		1970	1670	1600	1775	1860	1565	1405
Вылупление 50 % из вылупившихся эмбрионов, град-ч	2510	2870	2316	2165		2695		1930	2152	2753	2160	1947
Резорбция желтка, град-ч				2840		3500		3000		3800		3060
Средняя длина при вылуплении, мм	6,3	7,4	6,7	6,3		6,5	6,5	5,8		7,0	7,1	6,4
Средняя длина по окончании резорбции желтка, мм		8,1	8,3	7,7		7,4		7,2		8,4	8,9	7,6
Количество вылупившихся особей, %	46,0	93,2		83,0	0,4	62,8		72,9	14,4	48,2		37,3
Количество нормальных (из вылупившихся) особей, %	1,3	89,1		69,7	0,0	69,9		65,5	0,0	31,1		39,2

* В скобках дана температура, при которой происходит массовый нерест в природе.

личивалась до 90–112 ударов в минуту, тогда как у контрольных особей было 73–96 ударов. Следовательно, подъем температуры воды до 21 °С не влияет летально на эмбрионы, однако их физиологическое состояние отклоняется от нормы.

Опыты, проведенные в относительно константных условиях температуры и солености и при благоприятной концентрации кислорода, позволили установить, что по градусо-часам длительность эмбрионального развития весенней сельди открытой части Северо-Восточной Балтики и Рижского залива наибольшая при 7 °С. Такой же вывод можно сделать по рюгенской весенней сельди на основе данных М. Клинкхардта [201]. При 12 и 17 °С развитие ускоряется и эмбриональный период сокращается. Эмбриональный период сокращается по градусо-часам также при 3 °С, однако при этой температуре развитие в общем ненормальное и у большинства эмбрионов прекращается до вылупления (табл. 11).

Каждая популяция имеет свои оптимальные условия эмбрионального развития, связанные с адаптацией к условиям среды в ареале. На определенной стадии эмбрионального развития яйцевая оболочка начинает препятствовать развитию эмбриона (вызывая недостаточное поступление кислорода к эмбриону и др.), что вызывает включение механизмов (выработка фермента вылупления), которые в конечном счете приводят к вылуплению эмбриона [14].

Поскольку в оптимальных условиях препятствующее влияние оболочки проявляется, вероятно, во время развития наиболее слабо и поздно, то и вылупление в этих условиях происходит позже. Например, эмбриональное развитие сельди Британской Колумбии длится при температуре 6,85 °С и солености 16,41 ‰ 3547 град-ч, а по мере удаления от оптимума длительность развития уменьшается [131]. Установленная на основе процента нормального развития и вылупления эмбрионов, их средней длины и периода выживания личинок без внешней пищи оптимальная температура эмбрионального развития сельди Северо-Восточной Балтики соответствует таковой у корфо-карагинской сельди (табл. 12) и находится в границах соответствующего значения для сельди Британской Колумбии (6,85–9,00 [131]). Необходимо, в частности, учитывать то, что длительность периода выживания предличинок без корма, по-видимому, наибольшая при вышеуказанной температуре. А длительность выживания без корма предличинок является очень важной адаптацией, содействующей выживанию личинок в период их перехода на экзогенное питание. Хотя по сельдям северо-восточных районов Атлантики подобные данные отсутствуют, по их нерестовым температурам (у норвежской весенней сельди 5–8 °С [251], у весенней сельди Клайд 5–8 °С [149]) и успешности развития эмбрионов сельди Клайд при разных температурах [151], можно считать, что оптимальная температура эмбрионального развития популяций весен-

ней сельди северо-восточных районов Атлантики, вероятно, близка к таковой тихоокеанских и балтийских весенних сельдей.

Т а б л и ц а 12. Длительность эмбрионального развития кофро-карагинской сельди, град-ч

Температура, °С	Длительность эмбрионального периода	Длительность периода от оплодотворения до резорбции желточного мешка
3	2650–2700	3325–3350
7	3200–3600	3690–3835
12	2550–2850	3310–3625

Можно предполагать, что сходство оптимальных температур для эмбрионального развития тихоокеанских, балтийских весенних и предположительно атлантических весенних сельдей указывает на то, что до отделения тихоокеанской и балтийской весенних сельдей от атлантической весенней сельди эмбрионы предков этих групп были адаптированы к температуре, близкой к 7 °С. По-видимому, этот признак в эволюции относительно константен. В настоящее время температуры размножения вышечисленных группировок сельдей (массовый нерест морской весенней сельди Северо-Восточной Балтики происходит при 5–13 °С, весенней сельди Рижского залива – при 9–16 °С, кофро-карагинской сельди – при 3–6 °С, сельди Британской Колумбии – при 3–9 °С [84, 131]) вызваны адаптацией названных группировок к более изменчивым и разнообразным условиям среды в местах размножения. Однако указанная адаптация популяций к конкретным температурам во время размножения вызвала до сих пор, по-видимому, только некоторое расширение в соответствующую сторону (от оптимального для весенних морских сельдей вообще) диапазона температуры, где возможно эмбриональное развитие данной популяции. Различия эмбрионального развития в указанном диапазоне температуры для отдельных популяций балтийских сельдей достоверны и выражаются в разных скоростях развития эмбрионов различных популяций при одинаковой температуре и одной и той же популяции при разных температурах развития (рис. 7). Данных по оптимальным температурам эмбрионального развития группировок осенней сельди мало, однако считают, что по сравнению с весенней сельдью оптимальная температура эмбрионального развития осенней сельди выше [151].

Вылупление эмбрионов сельди – это довольно длительный процесс, продолжительность которого зависит от условий развития. Внутри отдельных группировок балтийской сельди вариация продолжительности эмбрионального развития и периода вылупления в зависимости от температуры значительна, а разница между группировками небольшая. Эмб-

риональное развитие морской весенней сельди длилось в наших опытах от 1465–2000 до 2100–3500 град-ч, весенней заливной сельди – от 1475–2800 до 2250–3000, осенней сельди – от 1370–2450 до 2100–3600 град-ч, а продолжительность периода вылушления соответственно 1100–1400, 1000–1600 и 900–1700 град-ч. М. М. Тоом считает, что эмбриональное развитие весенней сельди длится 1952,9–2474,4 град-ч, а осенней сельди – 2218,2–2350,8 град-ч [113]. Предличинки, вылушвшиеся в начале и в конце периода вылушления, значительно отличаются друг от друга (рис. 8).

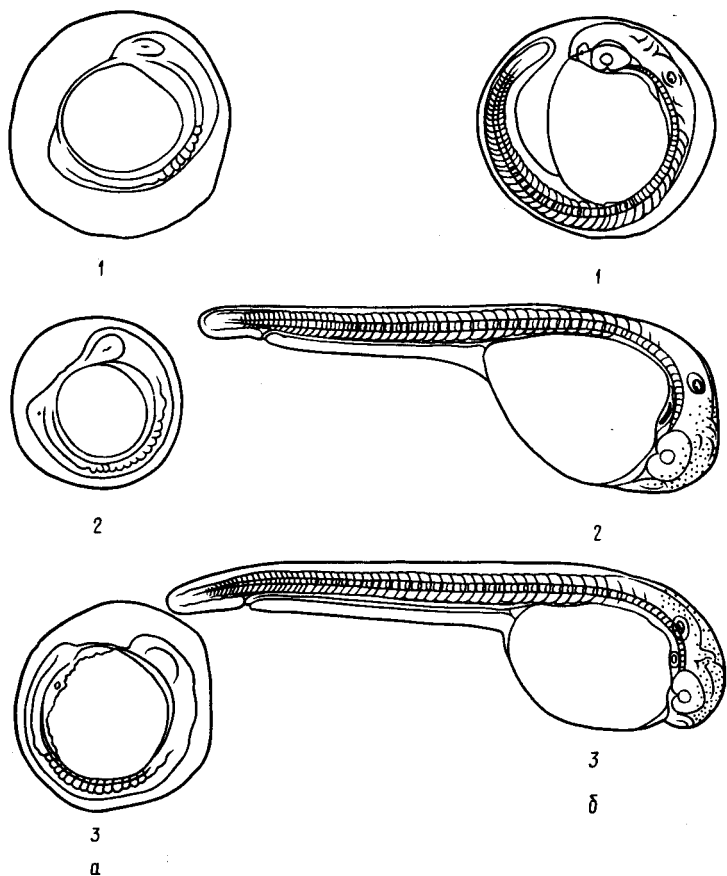


Рис. 7. Эмбрионы разных группировок сельди, развивающиеся при 17°С:
 а – 510–530 град-ч; б – 970–1000 град-ч после оплодотворения; 1 – морская весенняя сельдь; 2 – весенняя сельдь Рижского залива; 3 – осенняя сельдь Северо-Восточной Балтики

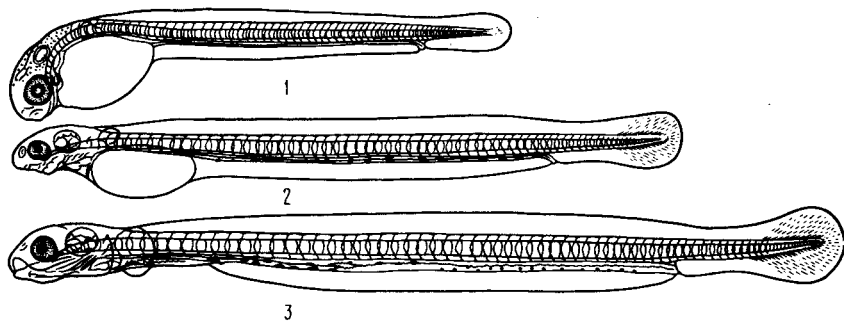


Рис. 8. Предличинки и личинки морской осенней сельди, развивавшиеся при 12°C : 1 – в начале периода вылушения; 2 – в конце периода вылушения; 3 – после резорбции желтка

При $7\text{--}17^{\circ}\text{C}$ основным отклонением от нормального эмбрионального развития является прекращение развития на стадии плазменного буторка, а основным отклонением предличинок – ненормально большая перикардиальная полость (водянка) и аномалии хорды, вызывающие искривления тела предличинки. При температуре 3°C , значительно ниже оптимума эмбрионального развития балтийских сельдей, доля ненормально развивающихся эмбрионов и амплитуда их морфологических отклонений от нормы резко повышаются. При этом наблюдаются следующие основные аномалии: ненормальное дробление blastodiska у значительного процента икринок; неправильная форма и величина миомеров; отклонения в строении глазных бокалов, хорды и хвостовой почки; отсутствие слуховой капсулы. Развитие многих эмбрионов прекращается уже на начальных стадиях развития, в особенности на стадии гаструлы. Подавляющее большинство предличинок, вылупившихся при 3°C , ненормально.

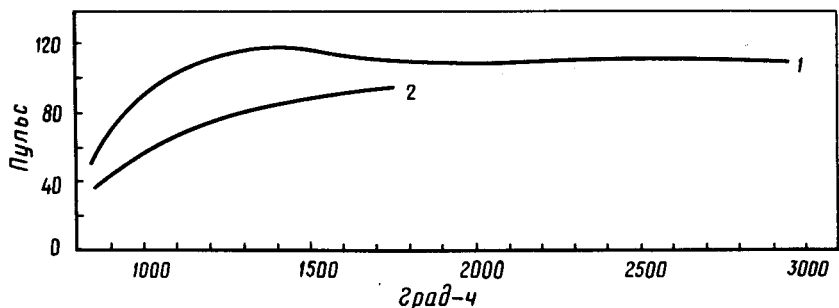


Рис. 9. Частота пульса эмбрионов и предличинок сельди Северо-Восточной Балтики при разных температурах развития:

1 – весенняя морская сельдь при 17°C ; 2 – осенняя сельдь Рижского залива при 12°C

У эмбрионов балтийской сельди пульсация сердца начинается через 700–1100 град-ч после оплодотворения. У эмбрионов одной и той же группировки она начинается раньше при более высоких температурах, а при оптимальной температуре развития – позже (см. табл. 11). В течение эмбрионального развития при 17 °С у балтийской сельди пульс выше, чем при 12 °С. От начала работы сердца почти до начала выплупления частота сердцебиения увеличивается, а после выплупления снижается и стабилизируется (рис. 9).

При константной температуре развития длина выплупившихся нормальных предличинок балтийской сельди прямолинейно зависит от длительности эмбрионального периода. Регрессионные уравнения этой зависимости различаются группировками и температурой развития (рис. 10). Средняя длина только что выплупившихся предличинок определенной группировки наибольшая при 7 и 12 °С (см. табл. 11).

После инкубации икры при одинаковой температуре только что выплупившиеся предличинки весенней морской сельди длиннее предличинок заливной сельди. Эта разница сохраняется и после резорбции желтка. Ко времени окончания резорбции желтка длина личинок осенней сельди больше длины личинок обеих групп весенней сельди, развивающихся в эмбриональный период при той же температуре (см. табл. 11).

С о л е н о с т ь. Нормальное оплодотворение и эмбриональное развитие морских сельдей могут происходить в значительном диапазоне солености [21, 131, 159, 176, 228 и др.]. Однако соленость оказывает значительное влияние на оплодотворение, величину набухших икринок и успешность прохождения этапов эмбрионального развития (рис. 11). Л. А. Галкина считает, что по отношению к солености гамет и эмбрионов группировок беломорской сельди (мелкая кандалакшская и ивановская сельди) их можно отличить друг от друга [21]. Разное отношение к солености выявлено и у гамет и эмбрионов весенней морской и заливной и осенней сельдей Северо-Восточной Балтики (рис. 12). Это связано, вероятно, с тем, что в природе упомянутые

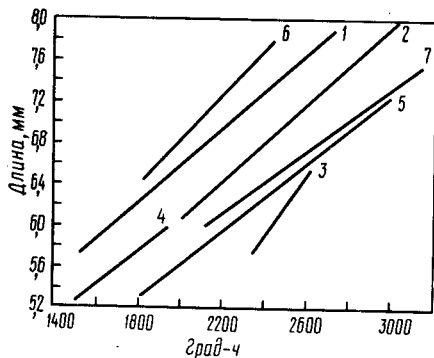


Рис. 10. Регрессионные прямые зависимости длины тела только что выплупившихся предличинок сельди различных группировок от физиологического возраста при разных температурах развития:

1–3 – морская весенняя сельдь Северо-Восточной Балтики соответственно при 17, 7 и 3 °С; 4, 5 – весенняя сельдь Рижского залива соответственно при 17 и 7 °С; 6, 7 – осенняя сельдь Северо-Восточной Балтики соответственно при 17 и 7 °С

3902

Рис. 11. Диаметр икринок через 250–400 град-ч после оплодотворения весенней морской (1), весенней заливной (2) и осенней (3) сельдей Северо-Восточной Балтики при разной солености

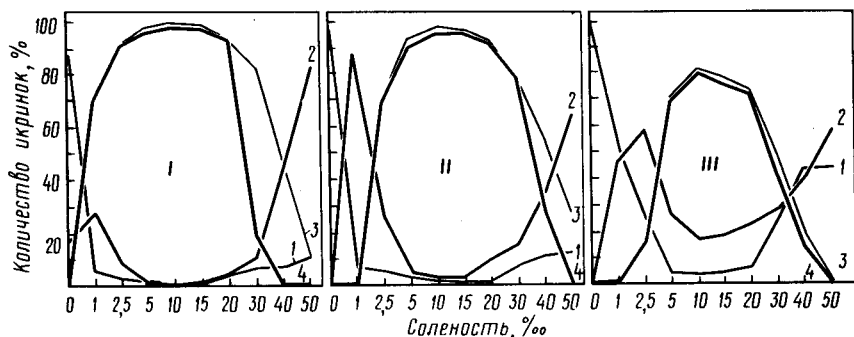
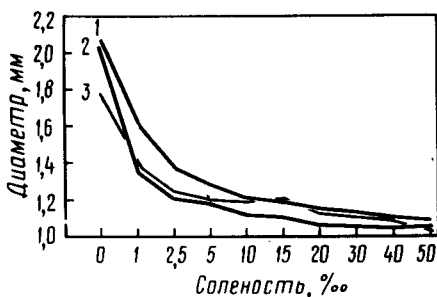


Рис. 12. Процент неоплодотворенных (1), ненормально развивающихся (2) и нормально развивающихся икринок на стадии бластомерной бластулы (3) и в начале сегментации мезодермы (4) при разной солености у весенней морской (I), весенней заливной (II) и осенней (III) сельдей Северо-Восточной Балтики

группировки адаптированы к размножению при различной солености. При солености 1 ‰ развивается только небольшой процент икринок весенней морской сельди, нерестящейся в естественных условиях на наиболее опресненных участках. Икринки других группировок, нерестящихся в природе дальше от берега и при более высокой солености, при такой низкой солености погибают. У всех группировок сельди Северо-Восточной Балтики наивысший процент оплодотворения и нормально развивающихся эмбрионов (до гаструляции) наблюдается в диапазоне солености 5–20 ‰.

Подобно тихоокеанским сельдям [159] на более поздних этапах эмбрионального развития диапазон солености, обеспечивающий нормальное развитие балтийской сельди, сужается главным образом за счет возникновения отклонений от нормального развития при более высоких соленостях (см. рис. 12). С. Г. Крыжановский считает, что в воде Белого моря (соленость 25 ‰) икра балтийской сельди оплодотворяется нормально [45]. Однако только единичные зародыши доживают до конца эмбрионального периода при такой солености, и те практически все ненормальные и погибают раньше, чем личинки, развивающиеся при обычной для них солености 4–5 ‰.

По реакции на разную соленость, гаметы и эмбрионы балтийской сельди значительно отличаются от атлантической сельди, у которой высокий процент оплодотворения икринок не уменьшается даже при солености, превышающей 50 ‰, а зародыши лучше всего развиваются при солености свыше 20 ‰ [176]. В этом отношении балтийская сельдь меньше отличается от тихоокеанской сельди, эмбрионы которой могут развиваться при солености 10–36 ‰ [159], но для которых оптимальной является соленость 12–20 ‰ [131]. По сравнению с атлантической и тихоокеанской сельдями, икра сельди Северо-Восточной Балтики оплодотворяется и развивается нормально при более низкой солености. Для нее океаническая соленость является высокой и вызывает при эмбриональном развитии отклонения. Естественно, те популяции балтийской сельди, которые в природных условиях размножаются при более высокой солености, чем сельди Северо-Восточной Балтики (нерест весенней сельди в Кильском канале наблюдается при солености не ниже 5 ‰, а осенняя сельдь западных районов Балтики нерестится при 16–20 ‰) [308], по влиянию солености на эмбриональное развитие стоят к атлантической сельди ближе, чем исследованные нами группировки.

М. Клинкхарт [201] считает, что нижняя критическая соленость эмбрионального развития рюгенской весенней сельди 4 ‰. Г. Хемпель и И. Блэкстер [170] утверждают, что выживаемость предличинки весенней сельди западных районов Балтики после вылупления наиболее высокая при солености от 3 до 15 ‰. При более высокой солености выживаемость уменьшается значительно быстрее, чем у предличинки весенней сельди Клайд. Это доказывает, что и весенняя сельдь западных районов Балтики на ранних этапах развития хорошо переносит низкую соленость воды.

Зависимость эмбрионального развития от состояния производителей. В литературе мало данных по зависимости эмбрионального развития балтийских сельдей от внутренних факторов. Авторы ограничиваются главным образом констатацией разнокачественности гамет [44, 146 и др.]. Она зависит от фенотипического разнообразия нерестового стада, физиологического состояния и возраста производителей, а также является результатом вариации свойств гамет одного производителя.

Разнокачественность гамет наблюдается на уровне одной особи, разных особей и на уровне популяции. Разнокачественность гамет одного и того же производителя, вероятно, связана с различием условий развития половых клеток и некоторой асинхронностью их созревания в разных частях гонад. Уже в яичниках малька сельди вскоре после дифференциации пола особи наблюдается разнокачественность овоцитов — более интенсивно развиваются те овоциты, которые находятся вблизи крупнейшего кровяного сосуда, в базальной части яичника. Эти овоциты раньше других переходят в фазу однослойного фолликула. За ними в такую же фазу развития переходят постепенно и другие овоциты,

расположенные подальше от крупного кровяного сосуда. Такая постепенность наблюдается всегда при переходе яичника в последующие стадии половозрелости [237].

Разнокачественность половых клеток в гонадах и их постепенный переход в последующие стадии развития являются важной частью механизма, обеспечивающего регулирование численности потомков в зависимости от состояния стада производителей. Она обеспечивает, по-видимому, даже при неблагоприятных условиях обитания производителей какое-то количество высококачественных гамет за счет более низкого качества других. Установлено, что в годы с неблагоприятными условиями нагула в гонадах некоторых самок осенней сельди Северо-Восточной Балтики в массе зрелой икры встречается определенное количество мелких, недоразвитых икринок [3]. По-видимому, из-за недостатка энергетических ресурсов в теле рыбы развитие этих овоцитов прекратилось в фазе желткообразования, хотя в нормальных условиях все овоциты балтийской сельди, перешедшие в фазу большого роста, развиваются дальше до фазы зрелого овоцита более или менее синхронно.

Разнокачественность гамет разных видов рыб, включая и сельдей, зависит не только от физиологического состояния рыб, но и от генетических факторов [169, 170]. В настоящее время еще далеко не всегда удается объяснять механизмы таких явлений. Пути проявления разнокачественности гамет балтийских сельдей на таком уровне разнообразны. Уже визуально можно определить, что цвет икринок разных сельдей варьирует от бесцветного до интенсивно-желтого. Так же в одинаковых условиях среды процент оплодотворенных и нормально развивающихся икринок, вытупившихся и нормальных личинок в потомстве у разных самок неодинаков (табл. 13).

Значительная разнокачественность гамет балтийских сельдей является при партеногенетическом развитии. В опытах С. Г. Крыжановского [44], исследовавшего партеногенетическое развитие икры весенней сельди, выловленной в Рижском заливе, реакция зрелых неосеменных икринок на морскую воду варьировала в очень широких пределах — от отсутствия видимой реакции и скорой гибели икринки до вылупления более или менее нормальных предличинок, которые дожили до резорбции желточного мешка. В отличие от развития оплодотворенных икринок партеногенетическое развитие начинается одновременно и приводит к разнообразному строению зародышей. В. М. Володин сообщает, что в его экспериментах около 50% неоплодотворенных икринок осенней сельди, выловленной на нерестилищах у о-ва Кихну в Рижском заливе, развивалось по типу оплодотворенных икринок [17]. М. Клинкардт не обнаружил среди партеногенетически развивающихся икринок рюгенской весенней сельди [201] нормальных эмбрионов. Наши наблюдения за икринками осенней сельди Северо-Восточной Балтики показали,

Т а б л и ц а 13. Количество нормальных предличинok у производителей сельди разного возраста Северо-Восточной Балтики

Весенненерестующая								Осенненерестующая морская			
морская				заливная							
Возраст, годы		Температура, °С	Количество нормальных предличинok, %	Возраст, годы		Температура, °С	Количество нормальных предличинok, %	Возраст, годы		Температура, °С	Количество нормальных предличинok, %
Самки	Самцы			Самки	Самцы			Самки	Самцы		
7	9	7	95,5	4	4	7	88,3	6	5	17	77,0
10	4	7	76,4	3	3	7	45,8	3	4	7	48,6
5	5	7	95,6	2-3	2-3	7	41,5	4	4	7	76,1
6	7	7	95,8	5	4	7	68,6	6	5	7	61,8
				3	3	7	58,9	5	4	7	6,7
6	7	17	69,4	2	3	7	61,6	5	3	7	24,7
6	3	17	89,2	6	3	7	89,1	6	5	17	66,2
2	5	17	26,5	4	6	7	69,1	5	4	17	5,7
6	7	17	70,9	3	3	7	52,8	5	3	17	45,8
5	6	17	87,3	2	3	17	53,3				
5	3	17	75,1	6	3	17	83,4				
				4	6	17	64,2				

Т а б л и ц а 14. Количество икринок осенней сельди Северо-Восточной Балтики, развивающихся партеногенетически, %*

Номер пробы	Стадии развития			
	Неактивизированные	Скопление плазмы на анимальном полюсе	Ненормальное деление	Нормальная blastomeric blastula
1	30,3 (10,4) **	66,1 (1,6)	3,6 (0)	0 (88,0)
2	14,7 (7,9)	81,0 (92,1)	4,3 (0)	0 (0)
3	98,9 (36,4)	1,4 (61,9)	0 (0,8)	0 (0,8)
1	91,4 (0)	7,1 (7,2)	1,0 (0)	0,5 (92,8)
2	83,6 (15,7)	15,6 (14,6)	0,8 (0)	0 (69,8)
3	100,0 (59,3)	0 (20,4)	0 (0)	0 (20,3)

* Данные собраны через 24 ч после начала развития.

** В скобках дан процент развития оплодотворенных икринок в контрольных опытах.

что у разных самок количество икринок, развивающихся партеногенетически, различно (табл. 14). Партеногенетически развивались интенсивнее икринки тех особей, у которых они и оплодотворялись хорошо. У большинства партеногенетически активизированных икринок развитие выразилось в возникновении перивителлинового пространства. При этом у разных икринок перивителлиновое пространство по величине и времени возникновения значительно варьировало.

Большинство партеногенетически развившихся икринок уже на стадии накопления плазмы на анимальном полюсе отклонилось от нормы. У небольшой части икринок партеногенетическое развитие шло по типу развития оплодотворенных икринок в контрольном опыте. Однако дробление у подавляющего большинства икринок, достигших этой стадии, оказалось неполным и неправильным (рис. 13). В нашем опыте до стадии сегментации мезодермы развилось всего 3 икринки и только из одной выпулилась предличинка, которая дожила до резорбции желтка. Однако развитие и этого эмбриона шло ненормально — быстрее, чем развитие оплодотворенных икринок в контрольном опыте. Его развитие длилось в воде с температурой 12–15,4 °C (средняя 13,8 °C) только 1306 град-ч. В контрольном опыте эмбрионы выпулились через 2021,6–2742 град-ч после оплодотворения. Проведенные опыты показывают, что, как правило, партеногенетическое развитие икринок балтийских сельдей не идет по типу нормального развития оплодотворенных икринок.

Разнокачественность гамет отдельных группировок сельди имеет в природе большое значение, поскольку она регулирует степень скрещивания в случае их репродуктивного смешивания. Наблюдая развитие эмбрионов, возникших из гамет, продуцированных производителями

разных группировок сельдей, можно судить о различиях этих группировок. Как правило, особи разных сезонных группировок сельди на нерестилищах не смешиваются, однако единичные особи весенней сельди с текучими половыми продуктами попадают на нерестилищах осенней сельди и наоборот. Из 20600 особей, проанализированных в 1958–1978 гг. из уловов на нерестилищах осенней сельди в Рижском заливе, число преднерестовой и нерестовой весенней сельди было всего 50 экз., что составляет 0,24 % от общего числа рыб. При этом их было больше в начале нерестового периода (в августе 0,38 %, в сентябре–октябре 0,17 %).

В сентябре 1971 г., в начале нерестового периода осенней сельди, для опытов случайно были использованы гаметы четырех особей весенней сельди Рижского залива (принадлежность сельдей к весенненерестующей или осенненерестующей группировкам определили по отолитам после проведения опытов). При оплодотворении икры весенней сельди спермой самца той же группировки осенью три четверти икринок не оплодотворилось. В опыте, где использовались икра осенней сельди и сперма одного самца весенней и самца осенней сельди, не оплодотворилось 50,6 % икринок, и в опыте, где использовалась икра самки осенней сельди и одной самки весенней сельди и сперма самца осенней сельди, — 36,6 %. Оплодотворяемость икры весенней заливной сельди в июне и осенней сельди (спермой осенней сельди) в сентябре была значительно большей (табл. 15). Развитие эмбрионов весенней заливной сельди в сентябре и июне при одинаковой температуре протекало по-разному. В сентябре первые этапы эмбрионального развития весен-

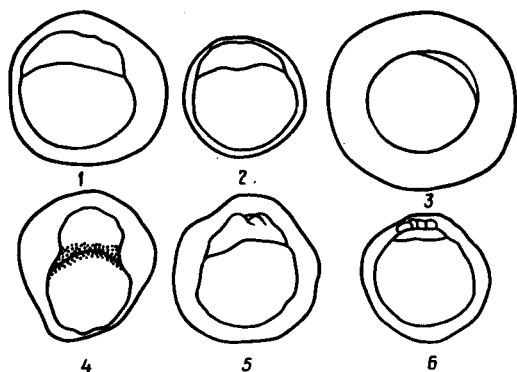


Рис. 13. Партеногенетическое развитие икринок осенней сельди Северо-Восточной Балтики:

1 — плазмальный бугорок и перивителлиновая полость нормальной величины; 2 — ненормально узкая перивителлиновая полость; 3 — ненормально большая перивителлиновая полость; 4 — ненормально высокий плазмальный бугорок; 5 и 6 — неправильное и неполное дробление плазмы

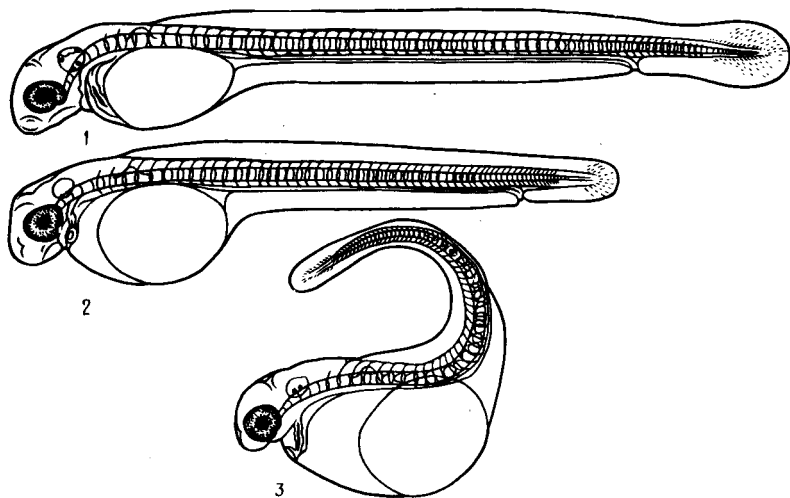


Рис. 14. Предличинки (1650–1690 град-ч после оплодотворения) весенней сельди Рижского залива, развившиеся при 17 °С:

1 – в июне; 2 и 3 – в сентябре

ней сельди прошли медленно, а позднее их развитие ускорилось. Эмбрионы весенней сельди, развившиеся осенью, были все ненормальными. Из вылупившихся эмбрионов 94,4 % имели изогнутую хорду, а у всех прямых особей наблюдалась аномально большая перикардиальная полость. По сравнению с одновозрастными эмбрионами заливной сельди, развившимися в июне, вылупившиеся в сентябре особи были короче, и их слуховая капсула была значительно меньше и слабее дифференцирована (рис. 14). Возникновение аномально развитых эмбрионов из нормальной по внешнему виду икры и спермы после окончания основного периода нереста описано и для тихоокеанской сельди [19, 20].

Т а б л и ц а 15. Данные об этапах развития разных группировок сельдей, полученные в 1971 г. при 17 °С

Показатель	Весенняя заливная		Осенняя морская
	Июнь	Сентябрь	Сентябрь
Количество оплодотворенных икринок, %	97,7	25,2	93,7
Исчезновение желточной пробки, град-ч	370	530	350
Начало сегментации мезодермы, град-ч	440	590	430
Начало пульсации сердца, град-ч	830	990	850
Образование желез вылупления, град-ч	970	1410	970
Начало выплывания, град-ч	1580	1620	1440
Длина при выплывании, мм	5,5	5,2	6,2

Подобное явление нельзя считать характерным только для морских сельдей. В случае значительного отклонения условий среды от нормы констатирована дегенерация овоцитов в яичниках воблы [56], а также в условиях зарегулирования стока р. Днепр — проходных сельдей и осетра [16].

Нерест некоторых особей весенней сельди на нерестилищах другой сезонной группы — осенней — можно считать необычным явлением, вызванным отклонившимися от нормы условиями среды, в первую очередь условиями питания в период, предшествующий нересту. В Рижском заливе особи весенней сельди встречались в нерестовых скоплениях осенней сельди главным образом в такие годы, когда их упитанность до периода весеннего нереста была низкая или очень высокая.

Отклонения во времени созревания гонад встречаются и у сельдей, обитающих в других частях Балтийского моря. Так, Э. Бистер [144] считает, что некоторое количество весенней сельди нерестится в районе о-ва Рюген осенью. В. Неллен [235] считает, что наблюдающаяся в отдельные годы миграция сельди к нерестилищам в фиорде Шлей, в западных районах Балтики, уже поздней осенью связана с преждевременным созреванием половых продуктов у некоторых особей весенней сельди, вызванным более благоприятными, чем обычно, условиями нагула.

В год с неблагоприятными условиями питания нерестовый период сельди растянут и качество гамет ухудшается. Созревание гамет после ненормального периода нагула или из-за отклонений других условий среды может задерживаться или ускоряться настолько, что какая-то часть особей нерестится соответственно позже или раньше нормального для них периода нереста. Тот факт, что в нашем опыте из нормальных по внешнему виду гамет (возможные гистологические отклонения нами не исследовались) весенней сельди, нерестившейся в сентябре, нормальные личинки почти не развивались, указывает на эффективную репродуктивную изоляцию весенней и осенней сельдей даже при смешивании разных сезонных групп на нерестилищах.

Учитывая, что сельдь и балтийский шпрот *Sprattus sprattus balticus* Schn. могут давать жизнеспособных гибридов [240], можно предположить, что их могут давать и весенняя, и осенняя сельди. Если искусственно устранить влияние механизмов, препятствующих в природе смешиванию весенней и осенней атлантических сельдей, то в принципе их гаметы дают при скрещивании потомков [148]. Оценить действительный объем гибридизации между сезонными группами сельди сложно, поскольку трудно отличить гибриды от чистых линий. Однако, вероятно, сделать это можно, исследуя отолиты. В Северо-Восточной Балтике (преимущественно в Рижском заливе) у некоторых особей (главным образом у молоди) сельди отолиты имеют промежуточные для весенней и осенней сельдей признаки — большое гиалиновое центральное

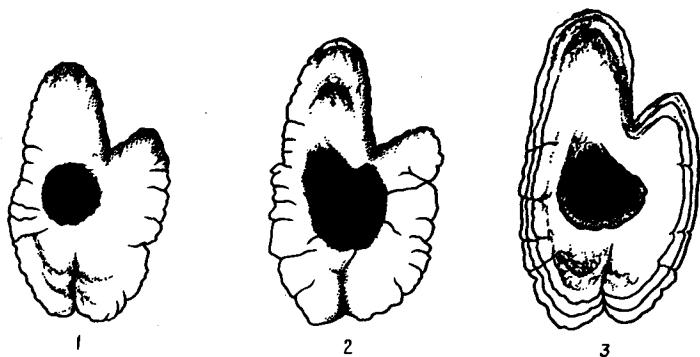


Рис. 15. Отолиты с промежуточными признаками:

1 – по внешней форме отолит весенней сельди, но имеет крупное центральное поле, характерное для отолита осенней сельди; 2 – по внешней форме отолит весенней сельди, но имеет крупное центральное поле и очень узкую первую зону роста, содержащую мало опакового вещества; 3 – отолит осенней сельди, но первая зона роста очень узкая и содержит мало опакового вещества

поле в отолите, по другим признакам похожее на отолит весенней сельди, или очень узкая первая зона роста на отолите, по остальным признакам, типичным для осенней сельди (рис. 15). Определенное по отолитам суммарное максимальное количество гибридов и особей, возникших вне нерестового периода данной сезонной группы, составило в Рижском заливе в период с 1958 по 1978 г. 0,05%. В остальных районах Северо-Восточной Балтики этот процент значительно ниже.

Смертность эмбрионов на нерестилищах. Данные о величине и причинах смертности эмбрионов разных популяций балтийской сельди скудны. Они позволяют констатировать, что эмбриональная смертность варьирует по популяциям и различается также на разных нерестилищах и в разное время нерестового периода. Однако для вычисления по нерестовому периоду средней смертности эмбрионов по популяциям данных мало. Считается, что эмбриональная смертность рюгенской сельди составляет 9,9% [145], а весенней сельди архипелага Турку – до 10% [267]. В районе Аскэ (Шведское побережье Северной Балтики) процент мертвых (вероятно, неоплодотворенных) икринок сразу после откладывания икры производителями составил в 1982 г. 2,8%. Однако среди эмбрионов, прикрепленных к сорванным с субстрата разлагающимся водорослям, смертность составляла до 100% [135].

Л. Н. Лисивненко [47], исследуя в 50-е годы нерестилища весенней сельди в водах Латвийской ССР, в Рижском заливе, обнаружила, что 96–98% икринок на нерестилищах были живыми. Л. А. Раннак [268] доказала, что в тот же период количество неоплодотворенных икринок на нерестилищах сельди Северо-Восточной Балтики составляет 0,2–0,4%,

а смертность эмбрионов на нерестилищах в первой половине нерестового периода при температуре воды ниже 10°C не наблюдается. Гибель икринок наблюдается с повышением температуры до 16°C и достигает пика (до 15 %) в конце нерестового периода, когда температура превышает 18°C . Наблюдения, проведенные во второй половине 70-х годов в бухте Пярну, подтверждают выводы Л. А. Раннак. В июне 1977 и 1978 гг. количество неоплодотворенных икринок в этом районе в разных кладках составляло от 0 до 6,5 и 5,8 % соответственно. Количество погибших икринок на разных нерестилищах, а также в зависимости от условий среды было различным. До стадии сегментации мезодермы при температуре до 15°C смертность была низкой (в июне 1977 г. в одной кладке 0,2 %). В конце эмбрионального развития доля погибших икринок резко возрастала (в той же кладке — до 25 %). Значительно повышалась смертность на трех нерестилищах, где температура была выше. Непосредственной причиной гибели икринок было развитие на них сапролегнии. В июне 1978 г. смертность эмбрионов на разных нерестилищах бухты Пярну составляла от 0—4,3 % при температуре $\leq 15^{\circ}\text{C}$, до 31 % — при температуре 18°C .

Достоверную зависимость смертности эмбрионов весенней сельди от температуры воды ($r=0,61$) на нерестилищах в северо-западной части Финского залива нашли П. Оуласвирта и др. [247]. По их данным, на указанном нерестилище процент мертвых икринок был в среднем за сезон 13,6 % (в мае — 6,5 %, июне — 31,1 %, июле — 94,7 %).

Подобно тихоокеанской сельди [20 и др.] и сельди Клайд [141] во внутренних слоях толстых кладок икринок сельди в районе бухты Пярну встречалось больше неоплодотворенных и погибших икринок и по степени развития эмбрионы отставали от эмбрионов в наружных слоях таких кладок и в тонких кладках.

На нерестилищах икрой весенней и осенней сельдей питаются сиг, бельдюга и другие рыбы, а также некоторые птицы. Сиг появляется на нерестилищах осенней сельди в сентябре, большие скопления бельдюги отмечены летом на береговом склоне и вблизи отмелей, где эти рыбы питаются донными беспозвоночными (моллюсками, мизидами и др.). Желудок бельдюг, пойманных на нерестилищах как весенней, так и осенней сельдей, переполнен икрой [89].

ПРЕДЛИЧИНОЧНЫЙ И ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ

Предличиночное развитие. Численность предличинок положительно коррелирует с уловами производителей на соответствующих нерестилищах: у осенней сельди в датских водах $r = 0,40 \div 0,72$ [190]; у осенней сельди на нерестилищах о-ва Кихну в Рижском заливе $r = 0,55$; у весенней сельди Финского залива $r = 0,81$ [266].

Наименьшая длина предличинок весенней сельди, выловленной

на нерестилищах в Вислинском и Рижском заливах и в районе Аскэ, 4,5 мм [93, 102, 133], а в водах Дании — 5,5 мм [190]. Наибольшая длина предличинки весенней сельди, выловленной в Рижском заливе, 10 мм [88]. В наших уловах в Рижском заливе и Северо-Восточной Балтики наименьшая длина предличинок осенней сельди была 5,5 мм, а наибольшая 8,7 мм.

Уровень развития и поведение. Вместе с длиной предличинок при вылуплении и резорбцией желтка варьирует и уровень их развития. У предличинок, вылупившихся в числе первых, голова еще изогнута на большом желточном мешке, а вторичные хордовые клетки в каудальной части хорды недифференцированы. Органы движения представлены первичной плавниковой складкой и зачатками грудных плавников. Кишка прямая трубчатая. Видны зачатки печени и желточного пузыря. Слуховая капсула овальная, недифференцированная. Глаза пигментированные.

Предличинки, вылупившиеся в числе последних, значительно лучше развиты. У них уже имеются зачатки лучей в хвостовом плавнике, челюстей и жаберных дуг, началась дифференциация полукружных каналов. Голова на желточном мешке выпрямилась (см. рис. 8).

Сразу после вылупления предличинка старается перемещаться вверх [17, 44 и др.]. Она плывет вверх в течение нескольких секунд, одновременно вращаясь вокруг продольной оси тела. Затем, прекращая передвижение, начинает пассивно падать головой вниз. После нескольких секунд падения она вновь начинает подниматься. Движение предличинки вверх сразу после вылупления связано с ее положительной реакцией на свет [44 и др.]. Л. Н. Лисивненко [49] считает, что это является одной из наиболее важных биологических адаптаций предличинок сельди, обеспечивает личинкам сельди, которые после перехода на экзогенное питание при добыче корма ориентируются по зрению, нахождение пищи в верхних, более освещенных слоях воды.

В наших опытах поведение предличинок весенней и осенней сельдей различалось. Предличинки осенней сельди оказались более пассивными. У них положительная реакция на свет выразилась не столько в перемещении на источник света, сколько в общем повышении активности. Это может быть связано с различием условий обитания, при которых в природе развиваются предличинки весенней и осенней сельдей. Так, предличиночное и личиночное развитие осенней сельди происходит на больших глубинах, чем весенней сельди.

В зависимости от температуры в период развития и сезонной группировки резорбция желтка у предличинок сельди продолжалась в наших опытах в среднем от 700 до 1100 град-ч и заканчивалась при возрасте рыбы 2800—3800 град-ч. Длина личинок сельди разных группировок после резорбции желтка в зависимости от температуры значительно варьирует (см. табл. 11) (рис. 16). В период эндогенного питания проис-

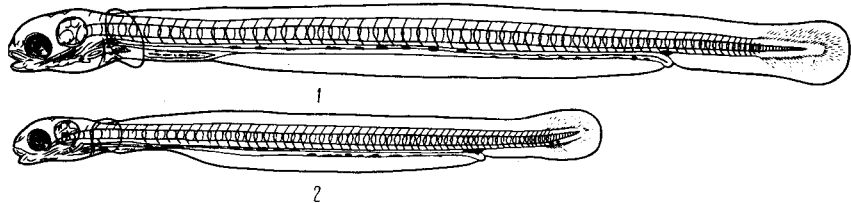


Рис. 16. Личинки весенней морской сельди Северо-Восточной Балтики, развивавшиеся при 12° С (1), и весенней сельди Рижского залива, развивавшиеся при 17° С (2) после резорбции желточного мешка

ходит не только увеличение длины тела, но и интенсивное развитие органов, связанных в первую очередь с питанием, передвижением, ориентацией и газообменом. Возникают и развиваются зачатки челюстей, жаберной крышки, жаберных дуг. Ко времени резорбции желточного мешка предличинка имеет уже челюстной аппарат, в ее кишечнике можно заметить перистальтику. Из органов чувств хорошо развиваются органы равновесия — полукружные каналы и эндолимфатический проток. В глазах появляется серебристый пигмент. Из плавников особенно увеличивается грудной плавник. Ко времени резорбции желтка основание грудного плавника поворачивается и располагается под углом к продольной оси тела. От первичной плавниковой складки начинает отделяться хвостовой плавник, в котором ясно видны зачатки плавниковых лучей.

В течение предличиночного периода значительные изменения происходят и в пигментации сельди. Кроме пигмента глаз пигментные клетки тела можно обнаружить уже в конце эмбрионального периода, но обычно они развиваются у предличинки. Для предличинок сельди Северо-Восточной Балтики характерны парные пигментные клетки, расположенные на вентролатеральной стороне краниальной половины тела, за желточным мешком, и вентральный ряд, находящийся на каудальной половине тела, до ануса. По классификации Л. А. Душкиной [28] это соответствует первому типу пигментации. К концу резорбции желточного мешка обычно возникают в дополнение к этим рядам 1–2 интенсивных пигментных пятна в области ануса, некоторые точко- или пятнообразные пигментные клетки ниже и выше каудального конца хорды. В конце резорбции желтка, на обеих сторонах тела, ниже основания грудного плавника, развивается по большой пигментной клетке. У предличинок от разных производителей, развившихся в одинаковых условиях, величина, а в некоторых случаях также количество пигментных клеток (в особенности в районе хвоста, а иногда и в районе ануса) могут быть различными. Встречались предличинки с 5–8 пигментными клетками ниже и 2–3 клетками выше каудального конца хорды, но у потомков некоторых производителей ко времени резорбции желтка в хвостовом отделе пигментных клеток еще не было.

По мере резорбции желточного мешка, увеличения размеров тела плавучесть предличинки увеличивается и ее поведение изменяется — периоды активного плавания удлиняются, а периоды пассивных падений укорачиваются, а затем и совсем исчезают.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Предличинки весенней сельди обитают главным образом в поверхностных слоях, но встречаются и по всей толще воды над нерестилищами. Во время предличиночного и личиночного развития весенней сельди температура поверхностного слоя колеблется от 6 до 22 °С (обычно 15–16 °С) и придонного слоя 4–21 °С (обычно 12–14 °С). На нерестилищах весенней сельди в Рижском заливе предличинки встречаются в течение двух месяцев с середины или конца мая до июля.

В отдельные годы в Северо-Восточной Балтике нерест пополнения весенней сельди растягивается до лета (табл. 16).

Т а б л и ц а 16. Количество предличинки и личинок сельди в 10-минутных уловах сетью Гензена на нерестилищах сельди в Рижском заливе в 1959 г., шт.

Месяц	Число	Количество станций	Температура воды, °С		Длина предличинки и личинок сельди		
			на поверхности	у дна	10 мм	11–15 мм	16 мм
Май	17	9	10,3–13,0	5,9–12,9	8	0	0
	22	7	6,8–11,6	4,2–10,5	44	3	2
Июнь	3	9	9,3–13,6	6,4–12,7	168	28	42
	10	8	13,6–18,9	11,9–16,6	171	184	154
	25	9	13,5–15,9	7,9–15,7	144	185	124
Июль	6	9	16,2–20,0	14,3–19,0	124	102	143
	13	9	19,4–22,5	15,7–20,2	9	110	35
	17	4	17,2–18,7	13,2–17,2	7	2	4
	24	6	20,0–21,8	15,1–18,6	3	0	2
	30	5	20,6–21,1	16,2–20,7	1	7	7
Август	5	5	19,4–20,8	14,0–19,4	0	0	1
	12	5	18,9–20,7	13,7–19,8	0	0	2
	20	6	19,6–21,0	17,8–20,4	0	0	0
Сентябрь	2	3	11,0–13,6	8,5–12,4	9	0	0
	11	6	12,2–13,0	9,7–12,7	214	4	0
	18	4	9,8–10,6	8,6–11,4	2866	1	0
	24	7	10,0–10,6	10,0–10,6	211	5	2
	30	3	9,0–9,4	9,2–9,4	107	11	0
Октябрь	7	7	7,6–10,4	8,6–10,4	43	80	8
	16	4	7,9–9,6	7,8–9,5	6	2	2
	22	4	8,6–9,2	8,4–9,1	35	35	73

Учитывая разницу в сроках нереста весенней и осенней сельдей в разных районах, длительность периода отсутствия личинок сельди летом в Балтийском море с запада и юга на восток и север сокращается и, вероятно, в северных районах Балтики и в Ботническом заливе встречается не каждый год [133 и др.].

Первые предличинки осенней сельди были обнаружены в ихтиопланктоне Рижского залива в начале сентября (см. табл. 16) при температуре поверхностных слоев не более 17°C . Наибольшая численность предличинок наблюдалась после массового нереста, в середине сентября, при температуре воды от 10 до 16°C . Последние предличинки осенней сельди были пойманы во второй половине ноября при температуре воды на поверхности 7°C и у дна $7,2^{\circ}\text{C}$. В определенное время, после массового нереста, концентрация предличинок над нерестилищами может быть высокой.

После резорбции желточного мешка при отсутствии корма сельдь сразу не погибает. В наших опытах элиминация 50% голодающих личинок произошла через $1000\text{--}2000$ град-ч после резорбции желтка, а элиминация всех личинок — через $2000\text{--}3200$ град-ч после резорбции желтка. В промежутке от резорбции желтка до гибели личинки не растут [48, 113], но морфогенез главным образом челюстей пищеварительного тракта, а также органов движения и равновесия продолжается.

Развитие после резорбции желточного мешка. Длительность личиночного развития и размеры тела. В принципе, к концу предличиночного периода развития как весенняя, так и осенняя сельдь функционально подготовлены к переходу на экзогенное питание. Однако по длительности личиночного периода и по длине при метаморфозе весенние сельди значительно отличаются от осенних. Х. Майер установил, что при одинаковой длине тела личинки весенней сельди всегда находятся на более поздней стадии развития [230]. Если при длине 45 мм весенняя сельдь западных районов Балтики имеет уже дефинитивный вид, то у осенней сельди при такой длине метаморфоз только начинается. А. Иенсен отмечает, что в датских водах у весенней сельди чешуя начинает закладываться уже при длине 3 см [190]. У осенней сельди чешуя начинает появляться только при длине больше 4 см. С. Г. Крыжановский относит к личинкам весеннюю сельдь длиной от 8 до 32 мм [44]. Раннак считает, что личиночный период весенней сельди Рижского залива кончается в среднем при длине $27,5$ мм [89, 93]. У осенней сельди, обитающей в северо-восточных районах Балтики, личиночный период продолжается до длины $40\text{--}42$ мм. Тело сельди длиной $43,5$ мм уже непрозрачно, и по уровню развития органов она находится в стадии метаморфоза (рис. 17). Сельдь длиной 45 мм уже имеет вид малька.

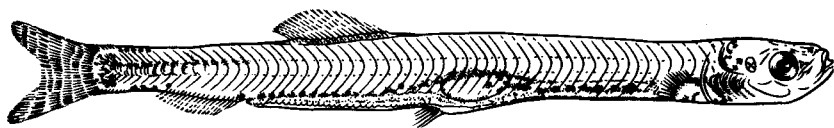


Рис. 17. Осенняя сельдь, обитающая в северо-восточных районах Балтики при длине $43,5$ мм

Х. Майер считает, что причиной разной длительности личиночной стадии и разного соотношения процессов роста и развития у весенней и осенней сельдей при прохождении этой стадии являются условия среды. Личиночный период весенней сельди протекает в береговой зоне. В это время в нескольких метрах от поверхности наблюдается резкий термоклин. Температура воды и количество корма выше и ниже термоклина различны, и поэтому весенняя сельдь в течение всего личиночного периода развития держится в теплом и хорошо освещенном поверхностном слое. Период личиночного развития весенней сельди длится 1 мес [89].

Личиночный период осенней сельди протекает в других условиях. Часть осенних сельдей уже на стадии предличинки с нерестилищ, находящихся на банках, сносится в более глубокую воду. Личинки осенней сельди развиваются в условиях глубоко (до 25–30 м) находящегося и менее резкого термоклина (осенью) или его отсутствия (зимой). Поэтому они находят в слое воды до глубины 20–30 м наиболее схожие условия обитания, чем весенняя сельдь в период своего личиночного развития. Освещенность в местах развития личинок осенней сельди ввиду значительно большей прозрачности в районах, расположенных дальше от берега, на разных глубинах, однообразнее, чем в мутной прибрежной полосе, где развивается весенняя сельдь.

Несомненно, важно и то, что личинки весенней и осенней сельдей развиваются при разной температуре воды. Если основная масса личинок весенней сельди развивается при 12–19 °С [89], то личиночное развитие осенней сельди, обитающей в северо-восточных районах Балтики, протекает при температуре от 14–16 °С (в начале) и 8–12 °С (в конце) нереста до 0–3 °С зимой. Это вызывает замедление развития личинок, и в результате только небольшая доля личинок осенней сельди, вылупившихся в текущем году, успевает к зиме развиться до стадии метаморфоза, а подавляющая часть осенней сельди проводит в Балтийском море первую зиму на стадии личинки.

Разная длительность личиночного периода и разное соотношение роста и развития личинок весенней и осенней сельдей отражают их адаптацию к различным условиям среды. С другой стороны, в период личиночного развития формируются важные морфологические и биологические признаки особей. Поэтому на более поздних стадиях развития осенняя и весенняя сельди по указанным признакам также значительно различаются.

Р а с п р о с т р а н е н и е. В северо-восточных районах Балтики первые личинки весенней сельди появляются в ихтиопланктоне с середины мая до первой половины июня [89]. В массовых количествах их ловят в течение июня. Исчезают они из планктона с середины июля — начала августа. В июле и начале августа личинки весенней сельди встречаются также на нерестилищах, находящихся дальше от берега, где обычно

нерестится осенняя сельдь (см. табл. 16). В мае и начале июня личинки весенней сельди находятся в прибрежной зоне, позже, в связи с перемещением нереста на более глубокие участки, — до глубины 20–25 м. Граница глубины распределения личинок весенней сельди варьирует по годам и наивысшая их численность установлена в зоне глубины 10–25 м [249, 266].

Проведенные до сих пор исследования не позволяют установить четких закономерностей относительно вертикального распределения и типа вертикальной миграции личинок балтийской сельди. Л. Раннак и М. Симм определили, что летом рано утром и вечером мелких личинок длиной 8–10 мм в 2,5 раза и крупных личинок в 12 раз больше, чем днем. Это позволяет предполагать у личинок сельди наличие суточной вертикальной миграции [272, 285]. Однако В. Шёблом и Р. Парманне [294] нашли, что личинки сельди Финского залива вели себя в разные периоды неодинаково. В начале лета они поднимались в поверхностные слои ночью, а в середине лета ночью опускались независимо от длины личинки. Авторы объясняют последний эффект частичным пассивным падением личинок сельди ночью летом.

Разное вертикальное распределение личинок сельди отмечено и в других районах. Так, Г. Гемпель и Д. Шнак [172] на личинках североморской сельди и Р. Вуд [310] на личинках осенней сельди, обитающих между Оркнейскими и Шетландскими островами, показали, что более крупные личинки ночью распределяются в слое воды довольно равномерно, а днем встречаются главным образом в средних слоях воды. О. Драгезунд считает, что личинки норвежской весенней сельди днем распределяются в слоях воды равномерно, а ночью — преимущественно в поверхностных слоях [158]. Распределение личинок балтийской весенней сельди согласуется с распределением личинок норвежской сельди [272].

Личинки осенней сельди, обитающей в северо-восточных районах Балтики, появляются на нерестилищах в первой половине сентября и встречаются там постоянно до конца нерестового периода. Большинство из них находятся на ранних стадиях развития (до 15 мм длины). Личинки длиной больше 20 мм встречались в пробах ихтиопланктона очень редко. Наряду с сокращением их численности ввиду значительной смертности и увеличивающейся способностью подросших личинок избегать сеть Гензена одной из причин такого уменьшения является также унос личинок с нерестилищ течениями как в более глубокие горизонты, так и в прибрежную зону. Старшие личинки осенней сельди постоянно встречались в прибрежной, защищенной от сильных ветров зоне глубиной 2–6 м, куда они были, вероятно, занесены течениями. Личинки осенней сельди остаются в прибрежной зоне до понижения температуры воды ниже 3–4 °С. После этого они уходят глубже, где температура воды выше и количество кормовых организмов больше.

Зимой личинки осенней сельди найдены нами в придонных слоях Рижского залива и открытого моря. В ноябре—декабре они были выловлены как пелагическими, так и донными тралами, а в апреле — донными тралами в Рижском заливе до 40 м глубины (в трале и желудках пойманных сельдей) и в районе западнее о-ва Сааремаа до глубины 62 м (также в трале и желудках сельдей).

Весной личинки осенней сельди подходят к береговой зоне уже в марте — начале апреля, после подъема температуры до 2,5—3 °С, и концентрируются на участках с более высокой температурой. В северо-восточных районах Балтики осенняя сельдь переходит в мальковую фазу развития через 8—9 мес после вылупления, т. е. в мае—июне следующего года.

П и т а н и е. Период смешанного питания у балтийских сельдей отсутствует, хотя у небольшого количества сельдей с остатками желточного мешка в кишке обнаружена и пища [49, 95, 177]. В этом отношении балтийская сельдь отличается от норвежской, которая начинает питаться внешней пищей на стадии желточного мешка [147]. Сразу после рассасывания желтка большое количество особей балтийской сельди, особенно длиной до 12 мм, не питаются. По мере роста и развития органов число непитающихся личинок уменьшается. Первой пищей личинок атлантической сельди служат яйца и личинки копепод [147, 282 и др.], а у личинок балтийской сельди — наушии копепод, в основном *Eurytemora hirundoides* [49, 95, 272]. Р. Худд считает, что весной при низкой температуре личинки сельди питаются менее подвижными организмами — яйцами планктонов и др. [177]. С увеличением размеров личинок увеличиваются также размеры их кормовых организмов, но более крупные личинки питаются также и мелкими организмами, хотя их значение в пище невелико. Личинки сельди питаются главным образом *Eurytemora hirundoides* на копеподитных стадиях (мелкие личинки — I—III стадиями, а крупные — IV—V стадиями) [49, 95, 272].

При поиске пищи у личинок сельди главную роль играет зрение [49]. Поэтому они ночью не питаются. Л. Раннак и М. Симм установили, что в бухте Пярну личинки длиной 8—16 мм имеют летом два периода усиленного питания — утром и вечером [272]. Более крупные личинки балтийской весенней сельди имеют еще и третий период, примерно в 14 ч.

Е. Т. Трауберга установила, что суточный рацион личинок сельди в Рижском заливе варьирует в разные годы от 5,9 до 9,4 % от массы ее тела [115]. По оценке Р. Худд, суточный рацион личинок сельди Финского залива длиной до 16 мм составляет 5 мг [177]. Х. Розенталь и Г. Гемпель считают, что суточный рацион личинок североморской сельди составляет 2—3 вместимости желудка, или для личинок длиной 10—11 мм 30—60 наушлий копепод, а для личинок длиной 13—14 мм — 80—120 наушлий [282].

Сравнительное исследование питания весенней и осенней сельдей позволило Л. Раннак, Т. Якобсон [95] и Л. Н. Лисивненко [50] сделать вывод, что личинки этих группировок по питанию не различаются. Однако необходимо учитывать, что размеры основных кормовых объектов личинок — копепод — обратно пропорциональны температуре [105]. Поэтому зимой, во время личиночного развития осенней сельди, размеры копепод на определенных стадиях развития больше, чем на тех же стадиях летом. Очень важной особенностью личинок осенней сельди является то, что они могут питаться при низкой температуре (0,5–4 °С) [217].

Р о с т. На основании исследования длины личинок сельди, собранных в районе нерестилищ, определен средний прирост личинок некоторых популяций. Л. Н. Лисивненко считает, что суточный прирост личинок весенней сельди в Рижском заливе составляет 0,5 мм [217]. Прирост личинок осенней сельди в сентябре составляет 0,5 мм, а в октябре 0,3 мм за сутки. Л. А. Раннак [93], Н. Брильман и Э. Бистер [153] считают, что прирост личинок сельди зависит при наличии достаточной кормовой базы от температуры воды. В Рижском заливе при температурах ниже 12 °С суточный прирост личинок сельди составляет 0,33 мм, при 13–16 — 0,6 мм и при температурах свыше 17 °С — 0,8 мм [93]. Суточный прирост личинок рюгенской сельди составляет 0,068–0,359 мм [153]. Между приростом и количеством тепла в градусо-днях за определенный период установлена связь: 1 град-дню соответствует прирост 0,02 мм. Для личинок осенней сельди Аландского архипелага установлен средний суточный прирост 0,18 мм [166]. Суточный прирост североморской банковской сельди составляет 0,25 мм [172].

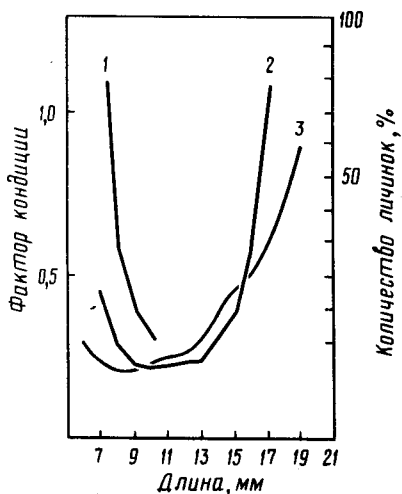
Исследования Т. Л. Райда [265, 266] показывают, что рост личинок соседних популяций, например весенних сельдей Рижского залива и открытой части Северо-Восточной Балтики, различен. При этом как увеличение длины, так и упитанность личинок не являются постоянными в течение всего периода личиночного развития, а закономерно изменяются. Длина морской сельди Северо-Восточной Балтики увеличивается с 0,10–0,23 мм в сутки у личинок длиной 8–9 мм (в период их перехода на экзогенное питание) до 0,51–0,69 мм в сутки при длине личинки 11–14 мм. Позже, с приближением метаморфоза, увеличение длины личинки снова замедляется.

В связи с расходом запасов желтка упитанность весенней сельди Финского залива в размерных группах 7–9 мм падает и начинает повышаться только в размерной группе 13–14 мм, когда личинка питается уже внешней пищей. После этого упитанность личинок сельди постоянно повышается (рис. 18).

Смертность в течение личиночного развития. Динамика смертности личинок может различаться даже у соседних популяций [265]. Смертность личинок весенней сельди тесно связана с фактором кондиции.

3902

Рис. 18. Зависимость количества личинок с желточным мешком в Финском заливе (1) и фактора их кондиции от размера тела у весенней сельди Финского (2) и Рижского (3) заливов [266]



Смертность достигает максимальных значений через некоторое время после вылупления, когда кондиционный фактор падает до минимума (см. рис. 18). После перехода личинок на экзогенное питание кондиционный фактор повышается и смертность сокращается. Следовательно, как и у норвежской сельди, в онтогенезе балтийской весенней

сельди смертность достигает максимальной величины в период ее перехода на экзогенное питание [158]. Р. Парманне и В. Шеблом считают, что наивысшая смертность сельди в течение первого года жизни приходится на период от вылупления до достижения личинками длины 11–15 мм [249]. В этот период коэффициент общей смертности Z в Финском заливе составляет 0,0675 в сутки, а в Ботническом море и Аланском районе — 0,0748. В течение эмбрионального периода развития суточная смертность значительно ниже. Из личинок размерной группы 10–15 мм до конца года выживает только 0,1%. Н. Брильман и Э. Бистер считают, что коэффициент естественной смертности личинок рюгенской сельди составляет 0,0911 (или 9,11% в сутки) [155].

Кроме элиминации из-за морфологических или физиологических отклонений личинок или из-за недостатка пищи существует ряд других причин их смертности. Например, личинки балтийской сельди являются пищей трехиглой колюшки и сельди [38, 193 и др.]. Нами неоднократно были найдены личинки осенней сельди зимой в желудках взрослой сельди как в Рижском заливе, так и в открытой Балтике. А. Иенсен установил, что личинками сельди кормятся планктонные беспозвоночные *Pleurobranchia* и *Sarsia* [190]. Пищевыми конкурентами и потребителями личинок сельди являются медузы, которые в некоторых районах, где их численность высокая, например в западных районах Балтики, могут оказать значительное влияние на численность личинок сельди [233]. Одинаковую с личинками сельди пищу используют малые бычки и некоторые другие виды рыб. Можно допустить, что часть личинок погибает от эпизоотий и паразитов. В этом отношении личинки балтийской сельди не исследовались, но Х. Розенталь установил,

что примерно 10% активно питающихся личинок североморской сельди погибли от двух эндопаразитов (нематода *Contracoecum* sp. и цестода *Scolex pleuronectis*) и двух эктопаразитов (*Caligus gaxax* и копеподитная стадия *Lernaecoceridae*).

ВОЗДЕЙСТВИЕ ТОКСИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ НА РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ

В последние десятилетия загрязнение Балтийского моря нефтью, тяжелыми металлами и другими токсикантами увеличилось. По всей вероятности, наибольшее прямое отрицательное воздействие на сельдь антропогенное загрязнение оказывает в прибрежной мелководной зоне глубиной до 20 м. В этой зоне происходит размножение сельди. Там обитают ее эмбрионы и большинство личинок. В онтогенетическом развитии рыбы наиболее чувствительны к загрязнению в периоды оплодотворения, а также эмбриональной и личиночной стадий [83, 200 и др.].

Проведенные нами эксперименты по выявлению влияния разных концентраций меди, кадмия и метакрезола на эмбриональное развитие весенней балтийской сельди позволяют констатировать следующее:

в разные годы у отдельных производителей встречаются значительные различия в толерантности гамет к загрязнителям (табл. 17–19). Такая разнокачественность гамет отдельных производителей связана с влиянием условий среды или генотипа;

по-видимому, при оплодотворении существенное влияние могут оказать даже очень низкие концентрации тяжелых металлов. При оплодотворении икры сельди при разных концентрациях меди и кадмия процент неоплодотворенных икринок и икринок, прекративших развитие до первого деления, был выше, чем в том случае, если оплодотворение было проведено в морской воде без добавления токсиканта (см.

Т а б л и ц а 17. Развитие потомков от двух пар производителей морской весенней сельди (1-й и 2-й) при разных концентрациях меди, %

Концентрация меди, мг/л	Количество неоплодотворенной икры и эмбрионов, развивавшихся до первого деления		Количество эмбрионов на стадии бластулы			
			Аномальные		Нормальные	
	1-я	2-я	1-я	2-я	1-я	2-я
Контроль	10,5	5,9		0,8	89,5	93,3
0,01	16,5	23,4	4,6	6	78,9	70,6
0,1	31,3	51,8	4	10,8	64,7	37,4
1,0	27	49,3	73	50,7		
10,0	50,5	100	49,5			

Т а б л и ц а 18. Влияние разных концентраций меди на оплодотворение, эмбриональное развитие икры и вылупление эмбрионов морской весенней сельди, оплодотворенной в опытном растворе соответственной концентрации

Концентрация меди, мг/л	Количество нормально развивающихся икринок на стадии дробления, %		Количество вылупившихся эмбрионов в 1978 г., %	Количество нормальных эмбрионов при вылуплении в 1978 г., %
	1977 г.	1978 г.		
Контроль	91,4	95,7	95,7	89,8
0,005	—	88,6	93,2	81,3
0,01	75,2	88,6	95,8	70,6
0,1	57,0	84,2	91,8	71,2
0,5	—	88,3	—	—
1,0	0,0	—	—	—

Т а б л и ц а 19. Влияние разных концентраций кадмия на оплодотворение, эмбриональное развитие икры и вылупление эмбрионов морской весенней сельди, оплодотворенной в воде Пярнуской бухты и в опытном растворе соответственной концентрации

Среда	Концентрация кадмия, мг/л	Количество нормально развивающихся икринок на стадии дробления, %		Количество вылупившихся эмбрионов в 1978 г., %	Количество нормальных эмбрионов при вылуплении в 1978 г., %
		1977 г.	1978 г.		
Морская вода	Контроль	88,9	97	98,3	86,2
	0,003	—	96,3	—	—
	0,005	93,8	98,9	—	—
	0,05	86,1	96,3	—	—
	0,5	86,7	93,4	—	—
Опытный раствор	0,003	—	92,4	98,3	80,5
	0,005	71,8	93,4	97,6	82,1
	0,05	64,4	93,7	96,9	66,4
	0,5	56,8	90,5	91,4	13

табл. 19). С повышением концентрации токсиканта процент отклонений при оплодотворении увеличивается. Большую чувствительность процесса оплодотворения к токсикантам констатировали также О. Кинне и Х. Розенталь [200], О. Линден [215], О. П. Данильченко [23] и др.;

по мере развития в загрязненной среде отклонения эмбрионов от нормы увеличиваются. Основными аномалиями в развитии являются отклонения от нормального перикарда и хорды;

при концентрациях меди до 0,1 мг/л и исследованных концентраци-

ях кадмия и метакрезола процент вылупления эмбрионов был относительно высок. Однако с повышением концентрации меди и кадмия количество морфологически ненормальных особей при вылуплении увеличивается. В опыте с метакрезолом отклонения у вылупившихся предличинек не отразились на морфологии, однако при всех концентрациях метакрезола (до 0,4 мг/л) предличинки были малоактивны;

при разных концентрациях кадмия вылупившиеся при одинаковом физиологическом возрасте (и в одно и то же время) эмбрионы имеют разную длину — чем выше концентрация кадмия, тем меньше длина вылупившихся предличинек. При высоких концентрациях кадмия у некоторых эмбрионов ненормально развиваются глаза.

Наблюдения по влиянию нефти на естественных нерестилищах весенней балтийской сельди проведены Г. Анэром и С. Неллбрингом [135]. Они установили, что на нерестилищах, загрязненных нефтью, икры и вылупившихся эмбрионов гибнет почти в 2 раза больше, чем на чистых.

Личинки сельди не способны избегать нефтяных пятен [209]. Эксперименты, проведенные О. Линденом [215] в лабораторных условиях, показали, что концентрация в воде нефти 0,05 мл/л значительно сокращает выживаемость личинок балтийской сельди. С повышением концентрации нефти выживаемость личинок ухудшается. Однако после выдержки изготовленных растворов нефти в морской воде выживаемость личинок сельди, находящихся в таких растворах, повысилась и тем значительно, чем больше времени был выдержан раствор. Но если к нефти прибавлены детергенты, то токсичность такого раствора после трехдневной выдержки почти не уменьшилась. Смесь нефти с дисперсантом оказалась для личинок в 50–100 раз токсичнее, чем та же концентрация нефти без дисперсанта. Результаты экспериментов О. Линдена позволяют сделать вывод, что нефть сразу после попадания в воду, хотя и очень токсична для личинок сельди, в результате испарения и других процессов постепенно теряет часть токсичности. При применении химических дисперсантов (BP 1100X, Finasol OSR, Corexit) отрицательное влияние образовавшейся смеси в несколько раз повышается и оно сохраняется в течение продолжительного времени.

БИОЛОГИЯ МОЛОДИ

Период жизни балтийской сельди от метаморфоза до полового созревания, охватывающий возрастные группы 0 и 1 (как исключение, небольшое количество весенней сельди Рижского залива созревает в возрасте годовика), менее исследован, чем другие периоды ее жизни [174, 190]. По сравнению с другими популяциями более исследована молодь сельдей Рижского залива, в особенности ее питание и распространение [51, 89, 95, 114, 115, 217 и др.].

Т а б л и ц а 20. Количество личинок, сеголетков (1) и сельди старших возрастных групп (2) в 30-минутных опытных уловах мелкочейным тралом в северо-восточной части Рижского залива на разных глубинах и в разные месяцы 1974 г., шт.

Глубина, м	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Декабрь		
	Температура, °С	1	2	Температура, °С	1	2	Температура, °С	1	2	Температура, °С	1	2	Температура, °С	1	2	Температура, °С	1	2
6	4,5	880		8,2	525	280	17,5	3360	16	18,9	3468	8	16,7	8420	17	1,7		
7	3,4	40		8,5	62	11	18,0	930	69	18,7	409	9	16,4	9615		3,4		5
9	3,5	206	6	7,6		242	12,4	4140	760	18,1	257	3	16,0	5	3	3,1	4	6
10	2,0	3	9	5,4		285	12,6	4	1275	16,9	3	3	15,8	24	27	3,6	65	65
15	2,5		3	4,9		618	9,3		5090	17,1	166	74	15,9	3712	28	3,2	18	35
20	3,0		12	3,0		142	8,0		1222	15,1	154	389	15,0	3	71	3,9	11	41
25	2,4		116	3,4		56	8,0		828	7,3		270	12,7		130	4,9	352	278
30	2,5		2710	3,3		511	2,7		51	3,8		252	10,3	37	590	5,1	164	4027
35	2,0		10656	3,4		164	2,8		57	4,5		80	6,0		308	5,0	632	3883
40	2,0		3830	1,8		2258	2,2		20	3,7		1125	5,5		261	5,2	406	3650

Распространение. Балтийская осенняя сельдь проводит первую зиму на стадии личинки на относительно большой глубине. Весной, обычно в апреле, в северо-восточной части моря личинки осенней сельди появляются в теплой прибрежной зоне, на мелководье (табл. 20). В мае, когда на мелководье начинается интенсивное размножение копепод, личинки осенней сельди собираются в узкой прибрежной полосе и усиленно питаются. Там происходит и их метаморфоз. По мере потепления воды и распространения копепод дальше от берега ареал молоди осенней сельди расширяется.

В Северо-Восточной и Восточной Балтике основная масса весенней сельди проходит метаморфоз с июля по сентябрь в районе нерестилищ. А в опытных уловах мальки весенней сельди встречаются обычно с августа. По мере роста и развития они отходят дальше от берега и опускаются глубже, но держатся выше термоклина или в его слоях. Летом мальки как весенней, так и осенней сельдей питаются копеподами в поверхностном 5–10-метровом слое воды при температуре до 18–19 °С. При этом размер сеголетков зависит от глубины их обитания (табл. 21). Осенью сеголетки уходят из прибрежной зоны только после понижения температуры ниже 2 °С. В это время зависимость глубины места обитания сеголетков от размера их тела нарушается. С ростом сеголетков, переходом их на более глубокие участки и увеличение осенью количества мизид состав их пищи изменяется [114]. Доля мизид и амфипод увеличивается по мере роста сельди.

Т а б л и ц а 21. Средняя длина сеголетков весенней сельди, выловленной опытным тралом (размер ячеи в кутке 4 мм) на разной глубине и в разные месяцы 1977 г. в Рижском заливе, см

8–9 сентября			17 и 26 октября		
Глубина, м	$M \pm m$	σ	Глубина, м	$M \pm m$	σ
6	3,48±0,02	0,22	12	9,55	—
9	3,57±0,10	0,48	25	8,75±0,25	1,10
15	4,46±0,02	0,17	30	8,81±0,18	1,25
25	6,15±0,13	1,24	35	8,86±0,27	1,59
			40	8,77±0,30	1,56

Сеголетки и годовики зимуют в придонных слоях воды, но преимущественно поблизости от берегового склона и в открытой части моря на меньших глубинах, чем сельдь старшего возраста. Весной основная масса годовиков выходит из придонного слоя и питается копеподами выше термоклина или в термоклине. Но определенная часть годовиков и летом в дневное время обитает в холодном придонном слое, где питается вместе со старшей сельдью. В их пище кроме копепод, составляющих основную пищу годовиков, встречаются нектобентические орга-

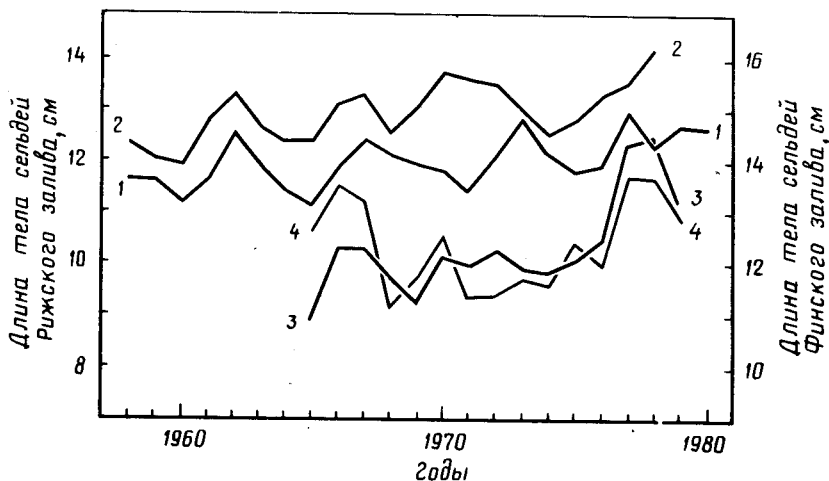


Рис. 19. Многолетняя динамика средней длины тела годовиков весенней (1) и осенней (2) сельдей Рижского залива и весенней сельди западной (3) и восточной (4) частей Финского залива

низмы. В общем основная масса годовиков распределяется в более высоких слоях воды и при более высокой температуре (до $17-18^{\circ}\text{C}$), чем старшая сельдь (см. табл. 20). В период интенсивного нагула глубина, на которой обитают годовики, зависит от размера их тела. Осенью годовики позже старшей сельди, с понижением температуры и сокращением запасов пищи, покидают прибрежные и поверхностные слои воды. При этом питание сельди в более охлажденной прибрежной зоне (куда из глубоких частей моря мигрируют и холодноводные мизиды) значительно интенсивнее, чем основной массы рыбы, находящейся в более глубоких слоях воды, где температура выше. Поздней осенью глубина обитания годовиков не зависит от длины их тела.

Рост. Увеличение длины и массы тела сеголетков и годовиков в разные годы происходит по-разному (рис. 19). Это связано с колебанием численности кормовых организмов и температуры воды [114]. Поэтому динамика средней длины и массы тела и коэффициента Фультоня молоди сельдей, обитающих в близлежащих районах, сходна (рис. 20). Например, коэффициент корреляции между изменениями массы тела весенней сельди восточной и западной частей Финского залива в 1968–1978 гг. равен 0,856, между изменениями средней длины годовиков весенней сельди восточной и западной частей Финского залива в 1965–1979 гг. — 0,660, между изменениями коэффициента Фультоня годовиков весенней и осенней сельдей Рижского залива в 1968–1978 гг. — 0,795. При сравнении изменений названных параметров молоди популяций, обитающих в разных заливах, соответствующие коэффициенты корреляции несущественны.

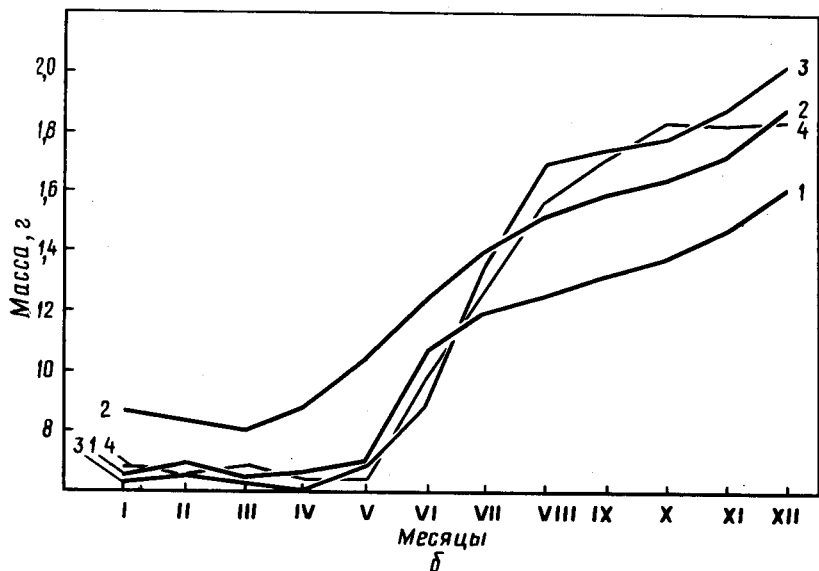
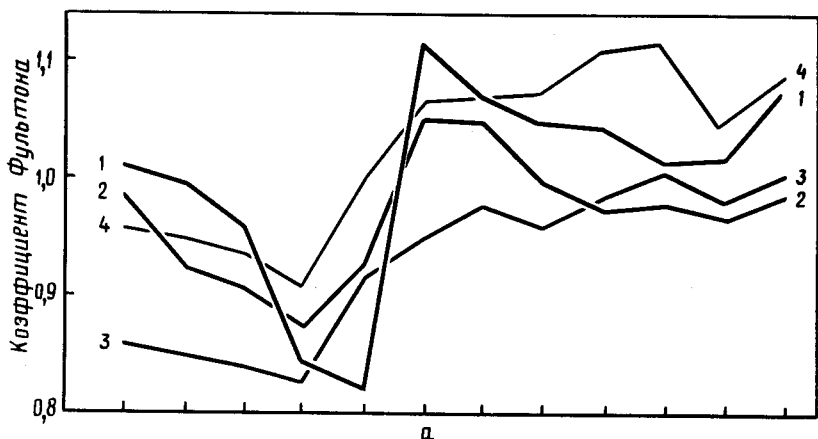


Рис. 20. Сезонная динамика коэффициента Фультона (а) и массы (б) годовиков весенней (1) и осенней (2) сельдей Рижского залива и весенней сельди западной (3) и восточной (4) частей Финского залива

Сезонная динамика упитанности годовиков разных популяций различна, но общий ход изменения коэффициента Фультона, в принципе, одинаков. В течение зимнего периода упитанность уменьшается. В мае, когда сельди начинают питаться, их упитанность резко повышается и достигает у сельдей Рижского залива максимума в первой половине лета. У весенней сельди Финского залива коэффициент Фультона повышается

медленнее и его максимум достигается к октябрю. В ноябре коэффициент Фультонa снижается, а концу года снова повышается. По-видимому, это связано с некоторым увеличением интенсивности питания после установления гомотермии в ноябре—декабре. Значительное увеличение массы тела наблюдается с мая по август, а также в конце года (см. рис. 20).

В Южной Балтике уже с 50-х годов численность сеголетков весенней и осенней сельдей в уловах является показателем оценки численности поколений сельди [162]. В Северо-Восточной Балтике корреляция между численностью молодежи, по данным опытных уловов, и численностью поколений в промысловых уловах по весенней сельди высокая ($r=0,95$). Учитывая вышеизложенное, можно предполагать, что коэффициент естественной смертности сеголетков и годовиков сельди стабильнее, чем у личинок.

ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ И ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ

Половое созревание. Возраст, при котором наступает половая зрелость, у разных популяций атлантических, тихоокеанских и балтийских сельдей различен [225]. Если норвежская сельдь созревает в возрасте от 3 до 9 лет, то весенняя сельдь Рижского залива созревает, как правило, в возрасте 2 лет.

Половое созревание связано с глубокими изменениями в организме — в систему общего обмена включается генеративный обмен, тормозящий соматический рост. Этому предшествует накопление в организме необходимых для построения половых продуктов пластических и энергетических ресурсов и биологически активных соединений — витаминов, ферментов и др. [121 и др.].

Разные популяции балтийских сельдей отличаются друг от друга возрастом и размерами тела тех особей, которые достигают половой зрелости впервые (табл. 22, 23). В наиболее молодом возрасте (2—3-годовики) созревают популяции весенней заливной сельди. Некоторое количество особей этих популяций созревает уже годовиками. Рекрутирование весенних и осенних сельдей морских популяций длится дольше — в основном они созревают также 2—3-годовиками, но некоторая часть особей этих популяций нерестится впервые только на 4—5-м году жизни (см. табл. 22). Размер тела у рекрутов морских популяций варьирует больше, чем у заливных популяций (см. табл. 23). Время от времени, преимущественно у морской сельди во всех возрастных группах, в том числе и среди старших сельдей, могут встречаться отдельные особи с гонадами, пол которых визуально определить нельзя. По-видимому, у них пол вообще не дифференцируется, и их гонады на всю жизнь остаются на I стадии половой зрелости.

Т а б л и ц а 22. Количество половозрелых особей весенней и осенней сельдей в опытных уловах в разных районах Балтийского моря в 1964–1977 гг., %

Район	Возраст рыб, годы					
	1	2	3	4	5	6
<i>Весенняя сельдь</i>						
Рижский залив	1,5	85,3	99,4	100	100	100
восточная часть Финского залива	0,6	72,8	97,3	100	100	100
западная часть Финского залива		53,9	93,2	99,4	100	100
западнее о-ва Хийумаа	0,7	41,4	83,1	91,5	96,5	97,8
западнее о-ва Сааремаа	1,0	49,1	86,6	93,1	99,6	99,8
Лиепая–Клайпеда	0,4	66,7	93,4	100	98,8	99,9
<i>Осенняя сельдь</i>						
Рижский залив		7,3	70,1	84,2	94,1	100
западнее о-ва Хийумаа		10,9	83,8	92,0	100	100

У тех популяций сельди Северо-Восточной Балтики, у которых темп роста в последние годы повысился (весенние сельди о-ва Хийумаа и Финского залива), половая зрелость наступает раньше (табл. 24). При этом размер впервые созревающих особей тоже стал больше (табл. 25). У балтийских весенних и осенних сельдей, как и у большинства других видов рыб, самцы созревают при меньших размерах тела и в более молодом возрасте, чем самки. Более раннее созревание самцов обусловлено их меньшими затратами пластических и энергетических веществ на генеративный обмен [121].

Половые циклы. После нерестового периода раньше всего начинают развиваться гонады у старших рыб, значение энергетического обмена у которых больше [121]. Позже других возрастных групп начинается развитие половых желез у пополнения – тех рыб, которые в следующий сезон размножения будут участвовать в нересте впервые (рис. 21). Интенсивность развития гонад пополнения следующего года осенью низкая. Величина пополнения заливной весенней сельди окончательно можно определить только весной, перед нерестовым периодом, когда совершается переход гонад значительной части пополнения из стадии II на стадии II–III и далее. При этом решающее значение имеют условия питания до нерестового периода, а также температура зимой. По-видимому, в связи с более коротким периодом развития половых желез и более ограниченным количеством ресурсов для постройки половых продуктов у пополнения качество части гамет сельдей младших возрастов невысокое. Это выражается в небольшом количестве нормальных эмбрионов при вылуплении (см. табл. 13).

Т а б л и ц а 23. Количество половозрелых особей весенней и осенней сельдей в опытных уловах в разных районах Балтийского моря в 1964–1977 гг. по размерным группам, %

Район	Длина особей по группам, см												
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Весенняя сельдь</i>													
Рижский залив	0,6	0,8	5,4	70	79,3	93,8	95,3	95,9	99,4	100	100	100	100
восточная часть			0,3	5	75	80,4	94,6	96,3	100	100	100	100	100
Финского залива													
западная часть				5,8	41,1	53,5	71,6	83,7	88,8	94,5	98	99	
Финского залива													
западнее о-ва				0,9	14,2	42,2	48,9	71,6	82,1	86,1	95,5	97,6	99
Хийумаа													
западнее о-ва				0,8	16	34,2	47,6	64,5	75,4	86,7	90,7	92,6	97,2
Сааремаа													
Лиепая–Клайпеда					7,4	11,3	29	59,4	73,6	96,3	97,9	98,9	98,3
<i>Осенняя сельдь</i>													
Рижский залив				2,3	5,4	19,6	66,2	73,2	84,6	94,1	90,4	100	95,6
западнее о-ва						11,1	15,2	55	86,2	93	97,5	100	100
Хийумаа													

Т а б л и ц а 24. Количество половозрелых весенних сельдей в открытой части Северо-Восточной Балтики, %

Год	Пол	Возраст рыб, годы					
		1	2	3	4	5	6
1965	Самцы		40	80	96	100	100
	Самки		21	65	98	86	95
	Среднее		29	72	97	91	97
1969	Самцы		43	92	100	100	100
	Самки		26	71	100	92	100
	Среднее		34	78	100	95	100
1971	Самцы		55	88	100	100	100
	Самки		43	68	99	100	90
	Среднее		49	78	99	100	95
1980	Самцы	11	90	100	100	100	100
	Самки	1	90	90	100	100	100
	Среднее	2	90	93	100	100	100

Т а б л и ц а 25. Количество половозрелых весенних сельдей в открытой части Северо-Восточной Балтики по размерным группам, %

Год	Пол	Длина особей по группам, см									
		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20 ≤
1965	Самцы		20	42	50	70	88	94	100	100	100
	Самки		17	21	20	74	80	89	94	89	100
	Среднее		18	31	32	73	83	91	98	95	100
1970	Самцы		63	76	89	92	85	100	100	100	
	Самки		60	74	84	86	96	100	100	100	
	Среднее		62	75	87	88	93	100	100	100	
1978	Самцы			84	88	90	93	94	100	100	
	Самки			83	90	90	95	91	94	100	
	Среднее			84	89	90	94	92	97	100	
1980	Самцы			67	83	91	100	100	100	100	
	Самки		7	57	66	75	89	100	100	100	
	Среднее		5	63	75	87	92	100	100	100	

Т а б л и ц а 26. Количество трехлетних и более старших возрастных групп весенних сельдей, находящихся на разных стадиях половой зрелости в марте, %

Район	Дата	Стадии половой зрелости	
		II-III	IV
О-в Хийумаа	22	96,5	3,5
О-в Сааремаа	23	78	22
Лиепая-Клайпеда	12-15	77,4	22,6
Штолпен	10	72,2	27,8
Бухта Ханэ	9	67,7	32,3

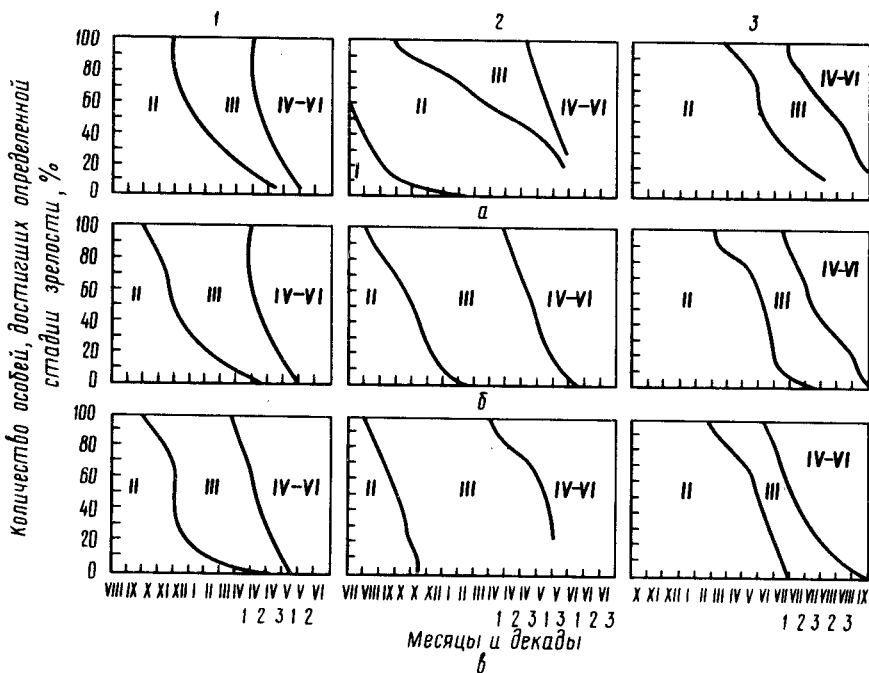


Рис. 21. Циклы развития гонад у балтийских сельдей:

1 — морская весенняя сельдь северо-восточных районов Балтики; 2 — весенняя сельдь Рижского залива; 3 — осенняя сельдь Рижского залива; а — пополнение; б — средние возрастные группы; в — старшие возрастные группы (римскими цифрами на графиках показаны стадии половой зрелости)

Как у весенней, так и у осенней сельди гонады самцов от начала развития до нереста опережают развитие гонад самок. Степень развития гонад различается и по популяциям. По мере удаления от датских проливов половые циклы популяций балтийских сельдей во времени постепенно смещаются. В соответствии с изменением климатических условий, вызывающих смещение периодов продукционных максимумов, начала и продолжительности вегетационного периода, нерест весенней сельди с продвижением на север и восток начинается все позже, а нерест осенней сельди — раньше, чем в юго-западных районах моря. К этому адаптированы и половые циклы соответствующих популяций. Иллюстрацией постепенного запаздывания прохождения тех же стадий половозрелости популяции весенней сельди в северном направлении служит табл. 26, составленная по материалам, собранным в марте 1965 г.

По половым циклам отличаются друг от друга морские и залив-

ные сельди. Раньше других, после нереста и периода восстановления, начинают интенсивно развиваться гонады у старших возрастных групп весенних заливных сельдей. У весенней сельди Рижского залива переход гонад на III стадию зрелости начинается уже в августе—сентябре, в то время как у морской весенней сельди о-ва Хийумаа (которые нерестились раньше заливной сельди) переход гонад на III стадию начинается только в октябре. Разница между заливными и морскими популяциями проявляется также и в интенсивности развития гонад зимой. Если у заливных сельдей с ноября—декабря до февраля—марта в нормальных условиях среды развитие гонад неинтенсивное, то у морских сельдей в это время гонады быстро развиваются. Поэтому к весне гонады у весенних сельдей открытого моря более развиты, чем у заливных, а особенно у пополнения заливных сельдей. Этим объясняются разные сроки и места нереста морских и заливных весенних сельдей. Разница в темпе развития половых желез морских и заливных весенних сельдей осенью и зимой вызвана в основном условиями среды в местах нагула и зимовки соответствующих популяций.

И. И. Николаев [72, 73] считает, что в летний период в Рижском заливе численность и биомасса кормового планктона выше, чем в соседних районах открытой Балтики, а зимой наоборот. Подобные же соотношения между открытым морем и Рижским и Финским заливами наблюдаются и в температурном режиме в слоях обитания сельди — летом температура в заливах выше, а зимой ниже, чем в открытом море. В связи с обилием корма и высокой интенсивностью обмена, вызванной относительно высокой температурой в местах распределения весенней заливной сельди, летом и осенью темп накопления энергетических ресурсов в ее теле и скорость развития гонад выше, а зимой ввиду низкой температуры и сопутствующей этому низкой численности кормовых объектов — значительно ниже, чем у сельди, обитающей в открытом море. А в случае падения температуры ниже 2°C питание сельди прекращается [67]. Так как зимой из-за отсутствия возможности значительного пополнения энергетических ресурсов интенсивность развития гонад низкая, то популяции заливной сельди адаптировались к интенсивному использованию кормовых ресурсов с мая по октябрь—ноябрь. Это отражается в половых циклах как весенней, так и осенней сельдей. После периода восстановления новая генерация половых клеток весенней заливной сельди интенсивно развивается в течение значительно более короткого периода, чем у сельдей Западной и Южной Балтики, и так же у морской сельди Северо-Восточной Балтики.

В северных и северо-восточных районах Балтики осенняя сельдь обитает вблизи границ своего ареала. Гонады основной массы осенней заливной сельди восстанавливаются зимой и весной. Большая часть половых клеток новой генерации может развиваться от овоцита, в

фазе однослойного фолликула, до вымета в период до 3—4 мес. Ограниченный период развития гамет, вероятно, отражается на их качестве. По сравнению с весенней сельдью количество оплодотворенной икры у осенней сельди ниже (см. рис. 12). В северо-восточных районах Балтики в половых железах осенней сельди встречается больше отклонений от нормы, чем в таковых у весенней. Часто встречаются срастание гонад, аномальная внешняя форма яичников и семенников, недоразвитие одной или обеих гонад — одна или обе гонады остаются на I стадии половой зрелости.

По данным Л. Е. Анохиной [3], в северо-восточных районах Балтики отклонения от нормы в половых органах встречаются у 0,4% весенней и у 3% осенней сельдей. В уловах время от времени встречаются самки осенней сельди с комками невыметанной, твердой, резорбирующейся икры. Икра в гонадах погибает особенно в годы, когда упитанность производителей низкая и в нерестовый период встречается резкое понижение температуры. Несомненно, подобное состояние гонад является ненормальным, но неизвестно, в какой степени оно может сказаться на смертности и воспроизводстве сельди. Во всяком случае, часть рыб с комком резорбирующейся икры в яичниках выживает. Найдены особи, у которых в гонадах наряду с резорбирующейся икрой развилась новая генерация нормальных икринок. Но количество живых икринок в таких гонадах значительно меньше, чем в нормальных.

Эти особенности отчасти объясняют трудности в адаптации осенних сельдей к условиям в северных районах Балтики. Осенняя сельдь находит в северных районах Балтики и в крупных заливах (Ботническом, Финском, Рижском) благоприятные условия для развития только в периоды потепления климата, когда выживание личинок зимой больше и качество гамет выше в связи с удлинением периода, благоприятного для развития половых желез.

Своеобразным отклонением в половых органах сельди является гермафродитизм. Гермафродитные особи известны до сих пор лишь у сельди Рижского залива. Так, 2 февраля 1977 г. в Рижском заливе тралом была выловлена трехгодовалая весенняя заливная сельдь, у которой в краниальной части левой гонады оказались икринки, а в каудальной — молоки; в краниальной и каудальной частях правой гонады были молоки, а в средней трети — икринки. Все части гонад оказались на III стадии зрелости. Гермафродитные особи с текучими половыми продуктами обнаружены также и на нерестилищах.

Глава 3.

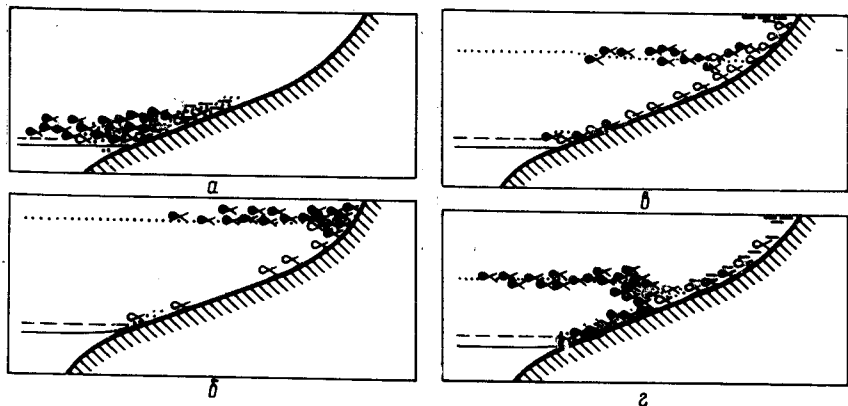
ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ БАЛТИЙСКИХ СЕЛЬДЕЙ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МИГРАЦИИ

Как и у других рыб, распространение, поведение и миграции балтийских сельдей зависят от биологического цикла группировок, их физиологического состояния и от условий среды — температуры, солености, содержания кислорода, освещенности, течений, обилия корма, влияния хищников и других абиотических и биотических факторов [11—13, 66, 67, 71, 72, 77, 78, 91, 93, 119, 245, 290, 300 и др.]. В некоторых районах Балтики на распространение сельди влияют также и антропогенные воздействия, в первую очередь эвтрофикация и загрязнение моря токсическими веществами [296 и др.]. Мелкомасштабные изменения в распространении сельди могут быть вызваны ловом [54].

Сезонное распространение. В связи с тем что в Балтийском море как абиотические, так и биотические параметры среды характеризуются хорошо выраженными сезонными изменениями и в течение года в зависимости от биологического цикла (нерест, нагул, зимовка) отношение рыбы к условиям среды закономерно изменяется, то распространение сельдей в каждый сезон имеет хорошо выраженные особенности.

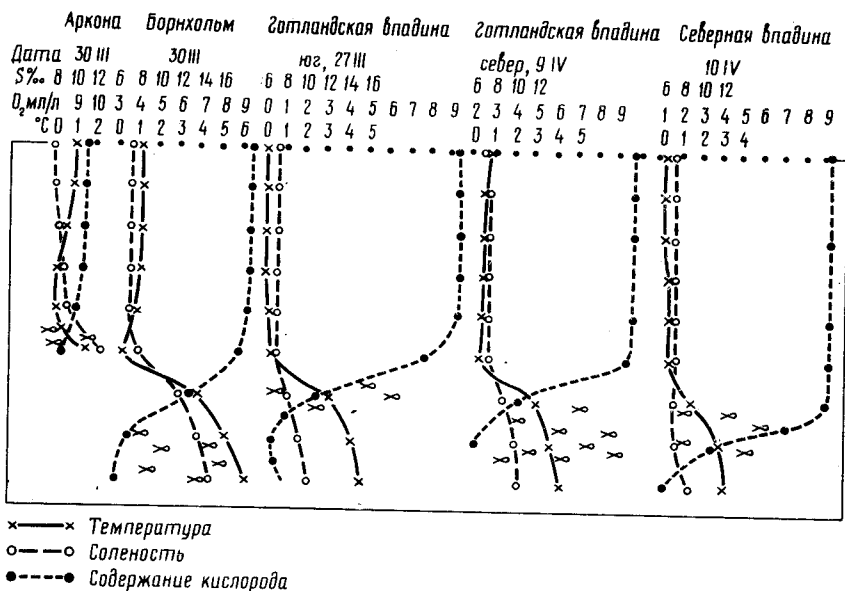
Зимой в открытой части Балтийского моря и в западной части Финского залива скопления пелагических рыб (сельдей и шпрота) днем располагаются главным образом на глубине от 60 до 120 м (в зависимости от содержания кислорода в верхней части гетерогалинного слоя — в годы обновления вод деятельного глубинного слоя на большей, в стагнационные периоды — на меньшей глубине) вблизи нижней границы гомогалинного слоя или в верхней части гетерогалинного слоя при температуре 2—6 °С (рис. 22, 23). При этом в южной части моря сельдь зимует при более высокой температуре (в Борнхольмском бассейне преимущественно при 4—6 °С), чем в северных районах (в северной части Готландской впадины в основном при 2—5 °С). Нижняя граница скоплений находится выше изоксигены 1—1,5 мл/л (рис. 24). Температура сверху и концентрация кислорода снизу определяют высоту слоя дневного распространения пелагических рыб. Наиболее крупные скопления рыб отмечены в районе берегового склона, в зоне интенсивного смешивания гомо- и гетерогалинного слоев, где высота слоя воды с приемлемыми условиями для зимовки сельди и шпрота наибольшая. Обычно зимовальные скопления пелагических рыб распределяются одним слоем. В суровые зимы ввиду низкой температуры гомогалинной воды слой рыбы сжат в вертикаль-



- Термоклин
- Галоклин
- Зона смешивания
- Циклония $1\text{мк/к}\text{O}_2$
- × Сельдь
- Шпрот
- Молодь рыб

Рис. 22. Распространение сельди и шпрота днем в открытой части Балтийского моря:

а — зимой; б — весной; в — летом; г — осенью



- × — Температура
- — Соленость
- — Содержание кислорода

Рис. 23. Условия обитания зимовальных скоплений сельди в разных частях Балтийского моря в марте—апреле 1969 г.

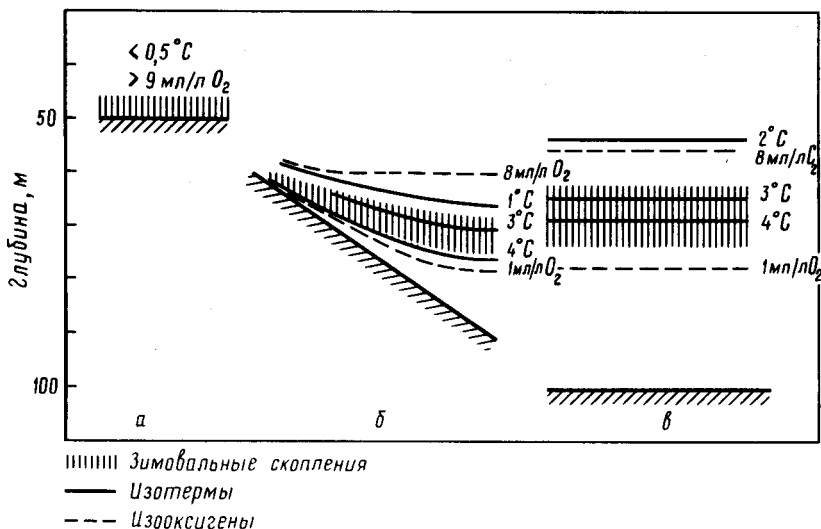


Рис. 24. Гидрологическая обстановка и распределение зимовальных скоплений пелагических рыб в Рижском заливе (а), в западной части Финского залива (б) и в центральной части Балтийского моря (в) [83]

ном направлении. В нижней части слоя находится сельдь старших возрастных групп, а в верхней — младших и шпрот. В более мягкие зимы младшие возрастные группы сельди и шпрот могут держаться выше старших сельдей. В этом случае возникает двухслойное распределение зимовальных скоплений (рис. 25). Молодь встречается в основном у края скоплений, ближе к берегу, где температура воды ниже, а содержание кислорода выше.

Сельди, приуроченные к мелководным частям моря, где отсутствует хорошо выраженный и постоянный гетерогалинный слой (Рижский залив, восточная часть Финского залива, район Аландского архипелага и др.), зимуют в основном в придонных слоях воды на глубине от 20 м и глубже при температуре от 0 до 3 °С, но в хороших кислородных условиях. Например, фиордовая сельдь архипелага Турку может зимой обитать при температуре, близкой к 0 °С [290]. По условиям зимовки сельдь западной части Финского залива является промежуточной между заливной и морской сельдями — она зимует в узком слое воды у галоклина, где температура выше (1–4 °С), а содержание кислорода ниже, чем в гомогалинном слое.

На большей части акватории Балтийского моря скопления пелагических рыб во время зимовки сохраняют дном стайную структуру. В наиболее суровых условиях, например, в Рижском заливе и восточной части Финского залива, а в холодные годы также в Северной Бал-

Рис. 25. Гидрологическая обстановка в районе двухслойного распределения зимовальных скоплений пелагических рыб и видовой состав слоев на восточном склоне Готландской впадины на глубине 80–90 м в начале апреля 1969 г.

S‰	6	7	8	9	10	11
O ₂ мл/л	0	2	4	6	8	10
°C	0	1	2	3	4	5

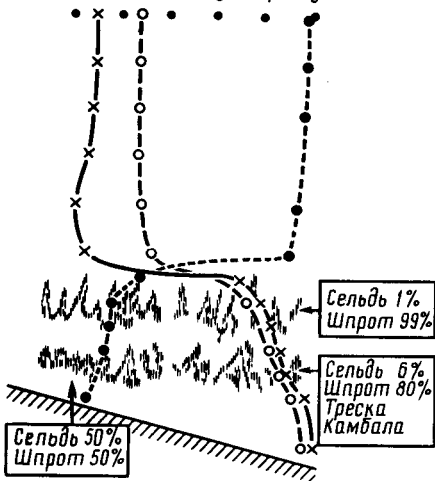
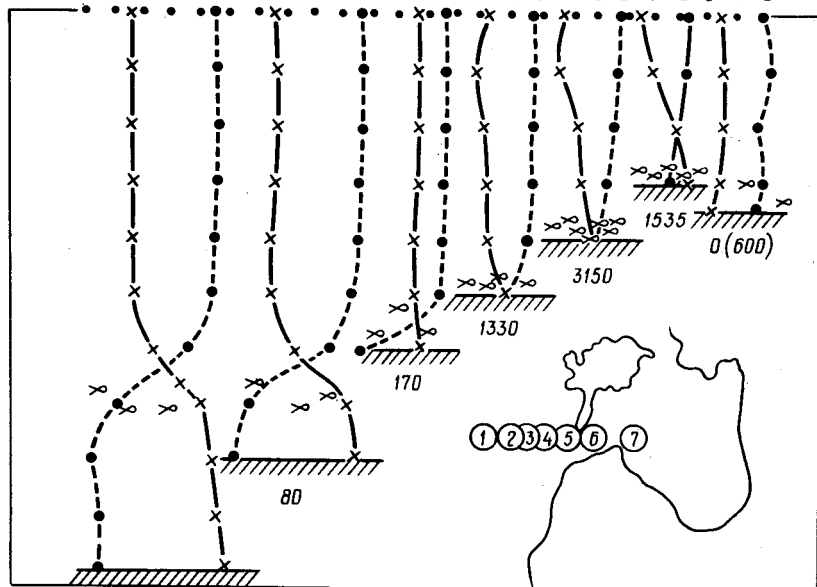


Рис. 26. Гидрологическая обстановка в начале нерестовой миграции весенней сельди популяции Северо-Восточной Балтики в Рижский залив в апреле 1971 г. Цифры в нижней части рисунка обозначают количество морской сельди, выловленной 30-минутными тралениями на соответствующей станции. В скобках дано количество заливной сельди в трале

Станция	1	2	3	4	5	6	7
Дата	8 IV	4 IV	4 IV	4 IV	4 IV	15 IV	15 IV
O ₂ мл/л	0 2 4 6 8 0	2 4 6 8 4	6 8	6 8	6 8	8 10	8 10
°C	0 1 2 3 4 0	0 1 2 3 4 0	0 1 2 0	0 1 2 0	0 1 2 0	0 1 2 0	0 1 2



- ① Местонахождение станции ●---● Изоксигены
 x---x Изотермы ∞ Сельдь

тике, сельдь и шпрот, судя по эхолотным записям, зимуют рассредоточенно и стаи обнаружить не удастся.

Весной, с изменением освещенности и подъемом температуры в поверхностных слоях воды, с наступлением периода нагула и приближением нереста весенней сельди, в поведении и распределении сельди происходят значительные изменения. Младшая, в основном неполовозрелая сельдь и шпрот, поднимаются в поверхностные, более теплые слои, или в образующийся термоклин, где концентрируются их кормовые объекты — тепловодный зоопланктон. Рассредоточение зимовальных скоплений начинается с повышением температуры поверхностных слоев до $0,5-1^{\circ}\text{C}$. Поскольку в прибрежной зоне температура поднимается быстрее, то и наибольшие скопления младшей сельди и шпрота возникают недалеко от берега, над береговым склоном, в зоне смешивания между поверхностным и холодным промежуточным слоями, у термоклина. Старшая сельдь обитает в придонных слоях, особенно в зоне интенсивного смешивания, у галоклина.

С приближением нерестового периода весенняя сельдь постепенно концентрируется в прибрежных участках. Первой начинает нерестовую миграцию старшая сельдь, которая зимовала при наиболее высокой температуре и гонады которой к весне наиболее развиты. Она "переходит" косяки сельди средних и младших возрастных групп, находящиеся на меньших глубинах, и появляется на прибрежных участках. Поэтому в начале нерестовой миграции сельди открытого моря наблюдается характерное распределение сельди: на прибрежных участках встречается старшая крупная сельдь с развитыми гонадами, на средних глубинах располагаются большие скопления средневозрастной сельди, которые еще не начинали нерестовую миграцию. В районах, удаленных от берега, где зимовала старшая сельдь, скопления редуют, и там приобретает большее значение осенняя сельдь (рис. 26) (табл. 27). Подходя к берегу, сельдь должна заходить в воду с более низкой температурой (в северо-восточных районах Балтики 2°C или даже ниже, в южных районах Балтики сельдь избегает температуры ниже 2°C), чем в местах зимовки. Для приближения к нерестилищам она использует наиболее теплые потоки морской воды и заходит в прибрежные районы, или заливы, вместе с более теплой и соленой морской водой. В условиях низкой температуры основной массы воды скопления подходящей к нерестилищам сельди в участках более теплой воды прижаты к грунту и очень плотные [91 и др.]. После возвращения с нереста весенняя сельдь усиленно питается в придонном слое, в основном на береговом склоне. Часть младшей отнерестившейся сельди присоединяется к молоди в пелагическом слое, питаясь главным образом около термоклина.

Летом температура поверхностного слоя моря поднимается до $16-20^{\circ}\text{C}$ и выше. Толщина прогретого слоя увеличивается, поскольку

Т а б л и ц а 27. Характеристика 30-минутных опытных уловов сельди донным тралом западнее о-ва Сааремаа в апреле 1971 г.

Глубина траления, м	Улов, шт.	Масса 100 рыб, г	Стадия зрелости гонад 3-летней и старшей весенних сельдей, %		
			II-III	III	IV
30-32	340	3560	7	70	23
42-46	1240	3000	8	64	28
62	280	2000	25	50	25
74-77	170	4900	1	63	36

Продолжение

Возрастной состав весенней сельди, шт.							Количество сельдей, %	
1	2	3	4	5	6	7	весенней	осенней
7	17	20	32	11	4	6	97	3
16	33	16	25	3	2	1	96	4
17	59	12	9	2	1		100	...
	2	6	53	9	3	17	90	10

ку термоклин погружается. А температура холодного промежуточного слоя (зимняя вода) не изменяется.

Летом сельдь распределяется тремя слоями (рис. 27).

1. В теплом поверхностном слое выше термоклина обитают мальки рыб, выплывшие в текущем году или осенью предыдущего года (осенняя сельдь). Этот слой наиболее плотный в заливах и распространяется главным образом в прибрежных районах. Он постоянно расширяется и углубляется, достигая к концу лета термоклина.

2. Второй слой образуют дневные скопления пелагических рыб, обитающие у термоклина (рис. 28). С погружением термоклина он опускается все глубже. Наибольшие скопления, находящиеся в зоне

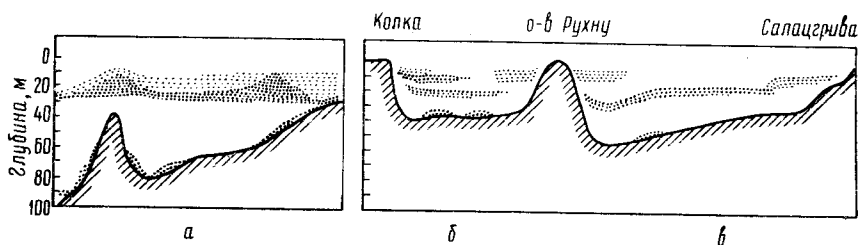


Рис. 27. Распределение скоплений пелагических рыб на склоне Готландской впадины (а), в западной (б) и восточной (в) частях Рижского залива в летнее время

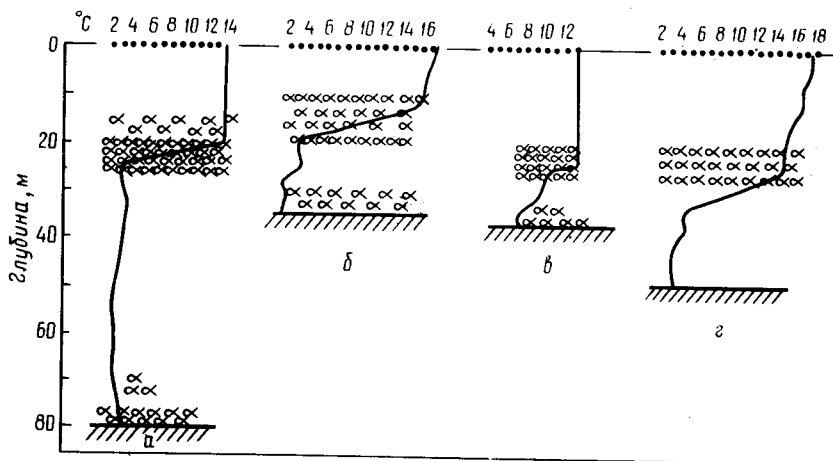


Рис. 28. Зависимость горизонта обитания пелагических скоплений рыб от глубины слоя температурного скачка:

а – склон Готландской впадины (июль); *б, в* – западная часть Рижского залива (соответственно в июле и сентябре); *г* – восточная часть Рижского залива (июль) [79]

смешивания, в районе выхода термоклина на грунт, постепенно удаляются от берега.

3. В третьем, придонном, слое дневные скопления в районах нагула летом более плотные, чем весной, поскольку после нереста в этот слой возвращается крупная весенняя сельдь. Питаясь, она движется все дальше от берега.

Летом как в пелагическом, так и в придонном слоях сельдь очень подвижна и активно питается. Стайки в скоплениях обычно распределяются неплотно и днем облавливаются тралом плохо. В летнее время наблюдается постепенная миграция осенней сельди к нерестилищам. В районе Готландского бассейна миграция начинается в июле, когда осенняя сельдь достигает III степени половой зрелости. По сравнению с весенней сельдью более упитанная к нерестовому периоду осенняя сельдь восточной части Готландского бассейна приближается к нерестилищам (в том числе заходит в Ирбенский пролив и Рижский залив) в течение всего июля и августа. Эта сельдь питается неактивно и держится в придонных горизонтах, а при переходе и ночью она поднимается в пелагические слои воды.

Осенью, в результате перемешивания слоев воды и понижения температуры поверхностного слоя, термоклин постоянно углубляется и его резкость уменьшается. Поэтому глубина пелагического слоя, где обитает рыба, увеличивается. Осенью активность рыб по мере повышения их упитанности и, вероятно, с понижением освещенности умень-

Т а б л и ц а 28. Температура воды слоев обитания сельди зимой и в нагульный период в разных районах Балтики, °С

Район	Зима		Нагульный период		
	День	Ночь	День		Ночь
			Пелагический слой	Придонный слой	
Рижский залив, восточная часть Финского залива	0-2	0-2	4-14	2-8	≤ 16-17
Северные и центральные районы	2-5	≥ 0,2	4-14	3-7	≤ 14-15
Южные районы	4-6	-	-	> 5	12-14

шается. Со значительным смягчением и исчезновением термоклина как пелагические, так и находящиеся на береговом склоне придонные скопления рыб рассредоточиваются. С понижением температуры поверхностного слоя они собираются в слоях с более высокой температурой — около дна или у гетерогалинного слоя. В результате этого возникает зимнее распространение скоплений рыбы.

Сезонное распространение балтийской сельди сходно с таковым атлантической сельди в Баренцевом море, где сельдь также зимует в более теплых (свыше 2 °С) и глубоких слоях воды (до 200 м), хотя в неполовозрелом возрасте она может жить и при отрицательных тем-

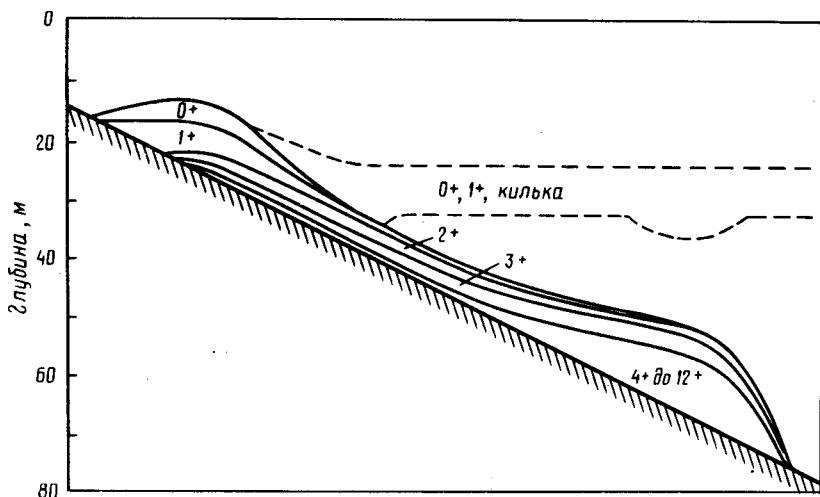


Рис. 29. Схема распределения возрастных групп весенней сельди в зависимости от глубины западнее о-ва Сааремаа осенью

Т а б л и ц а 29. Возрастной состав сельди в параллельных уловах пелагическим и донным тралами днем в северо-восточных районах Балтики в июле 1964 г., %

Район	Глубина, м	Трал	Весенняя сельдь						Осенняя сельдь					
			1	2	3	4	5+	Всего	1	2	3	4	5+	Всего
Средняя часть Финского залива	50-80	Пелагический	8	21	57	-	7	93	-	7	-	-	-	7
		Донный	-	3	13	3	76	95	-	1	-	1	3	5
Открытое море западнее о-ва Хийумаа	40-55	Пелагический	77	7	-	-	16	100	-	-	-	-	-	-
		Донный	3	6	11	1	64	85	-	4	3	8	-	15
Открытое море западнее о-ва Сааремаа	70-80	Пелагический	27	46	10	-	6	89	2	8	1	-	-	11
		Донный	-	-	-	6	86	92	-	-	2	1	5	8

пературах. Весной многопозвонковая сельдь Баренцева моря поднимается в более теплые (5–6 °С) поверхностные горизонты, а летом обитает при 8–9 °С (максимум 12–13 °С) и осенью, после падения температуры ниже 4–5 °С, опускается в придонные слои. У балтийской заливной сельди предельная температура зимнего обитания ниже, а летнего – выше (табл. 28).

Как в зимовальных, так и в нагульных скоплениях возраст сельди с увеличением расстояния от берега повышается (рис. 29). Только во время миграций к нерестилищам эта закономерность нарушается. Кроме того, в одном и том же месте в пелагических скоплениях встречается значительно более молодая сельдь, чем в придонных (табл. 29). Распространение сельдей в возрасте от 1 до 3 лет зависит от размера их тела. Ближе к берегу и в мелководных районах обитают более мелкие особи, чем на больших глубинах (табл. 30). Длина старших особей в пелагическом слое обычно меньше, чем длина особей тех же возрастных групп в придонном слое.

Т а б л и ц а 30. Средняя длина весенней сельди, выловленной донным тралом на разных глубинах западнее о-ва Сааремаа в декабре 1971 г., см

Глубина, м	Возраст, годы							
	0	1	2	3	4	5	6	7
30	10,9	14,2	15,5	–	18,9	–	–	–
40	10,9	14,4	16,0	17,6	19,4	19,8	–	23,0
50	–	14,8	17,1	18,1	18,0	19,6	–	20,1
61	–	14,7	16,8	16,6	18,1	17,9	18,6	19,3
75	–	15,3	17,1	17,3	18,5	19,8	18,6	19,7
83	–	–	17,9	19,8	18,4	18,6	18,6	19,4

Суточные вертикальные миграции. Для балтийских сельдей, как и для многих других пелагических, а также донных рыб, присущи суточные вертикальные миграции [10, 12, 91, 189 и др.]. В течение периода нагула, а в большинстве районов и в течение периода зимовки распределение балтийских сельдей в дневное время отличается от их распределения ночью. Скопления сельди, находящиеся днем как в придонных, так и в пелагических слоях воды, поднимаются на ночь в поверхностные слои (рис. 30). Подъем рыбы связан с заходом солнца. Уже до этого из придонного слоя начинают подниматься стайки. Начиная с захода солнца, наблюдается подъем рыбы как из придонного, так и пелагического слоев. При слабой освещенности резкие очертания стаяк исчезают, рыба рассеивается и собирается в течение 30–40 мин в поверхностном слое, где она остается на ночь. Опускание рыбы в горизонт дневного обитания начинается с восходом солнца и продолжается в зависимости от интенсивности солнечного освещения 1–3 ч,

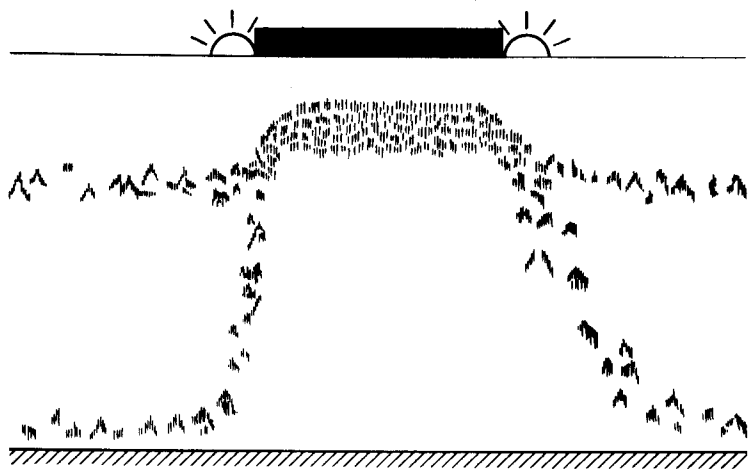


Рис. 30. Схема суточной вертикальной миграции пелагических рыб в Балтийском море

а при пасмурной погоде — дольше. Обитающая днем в придонном и пелагическом слоях рыба ночью в поверхностном слое смещивается. Однако, судя по тому, что днем возрастной и размерный состав сельди в определенном слое относительно постоянен, а по слоям различается, суточная вертикальная миграция не вызывает у сельди массового изменения горизонта дневного обитания, т. е. с восходом солнца сельдь возвращается в тот слой (придонный или пелагический), из которого она вечером поднялась.

Важным условием, от которого зависит суточная вертикальная миграция балтийской сельди, является температура. При температурах ниже 2°C сельдь восточной части Финского залива не совершает суточных миграций [78]. Однако кроме температуры суточные вертикальные миграции зависят еще и от других условий среды, а также от состояния рыбы. На это указывают результаты наших наблюдений в начале апреля 1971 г. за двумя скоплениями сельдей, находившихся в слое воды с температурой $2-3^{\circ}\text{C}$. Скопление, находившееся севернее, в районе о-ва Хийумаа, не совершало суточных вертикальных миграций. Оно было еще в состоянии зимовки. Содержание кислорода в слое его обитания едва превышало $1-1,5$ мл/л. Температура воды непосредственно над слоем рыбы была не более $0,5^{\circ}\text{C}$. Другое скопление, находившееся южнее (западнее Ирбенского пролива), совершало суточные вертикальные миграции. Кроме температуры условия обитания и состояние этих сельдей отличались от таковых скоплений в районе о-ва Хийумаа. В слое его обитания содержание кислорода было от 3 до 8 мл/л. Скопление находилось в прибрежной зоне и, будучи преднерестовым косяком, направлялось к нерестилищам. Вероятно,

указанное скопление сформировалось на базе обширной зимовальной концентрации в слое воды с температурой свыше 3°C .

Совершая суточную вертикальную миграцию, балтийская сельдь зимой поднимается в более холодный слой воды с температурой, едва превышающей 0°C , а в период нагула она поднимается в более теплую воду (табл. 31). При этом вечером в течение 30–40 мин переходит из слоя воды с температурой $2\text{--}3^{\circ}\text{C}$ в воду с температурой $13\text{--}14^{\circ}\text{C}$ и даже выше, а утром — обратно. Это показывает, что причиной суточной вертикальной миграции является не поиск более благоприятной температуры. К. Г. Константинов считает, что суточные вертикальные миграции водных животных совершаются не благодаря, а скорее, вопреки влиянию гидрологического и гидрохимического режима [37].

По биологическому значению суточной миграции балтийской сельди имеются следующие взгляды:

подъем ночью в поверхностные слои воды связан с тем, что в более теплой воде интенсивность переваривания пищи выше [12]. Как считает Л. А. Раннак, такая точка зрения не позволяет объяснить подъем сельди на ночь в более холодную воду зимой [91];

суточная вертикальная миграция, вероятно, связана с изменением освещенности [9] или солнечной радиации [91];

суточная вертикальная миграция балтийской сельди является, вероятно, сохранившейся от океанических предков чертой, которая в условиях Балтики уже в значительной мере утратила свой первоначальный биологический смысл. Возможно, что днем в придонных слоях сельдь находит такую освещенность, при которой она, как и ее предки, приспособлена к охоте за планктоном [108].

Суточные вертикальные миграции совершают многие водные животные: представители зоопланктона (растительноядный зоопланктон питается ночью в поверхностных слоях фитопланктоном); амфиподы; мизиды; пелагические планктоноядные, а также хищные рыбы. Большинство исследователей полагают, что вечерний подъем как зоопланктона и нектобентоса, так и рыб является пищевой миграцией. А опускание планктона и планктоноядных рыб утром из поверхностного слоя в менее освещенные горизонты является защитной реакцией от хищников [31, 37, 70 и др.].

Все основные пищевые объекты балтийской сельди — мизиды, амфиподы и копеподы — совершают суточные вертикальные миграции, интенсивность которых изменяется в зависимости от времени года. В силу этих миграций планктонные ракообразные днем сосредоточены около дна, а ночью поднимаются в поверхностный слой. По-видимому, суточные массовые вертикальные перемещения кормовых организмов используются балтийской сельдью для добычи пищи, по меньшей мере, ранним утром [91].

Л. А. Раннак [91] считает, что интенсивность суточных вертикаль-

Т а б л и ц а 31. Глубина слоев и температура дневного и ночного обитания пелагических рыб (сельди и шпрота) * в разных районах Балтики по эхолотным записям и опытным тралениям

Месяц	Район	Глубина, м	Горизонт распределения (м) и температура (°C) (в скобках)		
			днем		ночью
			Пелагический слой	Придонный слой	
Апрель	Западнее о-ва Сааремаа	60		55-60 (2-3)	30-40 (0,2-0,4)
Июнь	Западная часть Рижского залива*	42	10-12 (6-13)	35-42 (2-3)	5-10 (12-14)
Сентябрь	Западная часть Рижского залива*	40	18-22 (11-13)	35-40 (7-8)	10-22 (13); 30-40 (7-8)
Октябрь	Средняя часть Финского залива	80	15-25 (13-13,2)	35-45 (12,7-13)	10-20 (13-13,3); 30-45 (12,8-13)
	Западная часть Рижского залива*	40	15-25 (11)	35-40 (5-10)	10-15 (11); 30-40 (5-11)
Ноябрь	Западнее о-ва Сааремаа	80	50-65 (5-6)	70-80 (4)	10-25 (7)

* Приведенные в таблице данные по Рижскому заливу относятся практически только к сельди.

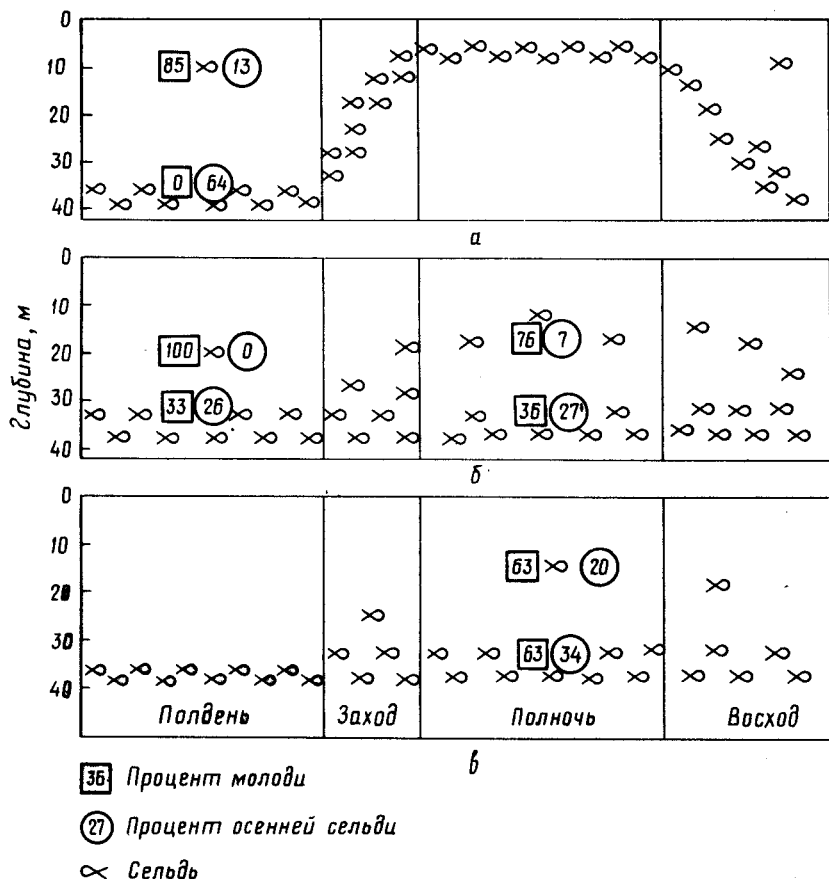


Рис. 31. Интенсивность суточной вертикальной миграции сельди в Рижском заливе в июне (а), сентябре (б) и в конце октября (в). Различия структуры косяков при двухслойном распределении

ных миграций балтийской сельди и шпрота растет с марта по май. В марте рыба поднимается ночью до горизонта 35–45 м, а в мае верхняя граница ее подъема достигает самых поверхностных слоев. Наши наблюдения подтверждают эти выводы. В условиях гидрологической зимы диапазон суточных вертикальных миграций в открытой части Северо-Восточной Балтики меньше, чем в другие сезоны (см. табл. 31). Меньшая амплитуда суточных вертикальных миграций зимой свойственна и корфо-карагинской сельди [35].

Вертикальную суточную миграцию сельди можно связывать с интенсивностью ее питания. Весной, в период усиленного питания, диа-

пазон и интенсивность суточных вертикальных миграций увеличиваются. В июне в Рижском заливе практически вся сельдь поднимается на ночь в пелагиаль, а днем в пелагическом слое встречается только некоторое количество молоди (рис. 31). В сентябре большая часть сельди, особенно осенней, держится ночью около дна, а в пелагические слои поднимаются преимущественно особи младших возрастных групп. В октябре, когда весенняя сельдь Рижского залива уже достигает высокой упитанности, и днем и ночью подавляющее большинство сельди встречается в придонном слое. В это время суточную вертикальную миграцию совершает, по-видимому, только небольшая часть сельди Рижского залива. Однако в открытой части моря, где сельдь питается и зимой [40], довольно интенсивная суточная вертикальная миграция продолжается и в ноябре—декабре, хотя ее амплитуда в это время уменьшается. Из вышесказанного можно сделать следующие выводы:

количество сельди, поднимающейся на ночь в пелагический слой, наибольшее весной и в первую половину лета, сокращается затем постепенно до поздней осени;

зимой диапазон суточной вертикальной миграции сокращается, и с понижением температуры в слое обитания сельди до 2—3 °С суточные вертикальные миграции обычно прекращаются;

у популяций, обитающих в различных условиях среды и имеющих разную динамику питания, интенсивность суточных вертикальных миграций по сезонам различна.

Представленные факты позволяют рассматривать суточную вертикальную миграцию балтийских сельдей в качестве адаптации, позволяющей рыбе, в основном плохо упитанной, находиться дольше в слое наибольшей численности кормовых организмов и оптимальных для сельди условиях освещенности, но в то же время стараться быть менее заметной и находиться в среде с такими условиями, которые соответствуют потребностям рыбы, связанным с ее физиологическим состоянием.

Зависимость распространения от основных факторов среды. Температура. Х. Гессле считает, что балтийская сельдь обитает при температуре 4—14 °С [290]. В. Шёблом и многие другие специалисты утверждают, что балтийская сельдь предпочитает температуру от 7 до 13 °С и обитает в термоклине или непосредственно выше него, а при отсутствии градиента температуры рассредоточивается [290]. И. М. Остов считает, что оптимальная температура для питания сельди восточной части Финского залива 3—4 °С [78].

Результаты наших исследований и данные М. Е. Феттер [119] (см. табл. 28) позволяют сделать вывод, что температурные границы обитания сельди в северных районах Балтики и особенно в Рижском и Финском заливах заметно шире, чем в южных районах. Несомненно, это является результатом адаптации сельди к возрастающей континенталь-

3902

ности климата в Балтийском море в северном и восточном направлениях. Например, некоторая часть сельди Рижского залива (не только молодь, но и взрослые особи) при температуре 16—17 °С еще усиленно питается, хотя в более массовых количествах нагуливающаяся сельдь встречается в Рижском заливе при температуре от 2 до 14 °С (см. табл. 20). По-видимому, по температурной адаптации сельдь восточной части Финского залива сходна с сельдью Рижского залива [78, 112].

С о л е н о с т ь. Г. Шнайдер считает, что балтийская сельдь может заходить в устья рек и пресноводные озера [286]. Однако такие случаи нельзя признать закономерными. Даже заливная сельдь, адаптированная к наиболее низким соленостям воды, избегает солености ниже 3 ‰ и устьевых районов с неустойчивым гидрологическим режимом [112]. В разных районах Балтийского моря популяции сельди обитают при разных соленостях [78, 112, 203 и др.]: в Ботническом заливе при 3—7 ‰, в Рижском заливе при 5—7 ‰, в Финском заливе при 5—9 ‰, в районе Готландской впадины при 7—12 ‰, в районе Борнхольмской впадины при 7,5—18 ‰, в Арконской впадине при 8—18 ‰, в Каттегате при 23—24 ‰.

С о д е р ж а н и е к и с л о р о д а. Летальной концентрацией кислорода для балтийской сельди при солености 5 ‰ и температуре воды 3 °С является 0,3 мл/л, а при температуре воды 10 и 15 °С и той же солености — 1,4 мл/л [112]. Прямыми наблюдениями установлено, что нижней границей распределения балтийской сельди является изооксигена 1—1,5 мл/л. До такой границы балтийская сельдь распространяется обычно в условиях низкой температуры гомогалинного слоя зимой, когда она вынуждена заходить в верхнюю часть гетерогалинного слоя, где температура выше, а содержание кислорода низкое. В худших кислородных условиях встречается обычно сельдь только старших возрастных групп.

О с в е щ е н н о с т ь. В течение онтогенеза реакция балтийской сельди на свет изменяется. Если личинки реагируют на свет положительно [49, 50] и молодь также живет в поверхностных слоях воды, то горизонт дневного обитания балтийской сельди в течение жизни углубляется, а в верхние слои она поднимается только в темное время суток. Однако четко отличить ее реакции на свет и на корм, а также на другие параметры среды сложно. Все же балтийская сельдь при включении прожекторов на борту судна ночью в течение нескольких минут опускается на глубину. Такой же эффект можно иногда видеть у пелагического слоя сельди и при выходе солнца из-за туч днем. У большеглазой сельди восточной части Финского залива установлен порог подводной освещенности, равной 0,4 лк, выше которого она не поднимается [77]. По-видимому, этот порог не относится к нерестовому периоду, когда сельдь заходит в прибрежную зону даже днем.

Т е ч е н и я. Они могут действовать на пелагических рыб косвен-

но (изменяя температуру, содержание кислорода и другие параметры среды) или прямо — механически изменяя местонахождение скопления рыбы.

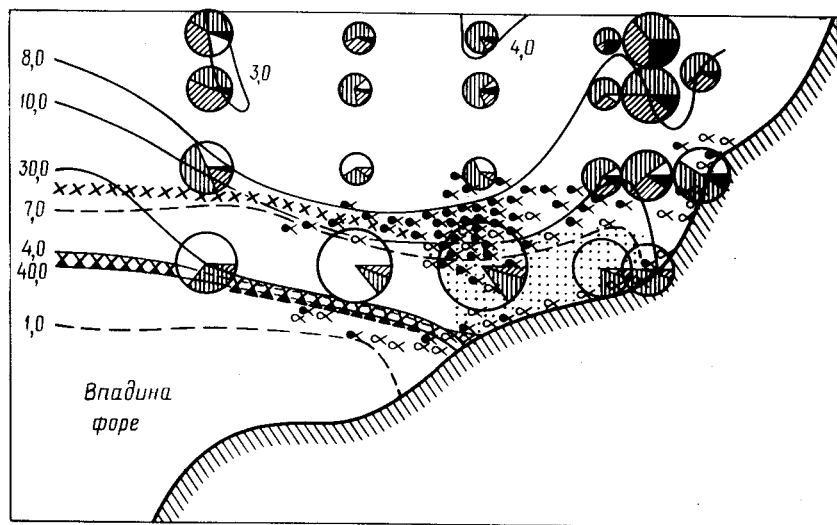
Хотя не исключена возможность прямого воздействия, но вероятнее всего влияние течений носит косвенный характер.

Глубинными течениями создаются в некоторых районах благоприятные условия для выхода биогенов из гетерогалинного слоя в гомогалинный слой, обеспечивающий высокую биологическую продукцию и хорошие кормовые условия. Поверхностные течения, сильно зависящие от направления ветра и конфигурации берега, могут оказывать косвенное влияние на распределение скоплений сельди, так как они вызывают разницу температуры воды [88]. Прямое влияние течений проявляется лучше на распространении личинок и молоди. Однако зафиксированы случаи, когда местонахождение скоплений взрослой сельди под прямым влиянием ветрового течения, а также зимовальных скоплений сельди под влиянием придонного компенсационного течения изменялось [10, 66].

Зависимость распространения от условий нагула и численности популяции. Основным фактором, определяющим в течение нагульного периода не только распространение, но и численность рыб в том или ином районе Балтики, является количество подходящего корма [67, 71, 82, 108 и др.]: Количественные и качественные особенности кормовой базы связаны с абиотическими условиями среды, температурой, концентрацией биогенов [41], соленостью, концентрацией кислорода, интенсивностью солнечной радиации и др., обуславливающими объем, структуру, временные и пространственные характеристики первичной и вторичной продуктивности и распределение кормовых организмов. Состояние кормовой базы зависит также от количества и структуры ее потребителей — численности популяций сельди и других рыб, потребляющих одинаковую с сельдью пищу.

П о с л о й н о е р а с п р е д е л е н и е. Поскольку тепловодный кормовой планктон концентрируется в дневное время в термоклине и выше, то и наибольшие скопления шпрота и молоди сельди приурочены к этим слоям. В связи с использованием сельдью старших возрастных групп более крупных объектов питания крупная сельдь днем распределяется в 5–10-метровом придонном слое на глубине от 40–50 до 80–100 м (в зависимости от района), где находятся основные запасы холодноводного крупного зоопланктона (главным образом псевдокалянуса), нектобентоса и бентоса [71].

Из-за различий в составе пищи распределение весенней и осенней сельдей Рижского залива в нагульный период различно. Если весенняя сельдь Рижского залива переходит на питание организмами, живущими в придонном слое, в основном в двухгодовалом возрасте, то у осенней сельди это наблюдается почти на целый год раньше. Поэтому



- | | |
|--|-------------------------------|
| — Изолинии $P-PO_4$ | xx Залоклин |
| -- Изолинии O_2 мл/л | □ <i>Pseudocalanus</i> |
| xx Термоклин | ▨ <i>Centropages + Temora</i> |
| •• Зона интенсивного смешивания | ▧ <i>Eurytemora + Acartia</i> |
| ○ биомасса зоопланктона
(площадь круга пропорциональна
общей биомассе) | ■ <i>Varia</i> |
| | α Сельдь |
| | • Шпрот |

Рис. 32. Зависимость распределения скоплений сельди от абиотических и биотических условий среды в районе восточного склона Готландской впадины осенью 1968 г. в период нагула [82]

значение осенней сельди в придонном слое Рижского залива обычно выше, чем в пелагическом (см. рис. 31).

Неравномерное распределение. Основной причиной неравномерного распределения рыбы зимой, в период нерестовой миграции и на нерестилищах является различие температурных условий на разных участках. В нагульный период как в пелагическом, так и придонном слоях плотность скоплений тоже неравномерна (рис. 32). Нагуливающиеся в пелагическом слое сельдь и шпрот предпочитают температуру свыше $4^{\circ}C$. Поэтому они обычно не заходят в массовых количествах в холодный промежуточный слой, где температура ниже, и на участки над глубинными районами моря, где термоклин выражен резко. Наилучшие условия нагула (толстый слой воды с благоприятной температурой, высокая численность кормовых организмов, особенно наиболее ценных, как *Pseudocalanus*) они находят в зоне интенсивного смешивания вод теплого поверхностного и холодного промежуточного

слоев, на участке, где на грунт выходит термоклин. Выедая планктон, скопления передвигаются с весны до осени глубже и дальше в море по мере того, как зона смешивания погружается и создает им условия для перехода на новые богатые кормом участки.

Основной причиной неравномерного распределения рыб в период нагула является различная продуктивность участков, обусловленная разной величиной первичной продуктивности и особенностями перехода органического вещества в звеньях и между звеньями пищевой цепи.

Поскольку содержание фосфатов в течение вегетационного периода в верхнем слое моря быстро уменьшается, то считают, что лимитирующим условием для биопродуктивности Балтийского моря является количество фосфатов. В верхний слой Балтийского моря фосфаты поступают в основном из глубинных слоев [164]. Они выходят в слой фотосинтеза в период осенне-зимней конвекции, охватывающей всю поверхность моря. Выход биогенов в слой фотосинтеза происходит также в течение всего периода существования термоклина [82], однако интенсивность этого процесса на разных участках моря различна. Основной выход биогенов наблюдается на таких склонах, где на грунт выходят термоклин или одновременно термоклин и галоклин. Выход значительных количеств биогенов в зоне интенсивного смешивания слоев воды на береговом склоне, а также у банок является причиной повышенной первичной и вторичной продуктивности и концентрации нагуливающих рыбных скоплений на соответствующих участках в течение всего нагульного периода. Интенсивность этого процесса определяется концентрацией фосфатов в гетерогалинном слое, течениями, ветровой деятельностью, рельефом дна и др. [82 и др.]. Этот процесс протекает интенсивнее в районах с неровным грунтом и многочисленными банками, где береговой склон полого опускается ниже глубины залегания галоклина.

Условия нагула сельди в разных районах Балтийского моря. Большое значение в определении величины и структуры первичной продукции и ее изменении во времени и в разных частях Балтийского моря имеют климатические условия, влияние вод Северного моря (соленость) и динамика водных масс. В связи с большой протяженностью моря с юга на север и увеличением влияния континента на условия среды в Балтийском море с юго-запада на северо-восток состав флоры и фауны, величина и характер первичной продукции, параметры перехода органического вещества между звеньями пищевой цепи, продолжительность вегетационного периода, условия нагула и рост балтийской сельди в разных районах моря различны. В результате адвекции с юга на север каттегатских вод под галоклином Балтийского моря, основное количество фосфатов выходит в поверхностный слой в северных районах Балтики, Финском заливе и у восточного склона Готландской впадины [164, 196]. Интенсивный вынос

фосфатов в поверхностный слой наблюдается и на склонах других впадин. Все эти районы богаты планктоном [71—73, 210 и др.], и там встречаются большие скопления пелагических рыб [82, 93, 108, 119, 256, 296 и др.]. Низкопродуктивными являются глубоководные районы западнее и восточнее ö-ва Готланд и район средней части восточного побережья моря [71, 72], а также Ботнический залив [210].

Повышенная биологическая продуктивность наблюдается в устьевых районах крупных рек [25, 71, 72, 74 и др.], куда стоком приносит биогены и необходимые для жизнедеятельности организмов микроэлементы. Это является основой для богатой первичной продукции. Устьевые районы крупных рек являются местом обитания больших рыбных скоплений, особенно молоди.

На основе вышесказанного, а также распределения, миграций и величины уловов сельди в разных районах, в Балтийском море можно выделить два основных района нагула сельди. Один из них находится в Южной Балтике. Уровень запасов сельди здесь высок, но подвержен большим колебаниям. Кроме местных популяций сюда для нагула мигрирует сельдь из более северных районов Шведского побережья [244]. Преимуществом этого района Балтики как нагульного перед более северными и восточными является то, что вегетационный период длиннее, а температура воды зимой и соленость выше. Вследствие прямого и косвенного (через количество и состав корма) влияния этих факторов темп роста сельди в этом районе выше, чем в более северных. Высокая продуктивность в этих районах обеспечивается биогенами, поступающими из Борнхольмской и Гданьской впадин [210].

Другими важными районами нагула, где концентрируется обычно не только сельдь, но и шпрот, являются северо-восточная и северная части открытой Балтики с районом порога Готская Сандэн—Сааремаа, устьем Финского залива, архипелагом Турку и Аландским морем. Можно предполагать, что высокая продуктивность названных районов основывается в первую очередь на выходе большого количества биогенов в фотический слой из Готландской впадины. Менее важные, имеющие значение для местных популяций нагульные участки находятся в Западной Балтике, на береговых склонах Ботнического залива, в районе островов, расположенных в восточной части Финского залива, в центральной части Рижского залива.

З а в и с и м о с т ь р а с п р е д е л е н и я о т ч и с л е н н о с т и п о п у л я ц и й. При сравнении распределения пелагических рыб Балтийского моря в 50—60-е и в конце 70-х годов выявляются значительные различия, касающиеся в первую очередь открытой части Балтийского моря. Если в 50—60-е годы сельдь придерживалась в период нагула и зимовки склонов впадин, а над впадинами встречалась редко и в малом количестве [91], то в конце 70-х годов она встречалась и над впадинами [216 и др.]. Такое различие в распределении сельди может быть

связано со следующими важными событиями, происшедшими в экосистеме Балтийского моря за указанный период: увеличение численности морской сельди в северных районах Балтики; сокращение численности шпрота [186, 216 и др.]; увеличение численности зоопланктона [41 и др.].

Горизонтальные миграции. Миграции балтийских сельдей изучены недостаточно. Мечением исследовались миграции сельди (в основном весенней) в водах Дании, Швеции и ГДР [144, 244 и др.], в водах Финского [295] и Ботнического [244, 250] заливов. О миграциях других популяций заключения можно сделать на основе косвенных доказательств: по стабильности возрастного состава и средней длины в уловах, по типам отолитов и степени зараженности рыб паразитами.

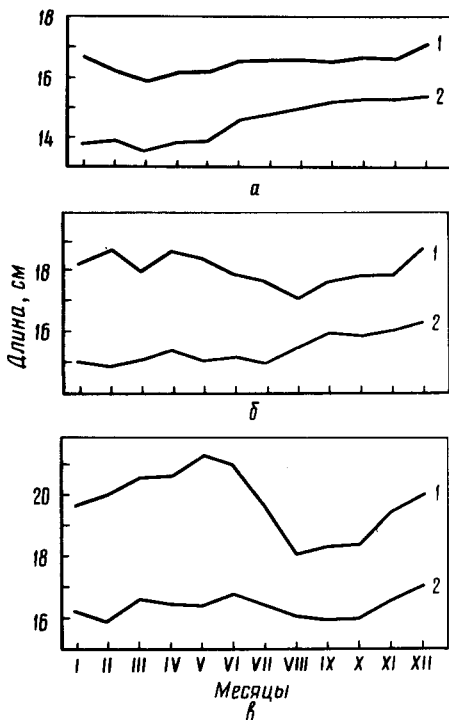
По продолжительности миграции заливная сельдь резко отличается от морской сельди. Как правило, она не выходит из заливов, где обитает, и поэтому перемещения основной массы заливной сельди непродолжительны и ограничиваются миграциями на нерестилища и обратно в район нагула. Большинство заливной сельди зимует поблизости от мест нагула, в более глубоких участках залива. С помощью мечения установлено, что сельдь открытой Балтики, как правило, не заходит в Ботнический залив, а сельдь Ботнического залива не выходит в открытое море [244]. Обмен между популяциями Западного и Восточного побережий Ботнического залива ограничен и наблюдается в основном в мелководном районе Норра Кваркене. Также отсутствует массовая миграция сельди из северной части Ботнического залива в южную и наоборот. Однако более поздние мечения показывают, что в четвертом квартале года смешивание сельдей Восточного и Западного побережий Ботнического залива значительно [250].

Как правило, сельдь Финского залива не выходит из него [295], но в уловах при выходе из Финского залива наблюдались вторичные поимки сельдей; меченных в Аландском море [244] и в районе о-ва Хийумаа. По уменьшению средней длины возрастных групп весенней сельди в промысловых траловых уловах в западной части Финского залива летом (рис. 33) можно предположить, что: определенная часть сельди восточной части Финского залива (с более низким темпом роста) мигрирует после нереста для нагула в западную его часть; часть сельди с более высоким темпом роста выходит после нереста из западной части Финского залива в открытое море; или это явление вызвано обеими указанными причинами. По относительной величине сокращения средней длины разных возрастных групп в западной части Финского залива можно предполагать, что интенсивность миграции сельди ближе к открытому морю с увеличением возраста повышается. Судя по динамике изменения средней длины возрастных групп, к концу осени значение тугорслрой сельди в западной части Финского залива снова сокращается.

Сельди Рижского залива также нерестятся и нагуливаются в заливе.

Рис. 33. Изменение средней длины 5-годовалой (1) и 2-годовалой (2) весенней сельди в промысловых уловах:

а — в восточной части Финского залива; б — в западной части Финского залива; в — в открытой части Северо-Восточной Балтики



Небольшая часть весенней сельди Рижского залива нерестится в районе Вяйнамери (проливы между сушей и островами Сааремаа и Хийумаа) [88]. Отмечено, что после нереста некоторая часть весенней сельди Рижского залива выходит в открытое море, где нагуливается (а может быть, какая-то часть и зимует) западнее Ирбенского пролива [65, 93]. Данные А. К. Наглиса [65] показывают, что значение сельди Рижского залива в открытом море наибольшее в конце лета и начале осени, а к концу года оно снова уменьшается. По-видимому, весенние сельди старших возрастных групп как Финского, так и Рижского залива совершают после нереста нагульную миграцию в сторону открытого моря и частично выходят из залива. А после завершения интенсивного питания большинство из них снова возвращается в родной залив.

По сравнению с заливной сельдью миграции морской сельди значительно длиннее и продолжительнее (рис. 34). В результате обширных мечений установлено, что популяции весенней сельди, обитающие у побережья Швеции, мигрируют после нереста для нагула в южные районы Балтики (район Борнхольма, Ханебухт и Штольпенского желоба) и нагуливаются там с июня—июля до октября—ноября [244]. После этого они мигрируют обратно. Часть из них вторично выловлена на тех самых нерестилищах, где они были помечены. Из сельдей, помеченных у берегов Швеции, только немногие были выловлены в районе восточного побережья моря. Это подтверждает, что обмен особей между районами восточного и западного побережий через центральные глубинные районы моря был во второй половине 50-х годов незначительным. В то же время в районе высокопродуктивного северного склона Северной впадины (от Аландских островов до Финского залива) отмечена



Рис. 34. Районы нерестилищ и нагульных миграций балтийских весенних сельдей: 1 – нерестилища весенней сельди; 2 – нерестилища осенней сельди; 3 – направления миграций [22, 144, 173, 182, 190, 244, 250, 257 и др.]

значительная миграция помеченных в Аландском море сельдей. Часть помеченных в Аландском море сельдей была вторично выловлена и в западной части Ботнического моря.

Интенсивность и пути миграций сельдей, обитающих у берегов Швеции, изменяются по годам [244]. Установлено, что в годы, богатые зоопланктоном, в южные районы Балтики мигрирует меньше сельди, чем в годы, бедные в этом отношении [59]. Эти миграции показывают, что малопродуктивные воды западной части Готландского бассейна [73] не могут обеспечить кормом многочисленные популяции, имеющие благоприятные и обширные нерестилища вдоль Восточного побережья Швеции. Поэтому рыбы в поисках корма мигрируют вдоль берегового склона на юг. Миграциям в восточном направлении препятствуют: малая плотность кормовых организмов, которыми питаются сельди старших возрастных групп, в слоях воды над впадинами; дефицит кислорода в более глубоких слоях впадин; холодный промежуточный слой, куполообразно размещающийся над впадинами [82].

Для выявления распределения и путей миграций популяций, нерестящихся в южных районах Балтики, проводились массовые паразитологические и генетические исследования. По частоте фенотипов мышечных эстераз [30] и частоте встречаемости групп крови [311] установлено, что сельди, нерестящиеся в Вислинском заливе и близлежащих районах моря, нагуливаются в Гданьском заливе и юго-восточных районах Балтики. По отсутствию солонатоводных паразитов и присутствию паразитофауны морского характера установлено, что сельдь Вислинского залива и основная часть сельди, нерестящейся в Гданьском заливе, нагуливается в открытых районах Балтийского моря [18]. По степени зараженности сельди личинками *Anisakis simplex* (этим паразитом рыбы не могут заражаться в Балтийском море) оказалось возможным выявить, что часть сельди, нерестящейся в Поморской бухте, летом нагуливается вне Балтийского моря, а другая часть (незараженная) – в Балтийском море [22 и др.]. Сельдь, зараженная личинками *Anisakis*, нерестится и в западной части Гданьской бухты [299], но на нерестилищах Вислинского залива почти отсутствует [18, 300]. По-



Рис. 35. Ареал обитания рюгенской весенней сельди [144]

сколько особи осенней сельди, обитающие в южных районах Балтики, заражены анисакисом только в отдельных случаях [22], то можно предполагать, что она не выходит из Балтийского моря.

Эксперименты по мечению сельди, проведенные в датских водах, Каттегате, Бельте и на нерестилищах в Грайфсвальдер Боддене у о-ва Рюген [144 и др.], позволили выяснить распределение, нагульные и зимовальные районы обитания рюгенской весенней сельди (рис. 35). Эта хозяйственно важная популяция распространяется в Балтийском море на восток до 16°Е (восточнее о-ва Борнхольм) и на запад до Кюлунгсборна в Мекленбургской бухте (в основном младшая часть популяции). Основная часть старшей и часть младшей сельди этой популяции мигрирует для нагула в Каттегат и Скагеррак. Главным путем миграции служит Эрезунд, где на обратном пути сельдь зимует. Как правило, рюгенская сельдь нерестится только у о-ва Рюген [144]. Популяцию рюгенской сельди можно рассматривать как переходную популяцию между атлантической и балтийской весенними сельдями. Часть своей жизни она проводит в Балтийском море, а часть — в районе Каттегата, где соленость гораздо выше.

ПИТАНИЕ

Первой пищей балтийской сельди после перехода на экзогенное питание являются науплии, а позднее — колеподитные стадии колепод [49, 95 и др.]. С развитием и ростом рацион сельди становится разнообразнее, но до конца первого года жизни сельдь питается в основном зоопланктоном [111, 255]. С возрастом и увеличением длины тела сельди удельный вес планктона в ее пище сокращается, а значение более крупных ракообразных (мизид, амфипод), молоди рыб, бентоса и случайных компонентов пищи повышается. В составе пищи отдельных экологических группировок сельди наблюдаются определенные различия [111]. С возрастом эти различия увеличиваются. Часть фиордовой сельди питается в течение всей жизни, по-видимому, только планктоном, и ее темп роста с возрастом уменьшается [174 и др.]. С другой стороны, в центральной и северной частях открытой Балтики и в западной части Финского залива часть особей весенней сельди рано переходит на хищный образ жизни, питаясь шпротом, колюшкой и др. Эти так называемые гигантские сельди [286 и др.] значительно опережают по темпу роста других особей.

Наиболее постоянным компонентом пищи взрослой балтийской сельди являются колеподы (*Pseudocalanus*, *Limnocalanus*, *Centropages*, *Temora*, *Eurutemora*, *Acartia*). Из кладоцер в большом количестве встречаются *Evadne* и *Podon* летом и *Bosmina* осенью. Зоопланктон играет в пище сельди наиболее существенную роль во время интенсивного нагула — весной и летом (рис. 36). Осенью численность и биомасса зоо-

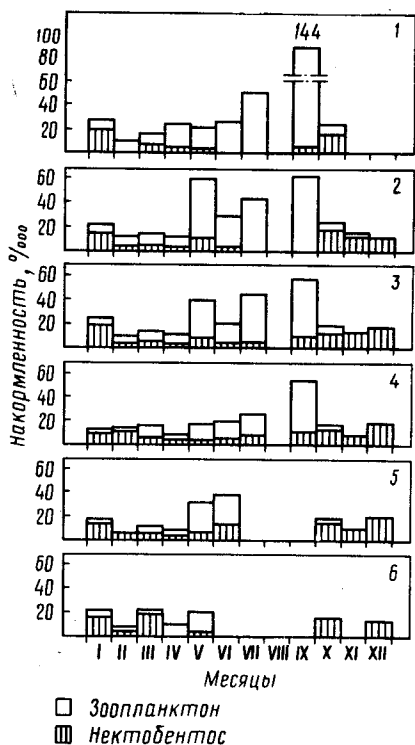


Рис. 36. Состав пищи и накормленность сельди разных размерных групп в восточных районах Балтики в 1971–1974 гг.:

1 – 12,1–14 см; 2 – 14,1–16 см; 3 – 16,1–18 см; 4 – 18,1–20 см; 5 – 20,1–22 см; 6 – больше 22 см [41]

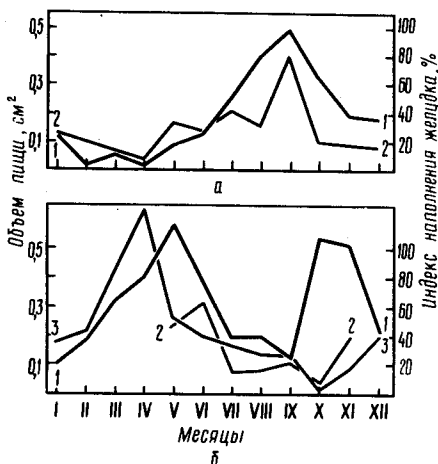


Рис. 37. Сезонная динамика среднего объема пищи, приходящегося на одну сельдь в южных районах Балтики (1) и в районе Борнхольма (3), и индекса наполнения желудка сельди северо-восточных районов Балтики (2):

а – весенняя сельдь; б – осенняя сельдь [111, 193, 255]

планктона сокращаются. В то же время интенсивность питания сельди уменьшается. Со второй половины лета в пище сельди повышается значение мизид (с увеличением их биомассы и перераспределением на более глубокие участки). Значение мизид и амфипод в рационе сельди высокое в течение всей осени и зимы [41, 173, 193, 255 и др.].

Таким образом, в Балтийском море сельдь питается представителями разных комплексов: бореального, реликтового, арктического и пресноводно-солончатого. В Финском, Рижском и Ботническом заливах значение реликтовой фауны в пище сельди больше, чем в открытой Балтике [13, 40, 188].

В зависимости от состава, биомассы и распределения планктона, нектобентоса и бентоса состав пищи сельди может значительно различаться даже в очень близких друг от друга районах. Используя данные многих авторов [13, 40, 67, 111, 188, 193, 255 и др.], мы вывели следующие общие закономерности в характере питания сельди в разных районах Балтийского моря:

в открытом море изменение интенсивности питания сельди в течение года меньше, чем в крупных заливах: зимой сельдь питается в открытом море интенсивнее, а в летний период менее интенсивно, чем в заливах. Это связано с большим сезонным колебанием количества корма и температуры в заливах по сравнению с открытой Балтикой;

значение мизид и амфипод в заливах (особенно в Рижском, Финском и Ботническом), а также в некоторых южных районах Балтики больше, чем в открытой Балтике;

значение и видовой состав личинок рыб в пище сельди, а также периоды, когда они встречаются, в разных частях Балтийского моря различны;

значение и вариабельность случайных компонентов пищи у сельди на прибрежных участках больше, чем в открытом море;

по-видимому, значение кладоцер в пище в северных районах (особенно в крупных заливах) меньше, чем в западной части Балтики.

Сельдь составляет наиболее существенную часть в трофическом комплексе пелагиали Балтийского моря. Распределение сельди и других видов, составляющих этот комплекс, — шпрота, личинок и молоди других рыб, колюшки и морской иглы — в период нагула многослойно, в соответствии с распределением кормовых объектов. При этом нагуливающаяся в разных слоях сельдь относится к разным биологическим и возрастным группам, и она питается в термоклине тепловодным планктоном значительно интенсивнее, чем под термоклином холодноводным планктоном и более крупными ракообразными [40, 71 и др.].

Зимой у всех группировок сельди, а у весенней и в другие сезоны интенсивность питания зависит от температуры в слое основного обитания скоплений [53, 255 и др.]. В соответствии с зимним перепадом температуры интенсивность питания сельди в западной и южной частях Балтийского моря уменьшается [193, 255], а в более северных районах питание сельди прекращается. При этом длительность периода голодания зависит от суровости зимы и продолжается, например, у сельди восточной части Финского залива от второй половины октября до середины мая [13].

Кроме температуры и количества корма на питание сельди оказывает влияние половой цикл. Интенсивность питания резко сокращается при достижении гонадами III стадии зрелости, и в нерестовый период сельдь практически не питается. Интенсивно эти рыбы питаются после нереста, в период восстановления и быстрого развития гонад. В резуль-

тате комплексного влияния внутренних и внешних факторов интенсивность питания весенней и осенней сельдей в разное время различна (рис. 37).

В связи с тем что весенняя заливная сельдь нерестится в июне—июле и быстрое развитие ее гонад происходит весной (особенно у младших возрастных групп), то в отличие от морской весной до нереста наблюдается период интенсивного питания.

В зависимости от количества корма в местах нагула количество потребляемого корма и упитанность сельди в разные годы различны [193, 255]. При нынешней возрастной структуре балтийской сельди большинство потребляемого сельдью корма падает на младшие возрастные группы (в восточной части моря больше 50% съеденного корма падает на годовиков и двухгодовиков [40]). В связи с тем что с возрастом питание сельдей становится все более высококалорийным (мизиды, амфиподы и т. д.), ее относительный рацион в течение жизни уменьшается. Например, у двухгодовиков относительный: годовой рацион в 12 раз превышает массу тела рыбы, а у семигодовиков — только в 7 раз [40].

Питание сельди селективное, она выбирает более крупные пищевые объекты. Кроме величины важна и плотность распределения кормовых организмов в слое воды. В течение суток у сельди насчитывается 2—3 периода максимального наполнения желудка [13 и др.].

Из-за высокой численности сельдь является основным потребителем планктонных рачков и нектобентоса в Балтийском море.

Конкурентами в питании взрослой сельди являются шпрот [40, 222, 255], молодь трески, речная и морская камбалы [118, 125], бельдюга, четырехрогий бычок [132], бычок-керчак, пинагор и другие виды, численность которых относительно низкая. Кроме указанных видов в Рижском и Финском заливах одинаковую пищу с сельдью потребляет корюшка [123]. Основной ареал нагула молоди сельди находится в термоклине и выше, преимущественно в пелагиали. Ее главным пищевым конкурентом является шпрот [40 и др.]. С молодькой сельди частично одинаковую пищу употребляют колюшка, малые бычки [115 и др.]. Из-за резких колебаний численности шпрота пищевые взаимоотношения между ним и молодькой сельди непостоянны. Основные нагульные ареалы шпрота и сельди перекрываются только частично: шпрот обитает в период нагула дальше от берега и в более холодных водах.

Учитывая динамику численности вышеуказанных видов в разных районах, можно сделать вывод, что пищевые взаимоотношения сельди с другими видами по периодам и районам Балтийского моря значительно варьируют.

В соответствии с динамикой питания, уровнем обменных процессов и половым циклом масса, длина и соотношение массы и длины сельдей претерпевают в онтогенезе в течение года, а также в многолетнем аспекте значительные изменения, динамика которых у отдельных популяций может совпадать в большей или меньшей степени.

Динамика коэффициента Фультона. У неполовозрелой сельди этот коэффициент летом выше, а зимой понижается. У половозрелой сельди он зависит от полового цикла — повышается перед нерестом, чтобы с выметом половых продуктов упасть до минимального.

В зависимости от времени нереста и условий питания сезонная динамика коэффициента Фультона разных популяций сельди различна. В этом отношении больше всего между собой различаются весенние и осенние сельди (рис. 38).

Величину коэффициента Фультона сельди связывают с факторами, прямо или косвенно определяющими количество корма или условия нагула сельди — биомассой планктона в предыдущий период нагула, температурой предыдущей зимы, концентрацией фосфатов в воде [301] или динамикой водных масс, определяющей интенсивность выноса биогенов [191]. Однако ввиду возрастных и сезонных колебаний в качестве индекса упитанности в разные годы названный коэффициент может быть применен только при материале, одинаковом в возрастном и сезонном отношении.

Межгодовые колебания коэффициента Фультона у сельдей, обитающих в разных районах Балтийского моря, значительно различаются (рис. 39). Однако, чем ближе районы обитания, тем меньше эти различия.

Сезонная динамика массы тела. Разные популяции балтийской сельди имеют разную сезонную динамику массы тела (рис. 40, 41).

В связи с резким сокращением питания или голоданием сельди зимой ее жизнедеятельность в этот период происходит за счет накопленных в теле энергетических ресурсов. Поэтому зимой масса тела балтийской сельди может уменьшаться. Увеличение массы тела начинается после начала интенсивного питания в северо-восточных районах Балтики в мае—июне (у младшей сельди раньше, чем у старшей). Колебание массы половозрелой сельди зависит от полового цикла. У весенней сельди в связи с выметом половых продуктов в мае—июне минимальная масса наблюдается летом. Характерно это проявляется у популяций открытого моря и западной части Финского залива, где темп роста и индивидуальная плодовитость особей выше и, следовательно, выше общая масса выметываемых половых продуктов, особенно у старших возрастных групп. У весенней сельди Рижского залива и восточной части Финского залива из-за низкой индивидуальной плодот-

Рис. 38. Сезонная динамика коэффициента Фультона у четырехгодовиков:

а – весенней сельди: 1 – Рижского залива; 2 – восточной части Финского залива; 3 – района о-ва Хийумаа; 4 – западной части Финского залива; *б* – осенней сельди: 1 – Рижского залива; 2 – Финского залива

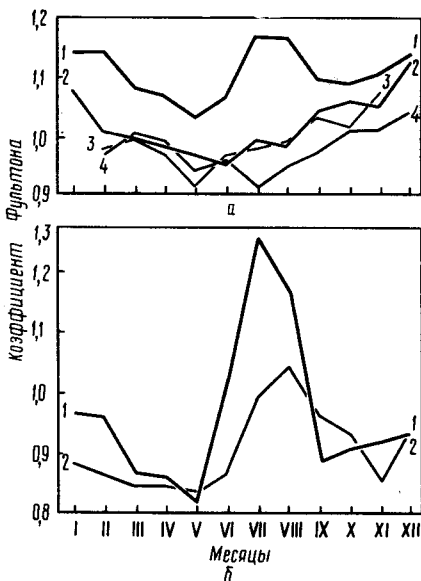
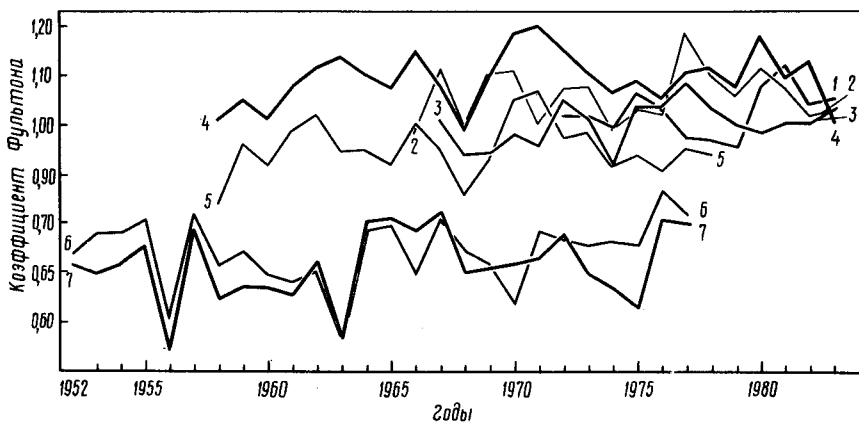


Рис. 39. Многолетняя динамика коэффициента Фультона двух- и трехгодовиков весенних сельдей северо-восточных районов Балтики в октябре–декабре:

1 – открытой части северо-восточных районов Балтики; 2 – восточной части Финского залива; 3 – западной части Финского залива; 4 – Рижского залива; 5 – Рижского залива (осенние сельди), южных районов Балтики (весенние сельди) (среднегодовые данные по абсолютной длине) [29, 301]; 6 – район о-ва Борнхольм; 7 – район Гданьской бухты



витости общая масса выметываемых половых продуктов низкая. У этих популяций половые продукты частично развиваются и созревают за счет ресурсов, накопленных интенсивным питанием непосредственно перед нерестом весной. Значительное увеличение массы тела в связи с развитием половых желез происходит у них только к нересту. А сразу после нереста особи этих популяций усиленно питаются и быстрыми темпами восстанавливают потерянные ресурсы, поскольку они адап-

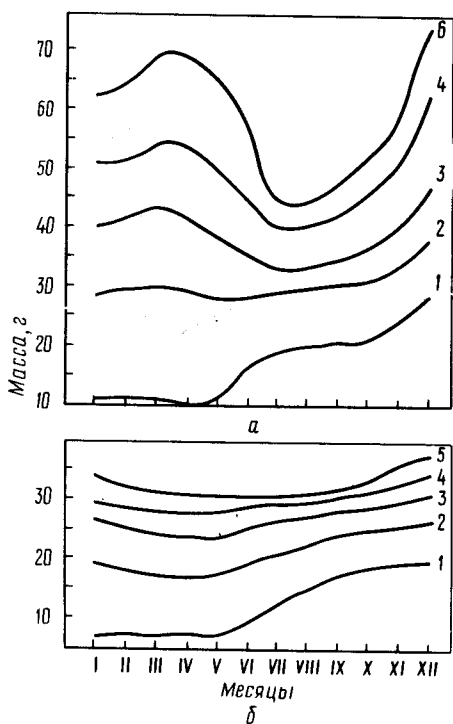


Рис. 40. Сезонная динамика средней массы весенних сельдей открытой части Северо-Восточной Балтики (а) и восточной части Финского залива (б) в 1972–1982 гг. Цифрами показаны соответствующие возрастные группы

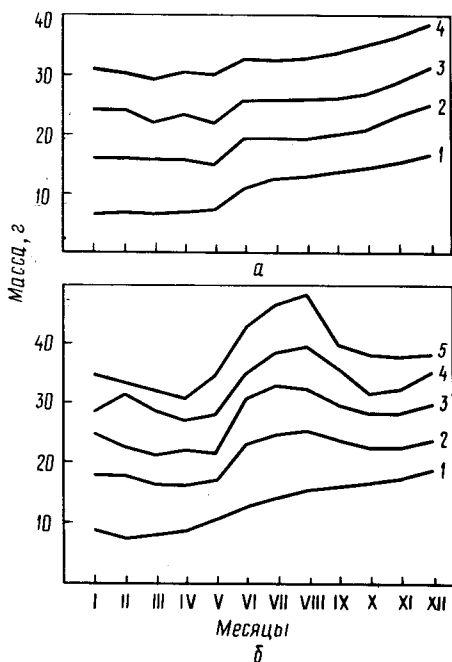


Рис. 41. Сезонная динамика средней массы весенних (а) и осенних (б) сельдей Рижского залива в 1958–1980 гг. Цифрами показаны соответствующие возрастные группы

тированы к использованию богатой продукции заливов в течение ограниченного времени, до зимнего похолодания. Поэтому у этих весенних сельдей резкого и длительного уменьшения массы тела после нереста не обнаружено.

У половозрелой осенней сельди динамика изменения массы тела по сезонам отличается от таковой весенней сельди. С началом интенсивного питания у осенней сельди северо-восточных районов Балтики с мая наблюдается увеличение массы тела, вызванное в основном развитием гонад. Этот процесс длится до августа. В сентябре–октябре в связи с выметом половых продуктов масса осенней сельди сокращается. Поскольку условия питания поздней осенью и зимой значительно хуже (численность и биомасса кормовых организмов, а также температура в слое обитания рыбы ниже, особенно в заливах), то восста-

новление потерянной выметом половых продуктов массы требует у осенней сельди заметно больше времени, чем у весенней. Поэтому масса тела отнерестившихся особей осенней сельди остается на низком уровне до начала интенсивного питания в мае следующего года.

Многолетняя динамика длины и массы тела. Балтийские сельди характеризуются большой вариабельностью роста как отдельных особей разных популяций, так и одной популяции в разные периоды. Динамика средних длины и массы популяций как морской, так и заливной сельдей носит циклический характер. При этом изменения длины и массы особей одной возрастной группы определенной популяции, как правило, однонаправленные. Изменения массы возрастных групп совпадают по направлению с изменениями коэффициента Фультона со сдвигом на год. Однако у годовиков изменения массы и коэффициента Фультона однонаправленные. Подобно динамике коэффициента Фультона динамика темпа роста возрастных групп отдельных популяций более близка у тех популяций, ареалы которых расположены ближе или которые нагуливаются в одном районе. У популяций, которые нагуливаются в далеко расположенных друг от друга районах, динамика темпа роста соответствующих возрастных групп может быть разной (рис. 42, 43).

Темп роста осенней сельди Борнхольмского бассейна в период с 1939 по 1945 г. возрастал [260]. Но с начала 50-х до начала 70-х годов темп роста этой популяции ясного тренда не обнаруживал, хотя в нем наблюдались большие колебания (см. рис. 42). Темп роста младших возрастных групп морской сельди о-ва Сааремаа и весенней сельди западной части Финского залива (в меньшей степени) имеет явный тренд к повышению начиная с конца 40-х годов до настоящего вре-

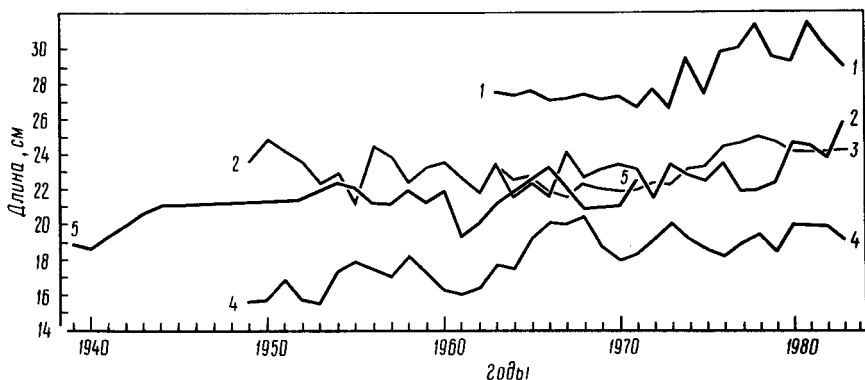


Рис. 42. Многолетняя динамика средней длины двухгодовиков осенней сельди Борнхольмского бассейна (5) [260], а также возрастных групп трех- и семигодовиков весенней сельди района о-ва Сааремаа (соответственно 4 и 2) и трех и семигодовиков рюгенской весенней сельди (соответственно 3 и 1) [279]

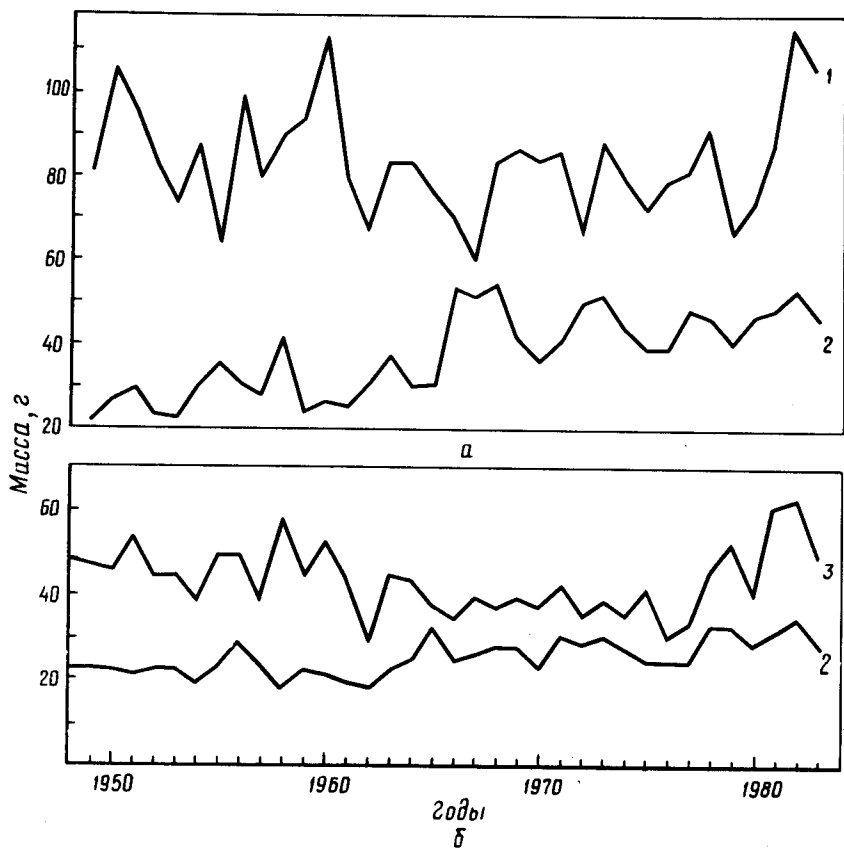


Рис. 43. Многолетняя динамика средней массы весенних сельдей на нерестилищах: а – у Южного побережья о-ва Сааремаа; б – в центральной части Финского залива; 1 – семигодовики; 2 – трехгодовики; 3 – шестигодовики

мени. Однако у старших возрастных групп подобная тенденция отсутствует (см. рис. 42, 43), а наблюдается скачок с конца 40-х до начала 60-х годов и с конца 70-х и начала 80-х годов до настоящего времени. Но в 60-е годы их средняя масса оказалась низкой, особенно в 1961–1967 гг. В отличие от популяций Северо-Восточной Балтики, у рюгенской весенней сельди средняя длина не только младших, но и старших возрастных групп значительно увеличилась. Но такая тенденция обнаруживалась только с первой половины 70-х годов. Резкое увеличение средних длины и массы отмечено со второй половины 70-х годов и у всех возрастных групп весенней сельди западной и восточной частей Финского залива. По сравнению с рассмотренными популяциями дина-

мика средней длины и массы популяций весенней и осенней сельдей Рижского залива совершенно иная. У этих популяций максимальные значения средней длины и массы наблюдались в первую половину 70-х годов (рис. 44, 45).

Математическое описание роста. Проблемы роста рыб с целью его моделирования занимают многие специалисты. Наиболее удовлетворительно рост описывается уравнением Бергаланфи [15], хотя при моделировании роста рыб по этому уравнению выявлены некоторые недостатки. Например, неудовлетворительно отражается рост старших возрастных групп и др. [15, 248 и др.].

Результаты определения параметров роста популяций балтийской сельди по уравнению Бергаланфи [279, 293, 298] (табл. 32, 33) позволяют сделать следующие выводы:

у морских популяций асимптотические длина и масса выше, чем у заливных или прибрежных, обитающих в близлежащих районах;

в Балтийском море у морских популяций асимптотическая длина меньше у тех рыб, которые обитают в более северных районах, где условия среды для морских бореальных организмов постепенно ухудшаются;

константа K , указывающая на скорость достижения асимптоты, у морских популяций ниже, чем у заливных и популяций южных и западных районов Балтики.

При удовлетворительном совпадении с фактическими данными роста величин асимптотических длины и массы особей конкретных

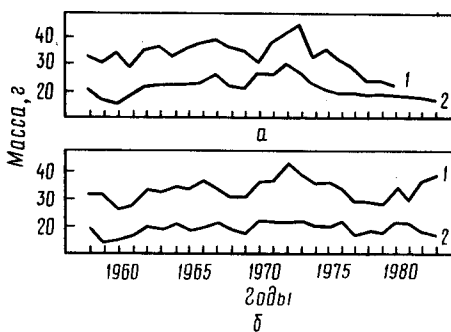
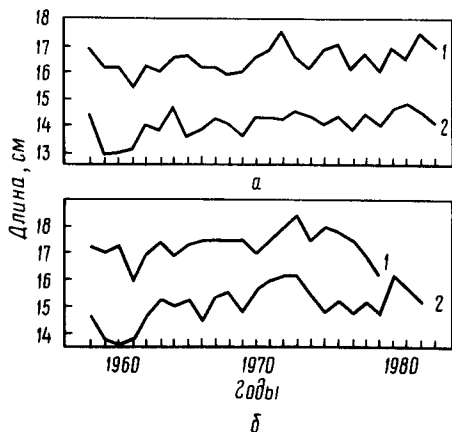


Рис. 44. Многолетняя динамика средней длины весенней (а) и осенней (б) сельдей Рижского залива:

1 – четырехгодовики; 2 – двухгодовики

Рис. 45. Многолетняя динамика средней массы осенней (а) и весенней (б) сельдей Рижского залива:

1 – четырехгодовики; 2 – двухгодовики

Т а б л и ц а 32. Параметры изменения длины у балтийских сельдей

Район	Весенняя сельдь				Осенняя сельдь			
	L_{∞}	K	Период, годы	Возраст группы, годы	L_{∞}	K	Период, годы	Возраст группы, годы
Ботнический залив	20,6–23,6	0,20–0,32	1970–1975					
Ботническое море	20,0–20,6	0,24–0,31	1970–1975					
Аландское море	20,6–21,6	0,21–0,24	1970–1975					
Восточная часть Финского залива	18,0	0,37	1965–1979	1–12	17,9	0,45	1965–1978	1–9
Западная часть Финского залива	19,7	0,34	1965–1979	1–12	20,4	0,26	1965–1978	1–12
Рижский залив	21,6	0,21	1958–1980	1–10	21,8	0,22	1958–1980	1–10
О-в Хийумаа	24,8	0,18	1972–1980	2–10	22,1	0,27	1972–1980	2–9
О-в Сааремаа	26,9	0,22	1949–1979	2–11				
Гданьская бухта	25,2	0,54						
Рюген	30,8	0,33	1973–1983	2–6	28,1	0,37	1963–1965	2–8
Аркона	30,3	0,43						

Т а б л и ц а 33. Параметры изменения массы у балтийских сельдей

Район	Весенняя сельдь				Осенняя сельдь			
	L_{∞}	K	Период, годы	Возраст группы, годы	L_{∞}	K	Период, годы	Возраст группы, годы
Восточная часть Финского залива	35,1	0,45	1966–1979	1–9	37,0	0,45	1966–1979	1–8
Западная часть Финского залива	52,5	0,33	1966–1979	1–12	43,0	0,33	1966–1979	1–8
Рижский залив	65,4	0,24	1958–1980	1–10	85,0	0,17	1958–1980	1–13
О-в Хийумаа	140,1	0,13	1972–1980	2–10	164,7	0,06	1972–1980	2–6
О-в Сааремаа	141,0	0,22	1949–1980	2–12				
Гданьская бухта	104,5	0,54						
Аркона	223,5	0,43						

Т а б л и ц а 34. Средняя масса весенней сельди на нерестилищах в районе пролива Вьянамери о-в Хийумаа по возрастным группам (годы) и ее асимптотическая масса (W_{∞})

Период, годы	Возраст группы									
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	W_{∞}
1948–1950	16,3	25,1	38,1	53,9	65,7	80,5	99,1	123,7	143,8	836,8
1951–1955	15,9	27,5	39,0	52,6	65,1	67,4	96,3	102,1	112,8	169,4
1956–1960	16,3	27,1	43,8	56,9	71,7	88,3	95,7	121,7	148,5	388,8
1961–1965	19,1	30,3	39,1	48,6	55,5	74,4	78,6	88,8	101,1	163,7
1966–1970	26,2	39,0	48,7	55,4	60,9	67,9	78,5	83,3	96,4	119,6
1971–1975	29,0	38,6	50,1	61,6	68,4	71,8	76,4	93,9	100,8	145,0
1976–1980	27,5	42,0	55,0	64,7	69,7	71,9	88,5	93,2	120,5	159,2
1981–1983	25,0	47,0	63,3	73,2	87,9	92,1	96,6	100,6	107,9	112,1
1948–1983	22,3	34,4	46,7	57,8	67,2	81,2	87,3	101,1	110,2	168,8

популяций, вычисленных по уравнению Бергаланфи на многолетнем материале, обращает на себя внимание значительное колебание асимптотических длины и особенно массы, вычисленных для конкретных популяций по отдельным периодам (табл. 34). Это явление связано с разнонаправленными изменениями массы и длины тела особей разных возрастных групп той же популяции. В периоды, когда масса и длина старшей сельди низкие, асимптотические длина и масса особей популяции, вычисленные по формуле Бергаланфи, небольшие. В периоды высоких массы и длины сельди старших возрастных групп, особенно если масса и длина младшей сельди низки, асимптотические масса и длина могут быть высокими, значительно превосходя измеренные предельные значения.

Разнонаправленные изменения средних массы и длины у младшей и старшей возрастных групп сельдей следует считать реальностью, вызванной закономерным изменением места обитания и состава пищи основной массы балтийских сельдей в течение ее жизни. Это встречается у всех популяций, хотя конкретное проявление данной закономерности у разных популяций и даже у разных особей одной и той же популяции варьирует.

С возрастом сельдь может продолжать питаться тепловодным или холодноводным планктоном, однако основная масса рыб переходит на питание бентосом или даже хищничает, т. е. может перейти с ранга консумента второго порядка на ранг консумента третьего или даже четвертого порядка. Одновременно эти рыбы в нагульный период меняют место обитания — переходят из теплого поверхностного слоя в более холодный придонный слой. В итоге положение основной массы балтийской сельди в экосистеме в течение жизни значительно изменяется.

Несопряженность условий среды и различный видовой состав организмов в пелагической и придонной системах вызывают в них различную динамику численности и структуры кормовых объектов сельди. При этом численность и структура потребителей (сельди), а также их популяционные параметры (например, возраст полового созревания) постоянно изменяются. В результате этого темп роста младших и старших возрастных групп одной и той же популяции может в разные периоды изменяться разнонаправленно. Это вызывает дополнительные трудности в формализации роста балтийских сельдей по формуле Бергаланфи.

Соотношение массы и длины тела сельди. Многие специалисты считают, что массу рыбы можно считать пропорциональной третьей степени длины тела или, во всяком случае, близкой к этой величине (в уравнении $W = q_1 l^b$ обычно $b = 2,7 \div 3,3$). Поэтому нередко данное соотношение выражают в виде простого кубического уравнения $W = ql^3$. По нашим расчетам, соотношение массы и длины тела особей попу-

лящий сельди восточного побережья Балтийского моря близко к кубическому ($b = 2,9 \div 3,2$). Исследование вероятности различия между фактическими значениями отношения массы к кубу длины отдельных размерных групп и вычисленными по вышеприведенным формулам соответствующими теоретическими значениями показало отсутствие существенной разницы между этими рядами величин во всех популяциях Северо-Восточной Балтики (нулевая гипотеза на уровне 0,05 не отвергалась).

Ход изменения соотношения массы и куба длины по размерным группам сложный и варьирует по популяциям. В исследованных популяциях наблюдается тенденция к его повышению с увеличением длины рыбы.

Т а б л и ц а 35. Коэффициенты корреляции среднегодовых приростов массы тела рыб разных возрастных групп весенней сельди Рижского залива и открытой части Северо-Восточной Балтики с факторами среды [39, 41].

Показатель	Возрастные группы, годы				
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6
<i>Рижский залив (данные 1960-1976 гг.)</i>					
Численность кормового зоопланктона (средняя за май, август, октябрь) в слое 0-40 м, экз./м ³	0,53*	0,79*	0,38	-0,29	
Температура воды (°C) (средняя за май, август, октябрь) в слое, м					
10-30	-0,39	-0,21	-0,19	-0,33	
30-40	-0,12	-0,08	-0,05	-0,37	
Суммарная численность возрастных групп 1-й и 2-й весенней и осенней сельдей	-0,07	-0,05	-0,06	0,43	
Суммарная численность всех возрастных групп весенней и осенней сельдей	0,06	0,12	0,03	0,21	
Суммарная биомасса всех возрастных групп весенней и осенней сельдей	-0,01	0,06	0,00	0,33	
<i>Северо-Восточная Балтика (данные 1961-1978 гг.)</i>					
Биомасса рачкового планктона (средняя за февраль, май, август, октябрь) в слое, м					
0-50		0,81*	0,69*	-0,38	-0,37
50-100		0,92*	0,78*	0,17	-0,04
Температура воды (средняя за май, август, октябрь) в слое 50-80 м, °C					
60-е годы			0,03	0,57	
70-е годы	0,18		-0,66	-0,74*	

* $P < 0,05$.

Факторы, определяющие рост балтийских сельдей. Одной из важнейших причин колебания темпа роста особей определенной популяции сельди является обеспеченность кормом [41, 93 и др.]. Из исследованных связей величины прироста сельдей, обитающих в Рижском заливе и в северо-восточных районах Балтики, с условиями откорма (численность кормового зоопланктона, температура воды в слоях обитания сельди, численность популяции сельди) достоверные положительные корреляции были найдены только между приростами массы тела младших возрастных групп сельди и биомассой кормового зоопланктона (табл. 35). Между приростом старшей сельди и биомассой зоопланктона достоверной корреляции не наблюдается, поскольку старшая сельдь питается не только планктоном, но и нектобентосом.

Обеспеченность кормом зависит от величины и структуры биологической продукции, а также от интенсивности потребления корма (количества потребителей). Продукция кормовых организмов сельди зависит от уровня первичной продукции, определяемого условиями обогащения фотического слоя Балтийского моря биогенами, в первую очередь, фосфатами.

В последние десятилетия количество биогенов в Балтийском море увеличивается. Например, количество фосфора ежегодно увеличивается на 26 тыс. т [229], что составляет 6–8% общего запаса фосфора в Балтийском море. При этом больше 30 тыс. т фосфора в год попадает в Балтийское море с бытовыми сточными водами. В разных частях моря количество поступающего со сточными водами фосфора и его концентрация неодинаковы.

В глубинных слоях впадин центральных и северных районов Балтики (впадины Готланд, Ландсорт, Карлсе и Норрчепинг) увеличение концентрации фосфора наблюдается с 50-х годов [229 и др.]. В 50-е годы началось также увеличение средней массы младшей сельди в восточной части Центральной Балтики. Явное увеличение содержания фосфора в поверхностном слое, где он может быть использован для первичной продукции, зафиксировано начиная со второй половины 60-х годов [226] (рис. 46). Это явление наблюдается в обширных районах Балтийского моря и вызывает значительное увеличение биомассы рачкового планктона (в северо-восточных районах Балтики со 100 мг/м^3 в 1960–1970 гг. до 196 мг/м^3 в 1971–1978 гг.), в том числе кормовых организмов сельди – псевдокалянуса, теморы, акарции, босмины и др. [41], что ведет к увеличению темпа роста младших возрастных групп сельди. Коэффициент корреляции между концентрацией фосфатов в слое 0–20 м зимой в северных районах Балтики и приростами трехгодовиков весенней сельди о-ва Хийумаа был в рассмотренный период высок – 0,75 ($P < 0,01$), а с приростами годовиков сельди соседнего района – западной части Финского залива – равен 0,60 ($P < 0,01$).

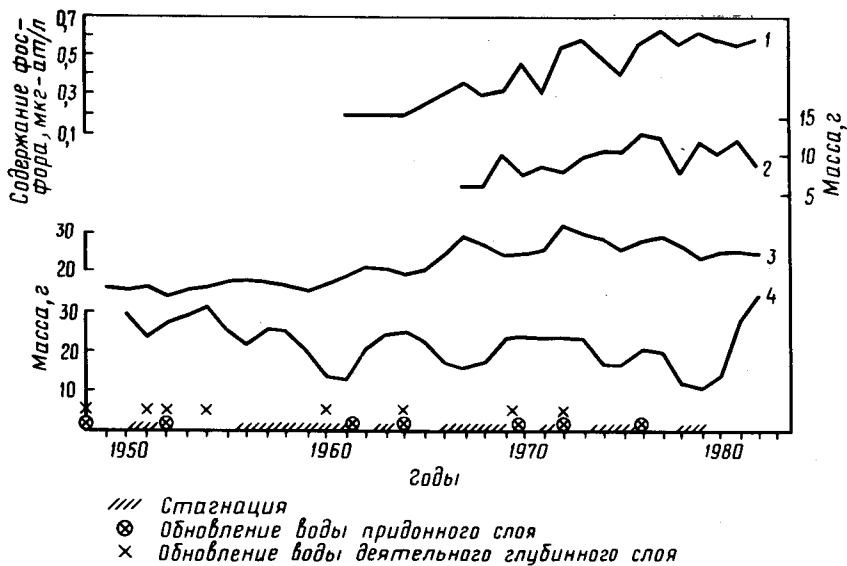


Рис. 46. Изменение концентрации фосфора (1) в слое 0–20 м в северных районах Балтики, темпа прироста массы весенней сельди в возрасте от года до двух лет, обитающей в западной части Финского залива (2), и весенних сельдей в возрасте двух лет (3) и от 4 до 6 лет (4), обитающих в районе о-ва Хийумаа

В отличие от младших у старших возрастных групп сельдей центральных и северных районов Балтики, которые обитают в более глубоких слоях ареала и питаются тамошним планктоном, бентосом и нектобентосом, условия нагула с конца 40-х по конец 70-х годов постепенно ухудшились. Тренд изменения величины прироста массы тела четырех-шестигодовиков и старших сельдей противоположен тенденции изменения массы тела младшей сельди (см. рис. 46). По всей вероятности, уменьшение прироста массы тела старшей сельди может быть вызвано ухудшением кормовых условий из-за уменьшения концентрации кислорода в глубинных слоях моря, особенно в периоды стагнации [196–198].

Можно предполагать, что ухудшению кислородных условий в придонных слоях содействовало увеличение биологической продуктивности Балтийского моря в последние 10–15 лет. Значительное повышение потребления кислорода в придонных слоях вызвано окислением большого количества органических веществ, выпавших в составе мертвых организмов в глубокие горизонты. Вследствие этого концентрация кислорода в глубинных слоях воды, поступившей из Каттегата, уменьшается в последнее время быстрее, чем раньше [195]. Возникает сероводород, и расширяется анаэробная зона. Это приводит к сокращению ареала и биомассы бентических и нектобентических животных.

В течение 60-х и первой половины 70-х годов нижняя граница распространения макрофауны в Балтийском море постепенно поднималась [211]. Сокращение прироста старшей сельди ясно проявляется в годы стагнации или после стагнации. Характерно, что в годы плохого прироста старшей сельди наблюдается хороший темп роста у младшей сельди. Причиной этого может быть переход части кормовых организмов из более глубокой зоны обитания в менее глубокую, где обитает младшая сельдь. После притоков воды из Каттегата рост старшей сельди ускоряется, так как условия питания улучшаются вследствие повышения биологической продуктивности после выноса из глубин биогенных солей и расширения ареала кормовых организмов старшей сельди ввиду повышения концентрации кислорода в глубинных слоях.

В начале 80-х годов прирост сельди старших возрастов в северных и центральных районах Балтики значительно увеличился. Это связывают с повышением содержания кислорода в глубинных слоях, что, вероятно, вызвало расширение ареала и численности кормовых организмов старшей сельди.

Явления изменения темпа роста сельди необходимо анализировать по популяциям, учитывая условия их нагула. Динамика темпа роста популяций, нагуливающих в разных районах, естественно, не совпадает. Она различна у популяций, обитающих в разных заливах, у заливных и морских сельдей, а также у разных популяций морских сельдей. В отличие от сельдей, обитающих в северных и центральных районах Балтики, у рюгенской весенней сельди в 70-е годы темп роста увеличился не только у младших, но и у старших возрастных групп. Причина такого различия кроется, очевидно, в том, что рост нагуливающейся в Каттегате старшей рюгенской сельди не лимитируется факторами, действовавшими на рост старшей сельди, обитающей в центральных и северных районах Балтики.

Анализ зависимости прироста сельдей Рижского залива от изменения численности и биомассы сельди в этом заливе (по сравнению с сельдью биомасса шпрота в Рижском заливе ничтожна) показал, что между упомянутыми величинами достоверная корреляция отсутствует. Однако вполне возможно, что улучшение условий нагула определенных популяций (в частности, популяций морской сельди) и повышение темпа их роста связано не только с эвтрофикацией Балтийского моря, но и с сокращением численности пелагических рыб вслед за значительным уменьшением запасов шпрота, а также некоторым понижением запасов определенных популяций сельди во второй половине 70-х и начале 80-х годов. О. Рехлин считает, что увеличение темпа роста рюгенской весенней сельди в 70-е годы вызвано улучшением условий нагула в связи с сокращением численности этой популяции [278].

Зависимость условий нагула, упитанности и прироста сельди от температуры исследовалась многими авторами [13, 53, 67, 93, 255,

301 и др.]. Установлено, что при температурах ниже 2 °С сельдь не питается и поэтому в северных районах Балтики в зимнее время период ее голодания длится долго [13, 67]; это ведет к понижению темпа роста. После суровой зимы упитанность сельди низкая [301].

Корреляционный анализ прироста массы возрастных групп сельди Рижского залива и Северо-Восточной Балтики и температуры в нагульный период (май, август, октябрь) в слоях обитания сельди не показал достоверной зависимости этих показателей у младшей сельди. Зато выявились существенные отрицательные корреляции между приростом старшей сельди и температурой в придонном слое (см. табл. 35). По-видимому, это связано с косвенным влиянием температуры на прирост через обеспеченность пищей. Старшая сельдь питается преимущественно холодноводным планктоном и нектобентосом. Численность холодноводного комплекса зоопланктона и нектобентоса находится в прямой зависимости от суровости зимних условий, когда происходит формирование численности их поколений [73]. Поэтому после холодных зим количество корма для старшей сельди, вероятно, больше, чем после теплых.

Вышеизложенное позволяет предполагать, что температура имеет прямое влияние на рост сельди в основном в районе границы температурного пессимума для соответственной популяции зимой. Обычные колебания температуры в пределах оптимума влияют на относительно эвритермную балтийскую сельдь главным образом через изменение количества доступного корма.

Л. А. Раннак считает, что связанное с температурным режимом сокращение длительности вегетационного периода в Балтийском море в восточном и северном направлениях является наиболее существенной причиной уменьшения темпа роста сельди в тех же направлениях [93]. По-видимому, кроме условий нагула и длительности вегетационного периода на характер и темп роста сельди оказывают влияние и другие факторы среды. Из них, вероятно, наиболее существенное значение для сельди как представителя морской фауны имеет соленость.

ПЛОДОВИТОСТЬ

Для балтийских сельдей, так же как и для атлантических и тихоокеанских, характерны низкая индивидуальная плодовитость и увеличение плодовитости с повышением массы и длины рыбы [90, 202, 208 и др.].

Плодовитость сельдей зависит от условий нагула, их упитанности и жирности [3, 76, 90 и др.].

Индивидуальная абсолютная плодовитость. Установлено, что плодовитость рыб тесно связана с массой их тела и описывается линейным уравнением $F = a + bW$, где F — плодовитость; W — масса [94, 208 и

Т а б л и ц а 36. Константы регрессии плодовитости (F) на длину (l_g), по Смитту, и соответствующие коэффициенты корреляции (r) весенней и осенней сельдей разных районов

Район	$\log a$	b	r
<i>Весенняя сельдь</i>			
Ботнический залив	0,271	3,281	0,776
восточная часть Финского залива	-0,204	3,660	0,644
западная часть Финского залива	0,221	3,299	0,744
Рижский залив	-0,147	3,673	0,789
о-в Хийумаа	0,390	3,169	0,788
о-в Сааремаа	-0,408	3,778	0,807
<i>Осенняя сельдь</i>			
Финский залив	-0,54	4,066	0,808
Рижский залив	-1,14	4,568	0,893
о-в Хийумаа	-0,25	3,826	0,797
о-в Сааремаа	-1,19	4,581	0,847

П р и м е ч а н и е. Уравнение регрессии плодовитости на длину тела: $\log F = \log a + b \log l_g$.

Т а б л и ц а 37. Константы регрессии плодовитости (F) на общую массу (W) тела и соответствующие коэффициенты корреляции (r) весенней и осенней сельдей разных районов

Район	a	b	r
<i>Весенняя сельдь</i>			
Ботнический залив	1378	440	0,809
восточная часть Финского залива	-773	501	0,705
западная часть Финского залива	-1357	505	0,818
Рижский залив	-2341	595	0,864
о-в Хийумаа	2845	413	0,793
о-в Сааремаа	-1168	473	0,838
Гданьский залив	2421	391	
Средняя Балтика (севернее о-ва Эланд)	-6900	588	
Западная Балтика	-25000	652	
Северное море (Клайд)	-9937	283	
Норвежская сельдь	10551	240	
<i>Осенняя сельдь</i>			
Финский залив	-9220	845	0,856
Рижский залив	-7620	847	0,810
о-в Хийумаа	-6980	815	0,879
о-в Сааремаа	-12360	890	0,817
Гданьский залив	-8832	66	
Западная Балтика	-43640	869	
Северное море (Доггербанк)	-25930	384	

П р и м е ч а н и е. Уравнение регрессии плодовитости на массу тела: $F = a + bW$.

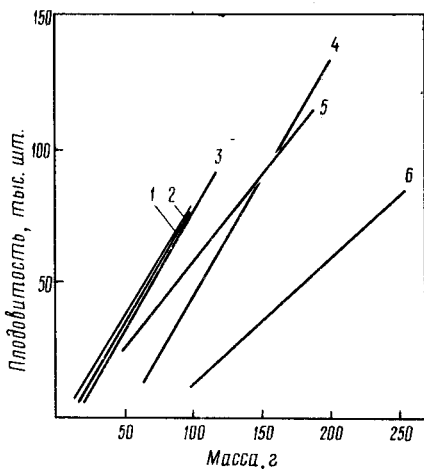


Рис. 47. Регрессии плодовитости на массу тела группировок осенних сельдей Балтийского моря и северо-восточных районов Атлантики:

1 – Рижского залива; 2 – Финского залива; 3 – Северо-Восточной Балтики; 4 – Западной Балтики; 5 – Гданьского залива; 6 – Северного моря [202, 208]

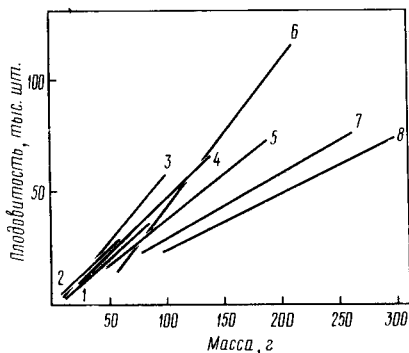


Рис. 48. Регрессии плодовитости на массу тела группировок весенних сельдей Балтийского моря и северо-восточных районов Атлантики:

1 – Ботнического залива; 2 – восточной части Финского залива; 3 – Рижского залива; 4 – Северо-Восточной Балтики; 5 – Гданьского залива; 6 – Западной Балтики; 7 – Клайд; 8 – Норвежского моря [202, 208 и др.]

др.]. Однако известно, что в зависимости от упитанности и развития половых желез сезонные колебания массы у рыб значительны. Указанное обстоятельство ограничивает возможность установления плодовитости по массе тела рыбы. Из-за большого сезонного колебания массы тела рыбы ряд авторов для установления плодовитости используют ее связь с длиной тела рыбы, которая по сезонам колеблется значительно меньше [226, 234 и др.]. У сельдей с увеличением длины рыбы плодовитость повышается быстрее, чем длина тела [163, 208, 234]. Поэтому зависимость плодовитости от длины тела лучше выражается формулой $F = aL^b$, где F – плодовитость; L – длина тела рыбы; b – константа. Исследователи отмечают более высокую плодовитость осенней сельди по сравнению с весенней, обитающей в том же районе [3, 163, 208]. Однако такая закономерность не всегда относится к пополнению балтийских сельдей. Но подобно весенним и осенним атлантическим сельдям у сельдей Балтийского моря с увеличением длины и массы тела, т. е. в более старших возрастных группах, плодовитость осенней сельди увеличивается быстрее, чем весенней (табл. 36,

37). Наибольшее увеличение плодовитости при росте массы тела отмечено у осенних сельдей Северо-Восточной Балтики и у весенних, обитающих в Западной Балтике. По коэффициенту b формулы зависимости плодовитости от массы тела у популяций балтийских осенних сельдей близки друг к другу. По увеличению плодовитости, с увеличением массы тела все они значительно превышают таковую у осенних сельдей Северного моря (рис. 47). По сравнению с осенними сельдями популяции весенних сельдей Балтийского моря по значению коэффициента b варьируют значительно больше. Рост плодовитости по отношению к росту массы тела идет более интенсивно, чем у атлантическо-скандинавских весенних сельдей и весенних сельдей Северного моря (популяция Клайд) (рис. 48) [141]. Рассматривая плодовитость как признак, имеющий приспособительное значение и выработанный в процессе естественного отбора [208 и др.], можно из приведенных фактов сделать вывод, что сельди для компенсации предполагаемой более высокой естественной смертности потомства в Балтийском море имеют более высокую плодовитость, чем сельди, обитающие в северо-восточных районах Атлантики. Характер зависимости плодовитости от массы и длины тела позволяет сделать вывод, что по этому признаку популяции осенней сельди Балтийского моря значительно меньше различаются между собой, чем популяции весенней сельди.

Кроме длины и массы тела плодовитость рыб зависит и от возраста [90 и др.]. Коэффициенты корреляции указывают, что как у весенней, так и у осенней сельди длина и возраст позволяют лучше определить плодовитость рыбы, чем одна длина (см. табл. 36 и 38). В то же время видно, что по сравнению с длиной значение возраста в определении плодовитости значительно меньше (см. табл. 38). Это позволяет сделать вывод, что подобно многим другим видам рыб [76, 226 и др.] плодовитость балтийских сельдей зависит в основном от массы тела, в меньшей степени — от длины и еще меньше — от возраста. Однако различие между коэффициентами корреляции зависимостей (масса тела — плодовитость, длина тела — плодовитость и длина, возраст — плодовитость) небольшие. Учитывая это и сложности определения плодовитости по массе тела рыб из-за значительной сезонной вариации этого показателя, можно принять, что для практических целей плодовитость популяций балтийских сельдей можно вычислять на основании регрессии плодовитости на длину тела (табл. 38).

Плодовитость значительно колеблется и в пределах одной возрастной группы, коррелируя, например, у атлантической трески положительно с длиной тела [226]. Такое же явление обнаруживается и во всех популяциях весенней и осенней сельдей Северной и Северо-Восточной Балтики (табл. 39). Соответствующие значения коэффициентов корреляции колеблются в пределах 0,55–0,75, только у пополнения некоторых популяций этот показатель значительно меньше. Коэффициент

Т а б л и ц а 38. Константы множественной регрессии ($\log F = \log a + b_{y1.2} \log X_1 + b_{y2.1} \log X_2$) плодовитости (F) весенней и осенней сельдей разных районов на длину тела (X_1), по Сметту, и возраст (X_2) и соответствующие коэффициенты множественной корреляции (R)

Район	$\log a$	$b_{y1.2}$	$b_{y2.1}$	R
<i>Весенняя сельдь</i>				
Ботнический залив	+0,994	2,572	0,252	0,785
восточная часть Финского залива	+2,216	1,252	0,606	0,745
западная часть Финского залива	+1,733	1,738	0,579	0,810
Рижский залив	+0,986	2,493	0,521	0,814
о-в Хийумаа	+1,347	2,158	0,492	0,856
о-в Сааремаа	+0,665	2,732	0,428	0,855
<i>Осенняя сельдь</i>				
Финский залив	-0,457	3,987	0,020	0,810
Рижский залив	+0,557	2,834	0,577	0,916
о-в Хийумаа	+0,747	2,809	0,359	0,827
о-в Сааремаа	+0,766	2,620	0,712	0,898

Т а б л и ц а 39. Константы регрессии плодовитости весенней сельди разных районов на общую массу тела ($F = a + bW$) по возрастным группам и соответствующие коэффициенты корреляции (r)

Район	Возраст, годы	a	b	r
Южная часть Ботнического залива	3	2,2576	0,3938	0,5699
	4	4,9184	0,3698	0,5456
	5-11	9,5097	0,3291	0,6424
Западная часть Финского залива	2	3,7494	0,1161	0,1556
	3	2,1617	0,3451	0,5209
	4	3,8008	0,3315	0,5920
	5	-0,3928	0,4897	0,7949
	6	6,4259	0,3211	0,7301
Рижский залив	2	3,4923	0,2014	0,1980
	3	-0,3480	0,5043	0,7310
	4	4,7816	0,3996	0,7146
О-в Хийумаа	2	3,6471	0,1235	0,4275
	3	1,7704	0,3640	0,7670
	4	0,2042	0,2321	0,5958
	5	9,3925	0,2391	0,7201
О-в Сааремаа	2-3	0,7708	0,3746	0,7843
	4	2,8465	0,3777	0,7505
	5	4,2159	0,3819	0,8183
	6	-1,6144	0,5482	0,7183
	7-10	13,0357	0,3348	0,6734

b, показывающий скорость увеличения плодовитости в зависимости от роста массы, в большинстве популяций (за исключением осенней сельди Финского залива и весенней сельди Ботнического залива) наибольший в средних возрастных группах. Следовательно, быстрорастущие особи продуцируют на единицу длины тела больше гамет (особенно в средних возрастах), чем тугорослые особи того же возраста. У пополнения и более старых особей этот показатель меньше. У старших рыб это может быть связано с уменьшением воспроизводительного потенциала [76 и др.].

Низкая плодовитость пополнения (значительно ниже, чем рассчитанная по формуле зависимости плодовитости от длины, массы или длины и возраста) и большая ее вариация показывают, что тип связи плодовитости с длиной, массой и возрастом рыбы у пополнения отличается от связи в других возрастных группах. М. И. Шатуновский считает, что у рыб, созревающих впервые, количество пластических и энергетических веществ, которые организм может выделить на развитие половых продуктов, меньше, чем у созревающих позднее рыб того же поколения [121]. Поэтому пополнение четче реагирует на отклонение условий среды в период, предшествующий нересту, количеством и качеством гамет.

Высокие коэффициенты корреляции плодовитости с массой тела доказывают, что плодовитость всех возрастных групп зависит от тех же факторов, от которых зависит и рост массы тела (количество накопленных в теле рыбы энергетических и пластических веществ), от условий нагула.

Сравнивая данные зависимости плодовитости весенних сельдей восточной и западной частей Финского залива от длины и массы тела за 1974 и 1975 гг. (см. табл. 36 и 37) с подобными данными Л. А. Раннак [94] за 1951, 1954, 1955 и 1956 гг. (коэффициент *b* в формуле зависимости плодовитости от длины в восточной части Финского залива равен 3,353–3,757, в западной части – 2,032–3,959, в формуле зависимости плодовитости от массы – соответственно 464–490 и 225–520), можно констатировать их совпадение. Это позволяет сделать вывод, что характер зависимости плодовитости весенней сельди Финского залива от длины и массы с 50-х годов до 1975 г. не изменился, несмотря на большие изменения в состоянии и степени эксплуатации запасов, увеличение темпа роста сельди в течение этого периода и др.

Связи плодовитости с массой, длиной и возрастом рыбы выработаны в процессе эволюции и являются устойчивыми популяционными признаками. Плодовитость и количественные характеристики зависимости плодовитости от длины, массы и возраста рыбы по популяциям достоверно различаются. Между популяциями весенней сельди различия больше, чем между популяциями осенней сельди.

Относительная плодовитость. Количество икринок на 1 г массы тела варьирует у рассматриваемых группировок в широких пределах

Т а б л и ц а 40. Относительная плодовитость весенней и осенней сельдей, икринок

Район	Группировка	Возраст, годы													
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Южная часть Ботнического залива	Весенняя	296	456	508	532	463	565		551		485			388	
Восточная часть Финского залива	"	378	353	479	472	570	—	521			359				
Западная часть Финского залива	"	308	434	444	473	480	569	497	556			430			
Рижский залив	Осенняя	—	514	563	575	668	621	—	663		516				
	Весенняя	421	491	564	507	546	511	609	522						
	Осенняя	358	440	641	734	734	842	738	766	660	810	623			
О-в Хийумаа	Весенняя	268	411	440	450	499	540	589	533	560					
	Осенняя	—	518	690	642	713	665	820	653	603	—	796			
О-в Сааремаа	Весенняя	278	400	434	441	525	502	535	493	486					
	Осенняя	330	441	620	858	718	810	786	876	952	1020	732	937	713	

(табл. 40). В пределах одной популяции относительная плодовитость наименьшая у пополнения, особенно у двухгодовиков таких группировок весенней сельди, в которых основная масса особей впервые созревает на третьем году жизни (Ботнический залив, западная часть Финского залива, районы открытой Балтики и др.). В популяции весенней сельди Рижского залива, где подавляющее большинство особей впервые нерестится на втором году жизни, относительная плодовитость двухгодовиков похожа на таковую у трехгодовиков остальных исследованных популяций весенней сельди.

Это относится также к весенней сельди восточной части Финского залива. В средних возрастных группах (в рассматриваемых популяциях до 8—10-годовалого возраста) количество икринок, продуцируемых на 1 г массы тела, растет. Затем следует период стабилизации — в старших возрастных группах этот показатель понижается. Такое явление объясняют старением [76, 94 и др.].

Тенденция к повышению относительной плодовитости с увеличением возраста, начиная от пополнения, и к ее понижению у рыб в возрасте свыше 12 лет наблюдается и у осенних сельдей. Но по сравнению с весенней сельдью относительная плодовитость осенней сельди значительно выше. Разница в относительной плодовитости весенней и осенней сельдей наибольшая в тех возрастных группах, где этот показатель наивысший. Изменение относительной плодовитости с возрастом позволяет говорить о том, что в средних возрастах обеих сезонных группировок встречается определенное число возрастных групп, где продуцирование половых продуктов наиболее интенсивное. Установлено, что средние возрастные группы сельдей имеют половые продукты хорошего качества [146 и др.]. Поэтому участие средних возрастных групп в нересте имеет большое значение для воспроизводства.

Популяционная плодовитость. Данные по количеству икры, отложенной популяциями балтийской сельди в течение одного периода нереста, в литературе отсутствуют. Это связано со сложностью определения численности нерестового стада. На рис. 49 представлены данные, вычисленные по формулам для соответствующих популяций, приведенным в табл. 37, на основании количества производителей (соотношение полов принято 1:1) по годам и возрастным группам и их средней массы. Количество производителей найдено по методу анализа виртуальных популяций с применением дифференцированных по возрастам коэффициентов естественной смертности.

Связи индивидуальной абсолютной плодовитости с массой и длиной тела у балтийской сельди по годам изменяются мало. Поэтому динамика темпа роста, отражающаяся в изменении средних размеров рыб одного возраста, четко должна отражаться и в популяционной плодовитости. Но, безусловно, самое существенное влияние на ход изменения популяционной плодовитости по годам имеет динамика

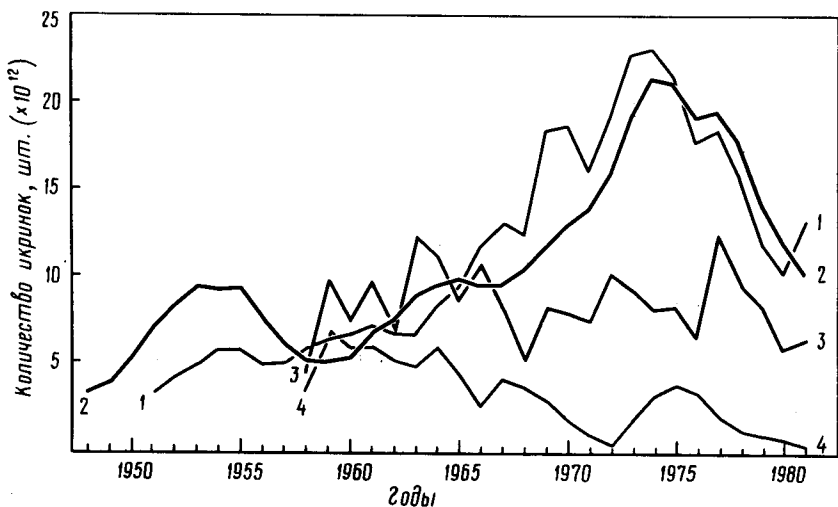


Рис. 49. Динамика количества отложенной икры весенней сельди Финского залива (1) (учтена часть популяции района Южного побережья и восточной части залива), весенней сельди о-ва Хийумаа (2) и популяций весенней (3) и осенней (4) сельдей Рижского залива

численности производителей. Поэтому кривая популяционной плодовитости напоминает в общих чертах кривую динамики численности нерестового стада (см. рис. 49) с учетом поправок на изменение возрастного состава производителей и средних массы и длины рыб одного возраста.

ЕСТЕСТВЕННАЯ СМЕРТНОСТЬ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ

Причины естественной смерти. Ввиду комплексности факторов, действующих на рыб, и сложности определения воздействия каждого из них, в настоящее время данные о причинах и их важности в определении величины естественной убыли балтийской сельди очень неполные. В тех районах, где численность основных потенциальных потребителей сельди — трески, лосося и морской форели — высока, в первую очередь в западных и южных районах Балтики, наиболее важной причиной естественной смерти сельди можно считать хищничество. В центральных и северных районах Балтики, в Рижском, Финском и Ботническом заливах смертность сельди от хищных рыб меньше и она хорошо проявляется только в периоды аэрации глубинных слоев воды, когда численность старшей трески в указанных районах может быть высокой.

Оценки среднегодовой убыли балтийской сельди от выедания треской, по данным разных авторов, позволяют полагать, что эта величина по годам значительно варьирует и достигает в среднем не менее 200 тыс. т в год. Так, по данным Д. В. Узарс [118], восточно-балтийская треска потребляет в своем ареале в среднем за год 120 (до 200) тыс. т сельди, что составляет около 40 % ее общего вылова. Ф. Туров [304] считает, что треска потребляет в Балтийском море примерно 206 тыс. т сельди в год. Однако, по оценке М.-Б. Акселл [140], убыль сельди от выедания треской в 1976–1977 гг. составляла около 665,8 тыс. т в год.

Из-за низкой численности значение лосося, кумжи и тюленей как потребителей балтийской сельди намного меньше. Но, по-видимому, их влияние не зависит от периодов аэрации и стагнации глубинных вод, и они встречаются постоянно и в северных районах Балтики, и в Рижском, Финском, Ботническом заливах. Кроме указанных видов сельдью питаются сарган, минога и гигантская сельдь [307 и др.], но их численность низка, и они встречаются только на ограниченных участках моря. Травмированными при лове рыбами питаются и чайки.

Одними из факторов, вызывающих естественную смертность балтийской сельди, могут быть нехватка корма и низкая температура зимой. Мы предполагаем, что этот фактор может стать фатальным для балтийской сельди только в отдельных районах, где период голодания наиболее продолжительный (например, в восточной части Финского залива), и в основном в сочетании с другими неблагоприятными для сельди факторами.

Смерть в результате физиологического старения была, вероятно, важной причиной естественной убыли в прошлом, при низком уровне или отсутствии промысловой смертности. В настоящее время ее значение, по-видимому, высокое в немногих популяциях, где уровень эксплуатации невысок и влияние хищников несущественно (например, в западной части Ботнического залива). Однако в комплексе с другими причинами старение, несомненно, и в настоящее время оказывает существенное влияние на величину естественной элиминации во многих популяциях.

В отдельные периоды в некоторых районах причиной элиминации могут стать паразиты и болезни [18, 22, 85, 134, 292, 300]. Популяции, обитающие в западных районах Балтики и совершающие нагульные миграции в Каттегат и Скагеррак, особенно старшие возрастные группы весенней сельди, могут быть заражены личинками *Anisakis simplex*. У сельди Финского побережья встречаются *Phocascaris* sp. и *Contracaecum aduncum*, но уровень зараженности невысок — найден в среднем 1 паразит на 100 рыб [291]. В восточной части Финского залива установлено паразитирование на сельди *Echinorhynchus gadi*, *Corynosoma strumosum* и *Contracaecum aduncum*. На балтийской сельди паразитируют еще *Eimeria sardiniae*, *Echinorhynchus salmonis*, *Hemiurus appendiculatus*,

Diplostomulum spathaceum, *Pomphorhynchus laevis* *Argulus coregoni* [85]. Встречаемость сельди, зараженной *Lymphocystis*, у Шведского побережья в собственно Балтийском море (Вястервик, Аскэ) и в Ботническом заливе не превышает 2,7 % [134].

Большинство приведенных потенциальных причин элиминации влияет на величину естественной смертности балтийской сельди в комплексе. От хищников погибают в первую очередь особи, ослабленные болезнями или голодом (больше всего заражены паразитами наиболее старые особи). Поэтому причину их гибели в большинстве случаев нельзя приписать одному определенному фактору.

Под влиянием антропогенных факторов (промысел, загрязнение), предположительно роль старения в качестве причины естественной убыли сократилась, а значение болезней и травм увеличилось. В настоящее время граница между смертностью балтийской сельди, не связанной с человеческой деятельностью, и смертностью, вызванной человеческой деятельностью, стала пропадать. В связи с сильным антропогенным загрязнением в некоторых районах Балтики наблюдаются ослабление защитных систем и большая восприимчивость к болезням у сельдей. На загрязненных участках Ботнического моря встречаются сельди с глазными болезнями и отклонениями в осморегуляции [306]. Вирусом *Lymphocystis* заражаются в первую очередь те особи, чешуйчатый покров которых поврежден [134]. Сельдь, травмированная орудиями лова, может легко стать добычей хищников, даже таких (четырёхрогий бычок), которые из-за малой подвижности и придонного образа жизни при нормальных обстоятельствах не способны ловить сельдь. И конечно, гибель сельди, в первую очередь молоди, может быть вызвана травмами, нанесенными ей орудиями лова.

Естественная смертность балтийской сельди, в принципе, селективная. В разных районах и в разные периоды в зависимости от основной причины смертности может предпочтительно элиминироваться младшая (от выедания треской) или старшая (от старости и болезней) сельдь. В северо-восточных районах Балтики в связи с особенностями распределения (осенняя сельдь держится в более глубоких слоях, во время атаки голодной треской весной она распределяется в открытом море, в то время как весенняя сельдь нерестится в заливах) естественная смертность осенней сельди, вероятно, выше, чем весенней.

Величина естественной смертности. На основе фактических данных определена величина естественной смертности только осенней сельди, обитающей в Северо-Восточной Балтике. Поскольку до 1968 г. интенсивность тралового промысла в этом районе была низкая (нагульная сельдь ловилась в качестве прилова шпрота, а сетной промысел на нерестилищах осенней сельди прекратился еще в 1960 г.), то можно считать, что в период с 1960 по 1968 г., когда проводились соответствующие исследования, осенняя сельдь погибала только от естест-

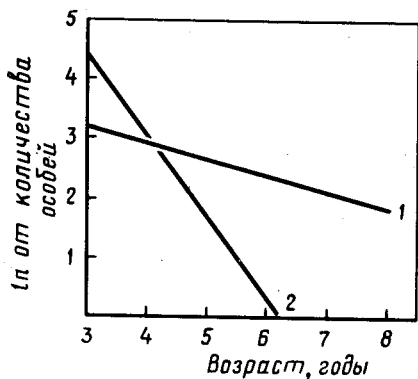


Рис. 50. Оценка общей смертности осенней сельди района о-ва Хийумса в 1963–1965 гг. ($y = 3,68 - 0,26x$) (1) и 1966–1969 гг. ($y = 7,07 - 1,36x$) (2) по подъему прямой, вычисленной по натуральным логарифмам от среднего количества особей по возрастам в часовых экспериментальных траловых уловах

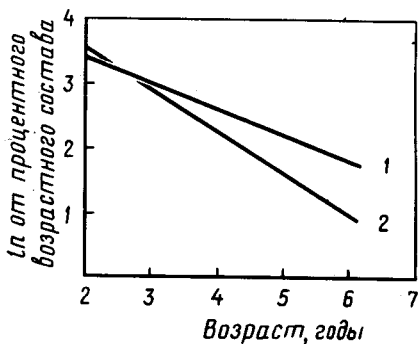


Рис. 51. Оценка общей смертности весенней сельди в Финском заливе в 1959–1965 гг. ($z = 4,21 - 0,39x$) (1) и 1966–1969 гг. ($z = 4,72 - 0,62x$) (2) по подъему прямой, вычисленной по натуральным логарифмам от среднего процентного возрастного состава в промысловых траловых уловах

венных причин. Убыль этой сельди в период с 1963 по 1968 г. была определена на основе учета среднего количества особей по возрастным группам, выловленных часовыми опытными тралениями во всем диапазоне глубин распределения сельди в районе о-ва Сааремаа. Средняя смертность, определенная по натуральным логарифмам среднего числа особей в возрастных группах от трех- до восьмилетних, выловленных за одно траление в период с 1963 по 1965 г., составила 0,26 (рис. 50). Средняя смертность тех же возрастных групп (с учетом только урожайных поколений), вычисленная по формуле

Бивертон и Холта [143], где $F + M = \ln \frac{\bar{N}_v}{\bar{N}_v + 1}$ (F – коэффициент промысловой смертности; M – коэффициент естественной смертности;

Таблица 41. Средние коэффициенты общей мгновенной смертности осенней сельди в районе о-вов Сааремаа и Хийумса

Период, годы	Возраст, годы					
	3–4	4–5	5–6	6–7	7–8	8–9
1963–1964	0,077	0,077	0,095	0,329	0,199	0,489
1965–1969	1,429	1,258	2,303		3,136	

\bar{N}_ν и $\bar{N}_{\nu+1}$ — средние численности в годы ν и $\nu+1$), оказалась близкой к 0,21. Колебание коэффициента смертности по возрастным группам, определенного по этой формуле, значительно. Однако увеличение естественной смертности хорошо видно в старших возрастных группах (табл. 41) подобно сельди, обитающей в северо-западных районах Атлантики [289].

В 1965 г. естественная убыль осенней сельди в указанном районе значительно увеличилась и оставалась на высоком уровне до 1969 г. В указанные годы увеличение общей смертности осенней и весенней сельдей было замечено во всех северо-восточных районах Балтики и, кроме того, у осенней сельди Рижского залива, которая отчасти нагуливается в открытом море. При этом у весенней сельди открытого моря смертность оказалась меньше, чем у осенней. У весенней сельди Рижского залива, которая выходит в открытое море только в ограниченном количестве и держится там недолго [65], указанный эффект почти неразличим. Поскольку в 1965—1968 гг. в северо-восточных районах Балтики в опытных уловах встречалась крупная треска, то считаем вероятным, что увеличение убыли сельди было связано с выеданием ее треской. Весной и в начале лета, когда на прибрежных участках появляются косяки отнерестившейся трески, на этих участках распределяется осенняя сельдь, а основная часть весенней сельди находится в зоне нерестилищ. Результаты определения убыли осенней сельди в северо-восточных районах Балтики в 1963—1964 гг. можно принять в качестве оценки уровня естественной смертности этой популяции для периодов отсутствия трески, а в периоды вторжений трески уровень естественной убыли сельди значительно повышается (см. рис. 50).

Оценка естественной смертности популяций, обитающих в Финском заливе, основывается на результатах графического определения общей мгновенной смертности на основе среднего процентного возрастного состава в промысловых уловах (рис. 51). Результаты определения показали, что в более ранний период, когда общий улов сельди в этом районе достиг 17—25 тыс. т в год [61, 293], общая смертность весенней сельди составила 0,39, а осенней — 0,28. Следовательно, естественная смертность сельди, обитающей в Финском заливе, в целом значительно меньше, чем считает П. В. Тюрин [116]. По его оценке, основывающейся на теоретических соображениях и возрасте наиболее старых особей сельди, обнаруженных в восточной части Финского залива, естественная смертность сельди Финского залива составляет 40 %, что соответствует коэффициенту мгновенной смертности 0,52. По-видимому, метод Тюрина можно применять лишь в тех случаях, когда отсутствуют материалы, позволяющие это сделать по таким методам, которые дают возможность учитывать биологическую специфику конкретных популяций. В период с 1966 по 1969 г., когда общие уловы сельди в Финском заливе составили уже 39—59 тыс. т в год [61, 293],

общая годовая мгновенная смертность весенней сельди поднялась до 0,62, а осенней — до 0,73 (см. рис. 51).

Все вышеизложенное позволяет считать, что средний коэффициент естественной смертности сельди, обитавшей в Финском заливе в первой половине 60-х годов (при отсутствии трески), не превышал 0,3, а вероятно, был в пределах 0,15—0,20. Можно допустить, что величина естественной убыли сельди в разных частях Финского залива различна. Однако имеющиеся в настоящее время данные не позволяют определить эти величины.

Кроме рассмотренных позиций об уровне естественной смертности сельди в отдельных частях Балтийского моря можно судить и по другим литературным данным. На основании исследования питания трески Д. В. Узарс [118] заключает, что убыль сельди от выедания восточно-балтийской треской составляет в ее ареале около 20 %. Это соответствует коэффициенту мгновенной смертности 0,22. Р. Бивертон [142] считает, что коэффициент общей мгновенной смертности сельди, обитавшей в южных районах Балтики в 1939—1945 гг., был 0,45. В то время уловы достигали 50—80 тыс. т в год [304], следовательно, естественная смертность была ниже этого значения. Ф. Туров определил для балтийской сельди в направлении с юга на север следующие значения естественной смертности: 0,26; 0,29 и 0,39.

Для практических расчетов обычно используют константные для всех возрастных групп коэффициенты естественной смертности сельди [183, 186] (табл. 42).

Т а б л и ц а 42. Значение коэффициента естественной смертности сельдей в разных районах Балтийского моря

Район	Коэффициент естественной смертности	
	в период отсутствия трески	в период инвазии трески
Западная часть Ботнического залива, Ботнического моря и Аландского архипелага	0,10	
Восточная часть Ботнического залива	0,15	
Восточная часть Ботнического моря и Аландского архипелага	0,15	0,20
Финский залив	0,15	0,20
Восточная часть Центральной и Северная Балтика (без Рижского залива)	0,20	0,30
Рижский залив	0,15	0,20—0,25
Южная часть Центральной Балтики (морская сельдь)	0,15	0,15
Южная Балтика (прибрежная сельдь)		0,30
Западная Балтика		0,30

Однако константные значения естественной смертности для всех возрастных групп неточно отражают динамику величины естественной смертности в природе. Например, в периоды отсутствия трески естественная смертность осенней сельди в северо-восточных районах Балтики наиболее низкая в возрастных группах двух-четырёхгодовиков. Начиная с возраста 5–6 лет, убыль от естественных причин повышается с возрастом. По величине смертности молоди балтийской сельди данных нет. Поэтому для оценки уровня естественной убыли балтийской сельди в возрастных группах сеголетков и годовиков можно считать, что их смертность с возрастом сокращается и форма кривой изменения естественной смертности молоди балтийской сельди, в принципе, не отличается от подобной кривой для молоди сельди, обитающей в северо-западных районах Атлантики [288], разработанной теоретически.

Несомненно, более адекватно (по сравнению с ее константными значениями для всех возрастов) естественную смертность сельдей северо-восточных районов Балтики в период отсутствия трески можно моделировать в виде кривой, показывающей наименьшие значения смертности в возрастных группах двух-четырёхгодовиков (рис. 52). В периоды инвазии трески в основном увеличивается естественная убыль годовиков и двухгодовиков, поскольку треска потребляет главным образом сельдь длиной 10–14 см, хотя поедает и более крупных особей [118]. Поэтому форма кривой изменения естественной смертности сельди для таких периодов изменяется.

Продолжительность жизни. По продолжительности жизни популяции балтийской сельди заметно различаются. В открытых районах Балтики обнаруживается зависимость продолжительности жизни от предполагаемой величины естественной смертности. В открытой части центральных и северных районов Балтики наибольшее значение имеют сельди старших возрастов. В восточной части открытой Балтики возраст наиболее старой, обнаруженной до сих пор весенней сельди был 20 лет, а осенней – 15 лет (табл. 43). В южном направлении, где численность потребителей сельди увеличивается, значение старших возрастных групп сокращается и возраст наиболее старых сельдей достигает 9–12 лет [260, 276]. Пре-

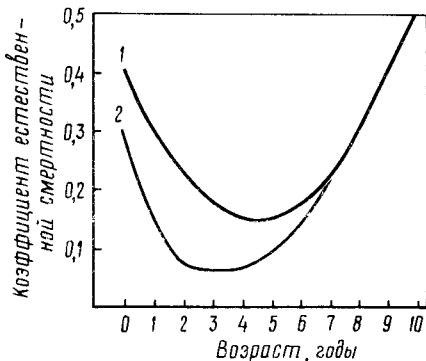


Рис. 52. График естественной смертности возрастных групп сельдей в северо-восточных районах Балтики в период инвазии трески (1) и в период отсутствия трески (2)

Т а б л и ц а 43. Средний возрастной состав весенней и осенней сельдей в опытных уловах в разных районах Балтийского моря в 1964–1972 г., %

Район	Возраст, годы																λ*
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<i>Весенняя сельдь</i>																	
Восточная часть Финского залива	14,2	20,7	24,3	15,4	12,0	6,2	3,2	1,8	0,7	0,9	0,1	0,3	0,1				16
Западная часть Финского залива	9,3	13,3	16,9	15,6	13,1	9,7	8,5	4,7	4,8	2,0	1,1	0,3	0,4	0,2	0,1		16
Рижский залив	23,3	36,2	27,1	7,9	4,1	1,1	0,2	0,1									10
Западнее о-ва Хийумаа	8,4	22,4	23,4	13,1	11,2	7,4	5,0	3,2	2,0	2,3	0,7	0,6	0,1	0,1	0,1		17
Западнее о-ва Сааремаа	2,9	16,5	25,4	13,5	11,2	10,1	5,2	4,9	3,4	3,1	2,2	0,8	0,5	0,2	0,1		16
Вентспилс	1,3	16,6	21,8	13,0	11,9	8,0	7,3	3,8	6,1	3,4	2,4	2,3	1,0	0,9	0,1	0,1	20
Лиепая	0,2	14,8	23,1	20,0	13,0	5,8	2,7	4,2	3,2	4,1	5,5	1,2	1,3	0,8	0,3	0,2	17
Клайпеда	6,1	24,4	38,5	13,8	6,7	3,8	2,1	1,1	0,8	1,3	0,2	0,6	0,5	0,1			13
О-в Готланд	0,2	1,8	5,7	4,7	19,1	22,6	20,8	7,1	9,8	4,4	3,4	0,4					13
<i>Осенняя сельдь</i>																	
Восточная часть Финского залива	6,2	10,9	34,1	7,0	7,0	9,3	14,7	3,5	7,3								10
Западная часть Финского залива	4,1	8,6	25,6	18,4	14,5	6,0	7,7	4,5	7,2	1,3	0,9	1,0	0,2				12
Рижский залив	16,1	31,3	19,6	15,3	6,2	2,7	3,8	1,5	2,8	0,2	0,5						13
Западнее о-ва Хийумаа	7,4	29,9	30,4	11,1	8,5	4,3	3,1	2,3	0,6	1,5	0,4	0,4	0,1				12
Западнее о-ва Сааремаа	6,7	23,3	26,9	16,3	8,8	5,7	6,5	1,3	2,8	0,9	0,4	0,2	0,1	0,1			15
Вентспилс	0,8	33,8	14,2	19,2	12,6	5,5	3,6	3,1	3,8	1,6	1,5	0,3					11
Лиепая	24,5	7,5	15,4	20,3	9,1	5,3	11,8	1,3	3,7	0,6	0,5						10
Клайпеда	6,8	29,5	26,3	9,9	11,8	5,4	2,5	4,8	0,7	1,4	0,8	0,1					11

* Возраст наиболее старой сельди, обнаруженной в уловах.

дельный возраст заливных популяций (особенно у весенней сельди Рижского залива) меньше, чем популяций северной и центральной частей открытой Балтики.

В промысловых уловах сельдь имеет значение в северной и центральной частях открытой Балтики, в Ботническом заливе и западной части Финского залива до возраста 8—11 лет, в восточной части Финского залива — до 6—8 лет, в Рижском заливе, южных и западных районах Балтики — до 5—7 лет [11, 61, 260, 274, 293 и др.].

Глава 4.

КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ БАЛТИЙСКИХ СЕЛЬДЕЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЕСТЕСТВЕННЫХ ФАКТОРОВ

НЕРЕСТ

Нерест имеет решающую роль в процессе репродукции. Именно адаптации, связанные с нерестом, создают те или иные условия для эмбрионального и личиночного развития, т. е. важнейшие предпосылки для сохранения оптимальной численности популяции.

Нерест группировок сельди в Северо-Восточной Балтике. Зависимость времени и места нереста сельди от характера полового цикла популяций, а также от абиотических условий среды и численности кормовых организмов для личинок, сложившаяся в процессе адаптации, рассматривается нами на примере размножения сельдей в северо-восточной части Рижского залива, где указанные проблемы подробно изучены. Названный район является важным нерестовым районом морской весенней и осенней сельдей Северо-Восточной Балтики, весенних и осенних сельдей Рижского залива.

Нерест весенней сельди. Степень развития гонад у отдельных групп сельди весной связана с температурой в местах их зимовки. Первыми стадиями нереста достигают гонады у старшей морской весенней сельди, зимующей в относительно глубоких слоях воды открытого моря. Гонады младшей морской сельди, зимующей на меньших глубинах и при более низкой температуре, до начала нереста менее развиты. Весенняя сельдь Рижского залива, которая зимует при 0—2 °С и зимой обычно не питается, по степени развития гонад к весне отстает от морской сельди. Это относится и к пополнению.

Эти выводы подтверждают и результаты исследования структуры нерестовых косяков [88, 93, 235, 290 и др.]. Установлено, что в начале нереста весенней сельди мечут икру старшие и более крупные особи и в течение нерестового периода возраст сельди и размер особей одного возраста на нерестилищах сокращается (табл. 44) (рис. 53).

Т а б л и ц а 44. Возрастной состав весенней сельди в уловах ставных неводов на нерестилищах в бухте Пярун в 1980 г., %

Месяц	Число	Возраст, годы							
		2	3	4	5	6	7	8	9+
Май	6	—	—	4	81	2	10	2	1
	13	—	1	7	85	3	4	—	—
	20	12	10	18	54	3	1	—	2
	26	4	11	27	53	2	2	1	—
Июнь	2	7	29	22	37	5	—	—	—
	9	6	18	22	50	2	1	—	1
	16	25	22	19	29	3	1	1	—
	23	33	29	15	22	1	—	—	—
Июль	30	53	22	10	14	1	—	—	—
	3	57	18	13	12	—	—	—	—
	7	65	19	4	12	—	—	—	—
	21	91	7	—	1	1	—	—	—
	28	93	6	—	—	1	—	—	—

На постоянный характер смены возрастных групп отдельных группировок сельди на нерестилищах указывают результаты измерения ширины первой зоны роста отолитов нерестовой весенней сельди (табл. 45). В начале весеннего нерестового периода нерестятся особи с широкой первой зоной роста. В ходе нереста средняя ширина первой зоны роста отолита сельди постепенно уменьшается. Поскольку у потомков рыб, нерестившихся раньше, период роста до первой зимовки длиннее, то, по всей вероятности, они достигают к концу первого периода роста больших размеров тела (а также первой зоны роста отолитов), чем потомки сельдей, нерестящихся позже. Это позволяет предполагать, что потомки подходят на нерестилища в той же последовательности, в которой подходили их родители. Так как места икротечения с начала до конца весеннего нереста всё удаляются от берега, то это указывает на определенную привязанность сельди к тому нерестилищу, где она вылупилась. Некоторую привязанность сельди к определенным нерестилищам показали и результаты мечения весенней сельди, обитающей у берегов Швеции [244]. Подобная привязанность отмечена и у осенних сельдей Северного моря [312].

По результатам определения частоты встречаемости типов отолитов на нерестилищах в Рижском заливе установлено, что в начале нерестового периода весенней сельди мечут икру крупные сельди с I типом отолитов, характерные для центральных и южных районов Балтики, и крупные сельди с отолитами типа II-1, характерные для Центральной и Северной Балтики. Доля особей с I типом отолитов в нерестовых

Таблица 45. Расстояние* от центра до первой зимней зоны (в направлении построструма) отоливов весенней сельди, выловленной в разные годы на нерестилищах в Пярнуской бухте

Месяц	Число	1978 г.		1979 г.		1980 г.	
		$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
Май	1-10	39,18 ± 0,34	3,38	39,44 ± 0,53	5,26	40,80 ± 0,20	2,48
	11-20	38,19 ± 0,45	4,48	36,36 ± 0,39	3,92	38,39 ± 0,38	5,02
	21-30	38,63 ± 0,35	3,49	35,26 ± 0,38	3,82	35,82 ± 0,41	4,06
Июнь	1-10	36,03 ± 0,27	3,68	34,44 ± 0,43	4,37	33,97 ± 0,30	4,20
	11-20	34,68 ± 0,44	4,40	33,59 ± 0,32	4,52	31,66 ± 0,42	4,22
	21-30	34,16 ± 0,27	3,82	32,60 ± 0,44	4,44	30,32 ± 0,32	4,50
Июль	1-10	32,20 ± 0,35	3,52	29,82 ± 0,35	4,96	30,08 ± 0,29	4,08
	11-20	—	—	28,95 ± 0,62	5,40	—	—
	21-30	—	—	26,42 ± 0,49	4,92	28,98 ± 0,25	3,40

* В делениях окуляр-микрометра (одно деление равно 0,025 мм).

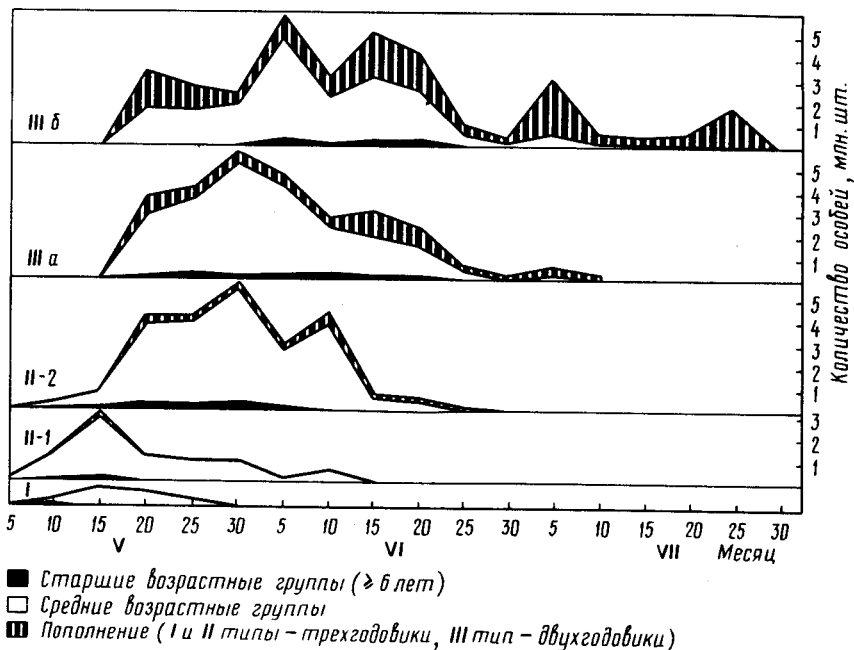


Рис. 53. Численность возрастных групп весенней сельди с разными типами отолитов в уловах на нерестилищах в Пярнуской бухте в 1980 г.

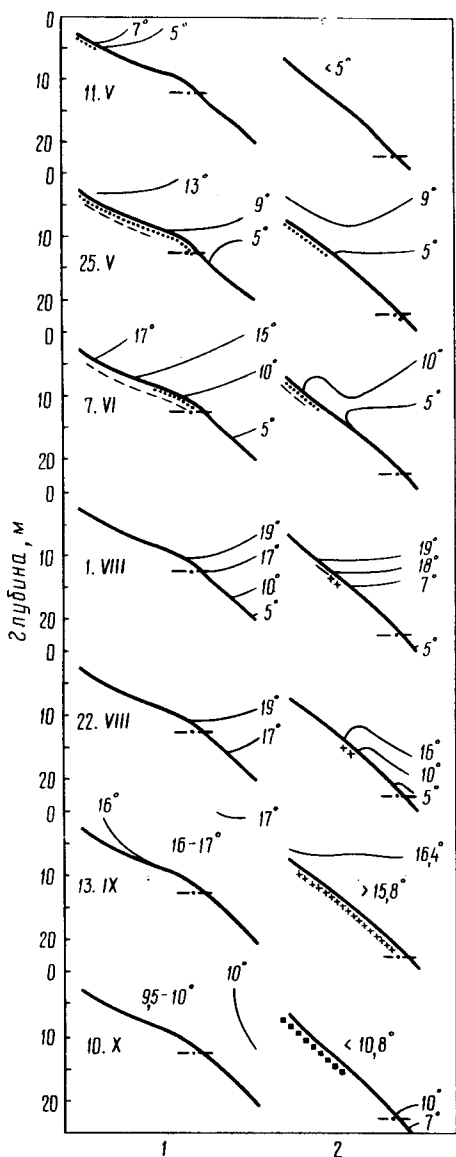
скоплениях в Северо-Восточной Балтике небольшая и их численность изменяется по годам.

Нерест старшей сельди с отолитами типа II-2 начинается с начала нерестового периода, но основная их масса мечет икру после пика нереста сельдей с отолитами типов I и II-1. Сельдь с отолитами III типа (заливная сельдь) размножается главным образом во второй половине весеннего нерестового периода. У заливной сельди также отмечена последовательность при нересте отдельных групп. Особи с узкой первой зоной роста отолита нерестятся позднее, чем сельди с более широкой зоной (табл. 46). В этой таблице отражается и увеличение гетерогенности состава нерестовой сельди к концу нерестового периода, выражающееся в повышении значений сигмы. Вероятно, это связано с тем, что вместе с пополнением заливной сельди к концу нереста созревают и подходят на нерестилища менее упитанные и поэтому созревшие позже особи таких группировок, основная масса которых нерестилась раньше. В некоторые годы период нереста пополнения заливной весенней сельди растягивается до лета, когда условия для эмбрионального развития на нерестилищах неблагоприятны (рис. 54).

Рис. 54. Гидрологическая обстановка в районе нерестилищ весенней и осенней сельдей, обитающих в Рижском заливе в 1972 г.:

1 — на береговом склоне материка в Пярнуской бухте; 2 — на склоне отмели у о-ва Кихну

Установившаяся в популяции сельди зависимость подхода отдельных групп производителей на нерестилища от их образа жизни обеспечивает как у весенних, так и у осенних сельдей нерест особей средних возрастных групп, имеющих наибольшую плодовитость и наилучшее качество гамет, в середине нерестового периода. В это время эффективность размножения при средних условиях среды наиболее высока. Нерест весенней сельди с I типом отолитов на нерестилищах Северо-Восточной Балтики в начале нерестового периода и части пополнения заливной сельди летом, после основного периода нереста, проходит при нормальных условиях среды менее успешно, чем нерест средних возрастных групп с типами отолитов II-1, II-2 и III. Однако при значительных отклонениях параметров среды от нормальных эффективность размножения старших особей и особей с I типом отолитов или пополнения заливной сельди может значительно повышаться. Поэтому можно считать, что сложная структура нерестовых скоплений (не только в отношении возрастно-



- 16° Изотермы
- - - Нижняя граница нереста, м
- Оптимальная температура для нереста:
- весенней морской сельди
- - - - - весенней заливной сельди
- xxx осенней морской сельди
- осенней заливной сельди

Т а б л и ц а 46. Расстояние* от центра до первой зимней зоны (в направлении построструма) отолигов морской и заливной весенних сельдей, выловленных в разное время на нерестилищах в Пярнуской бухте в 1980 г.

Возраст, годы	Дата	Морская сельдь		Заливная сельдь	
		$M \pm t$	σ	$M \pm t$	σ
2	7-25.V	—	—	$30,58 \pm 0,273$	1,519
	5-19.VI	—	—	$29,04 \pm 0,264$	1,810
	25.VI-6.VII	—	—	$28,43 \pm 0,193$	1,959
	12-26.VII	—	—	$26,70 \pm 0,217$	2,394
3	7-25.V	—	—	$32,96 \pm 0,199$	1,351
	5-19.VI	—	—	$31,20 \pm 0,217$	1,697
	25.VI-6.VII	—	—	$28,67 \pm 0,290$	2,150
	12-26.VII	—	—	$28,24 \pm 0,446$	2,402
4	7-25.V	$40,93 \pm 0,169$	1,714	$38,86 \pm 0,140$	1,316
	5-19.VI	$38,96 \pm 0,214$	1,486	$35,15 \pm 0,133$	1,409
	25.VI-6.VII	—	—	$34,64 \pm 0,159$	1,705

* В делениях окуляр-микрометра (одно деление равно 0,025 мм).

го, но и генетического состава) является адаптацией сельди к сложным и изменчивым условиям среды в данной части моря.

Наиболее важными абиотическими условиями, от которых зависит выживание потомства сельди, являются температура, содержание кислорода и скорость обновления воды, обеспечивающая удаление продуктов обмена веществ и в то же время предотвращающая заиливание и возникновение плесени на эмбрионах [113 и др.]. Температурный режим, водообмен и условия аэрации эмбрионов наилучшие на более крутых участках берегового склона, где профиль дна вызывает повышенную динамику водных масс и где встречается подходящий субстрат — в виде донной растительности. В связи с эвригалинностью гамет и эмбрионов балтийской сельди ее нерестилища находятся и в районах устьев крупных рек, в зоне смешивания пресной и солоноватой вод, где весной создается благоприятный термический режим для размножения и благодаря биогенам и микроэлементам, приносимым стоком, образуется зона повышенной биологической продуктивности.

Успешность репродукции весенней сельди определяется после вылупления эмбрионов, в основном при переходе на экзогенное питание. Наилучшая обеспеченность пищей личинок бывает в том случае, когда их переход на внешнее питание совпадает с максимумом размножения определенных видов зоопланктона (*Eurytemora hirundoides* и др.) [48, 50, 95 и др.]. Интенсивность размножения некоторых видов зоопланктона, в том числе копепоид, зависит от обилия их корма — фитопланк-

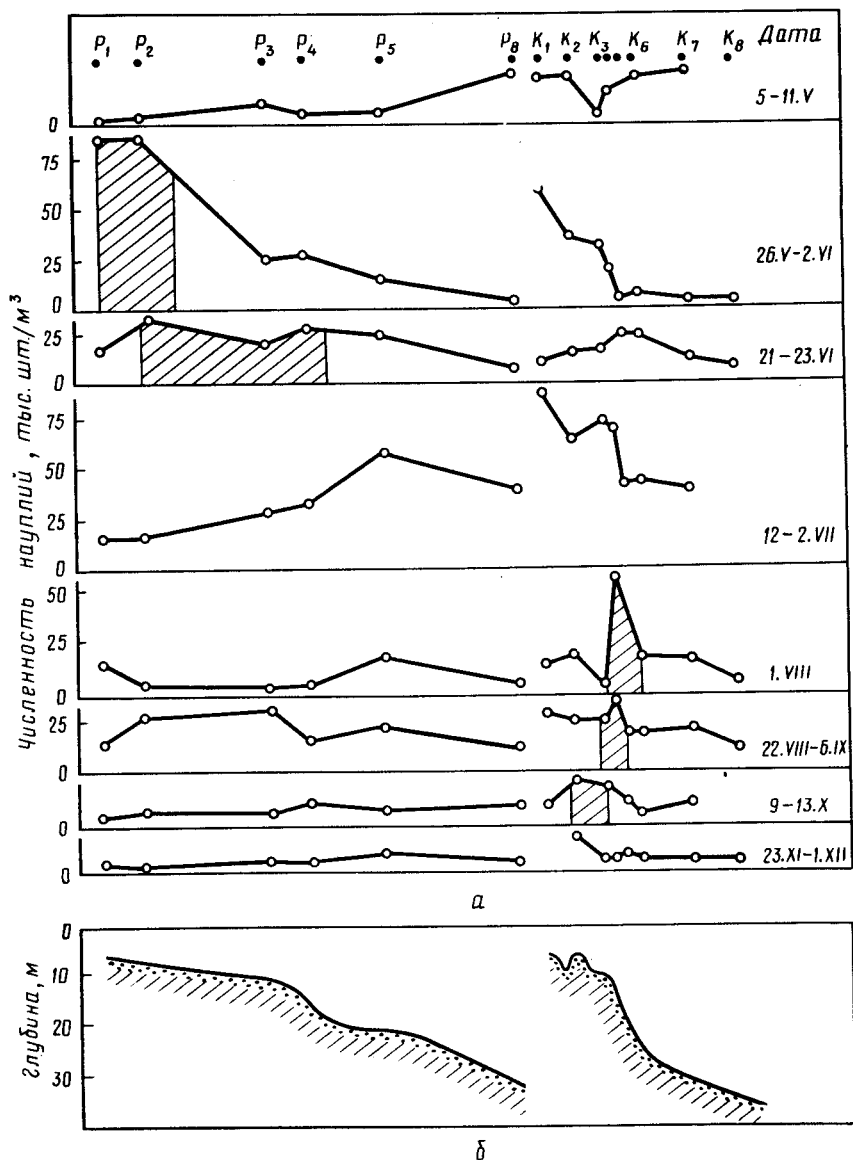


Рис. 55. Средняя численность науплий копепод на разрезах нерестилищ сельди на береговом склоне Пярнуской бухты $P_1 - P_8$ и на склоне отмели у о-ва Кихну ($K_1 - K_8$) в 1971-1972 гг. (а) и рельеф дна на разрезах (б) [242]

тона [223]. Из-за перечисленных причин сельдь нерестится в тех местах, где до нереста идет бурное развитие фитопланктона, а во время нереста и личиночного развития — зоопланктона. Весной температура воды поднимается раньше всего у берегов (см. рис. 54) и максимум первичной продукции раньше всего возникает в прибрежной полосе [129, 155, 194]. Расширение в сторону моря зоны с более теплой водой и увеличение стабильности слоев воды (см. рис. 54) влекут за собой передвижение в том же направлении и зоны увеличения первичной продукции (рис. 55).

Обитание производителей морской и заливной весенней сельдей в разных условиях среды вызывает различия в их половых циклах. Подходящая на нерест ранней весной морская сельдь адаптировалась при переходе на экзогенное питание к условиям при эмбриональном развитии на прибрежном участке ранней весной (к относительно низкой температуре и солености) и при переходе на экзогенное питание к максимуму продуктивности, возникающему у берега (см. рис. 55 и

56). Например, в северо-восточной части Рижского залива весенняя сельдь может нереститься уже при $2,4^{\circ}\text{C}$ [89], а в районе архипелага Турку — при $3,5^{\circ}\text{C}$ на глубине от 20–30 см до 2 м [267].

В связи с более поздним созреванием гонад заливная весенняя сельдь адаптировалась к использованию на стадии личинки максимума продукции, возникающего позже и дальше от берега. На участке этого максимума и икрометания заливной сельди температура воды в данный период значительно ниже, чем около берега, где из-за высокой температуры нормальное эмбриональное развитие сельди уже невозможно. Все же температура на месте возникновения позднего

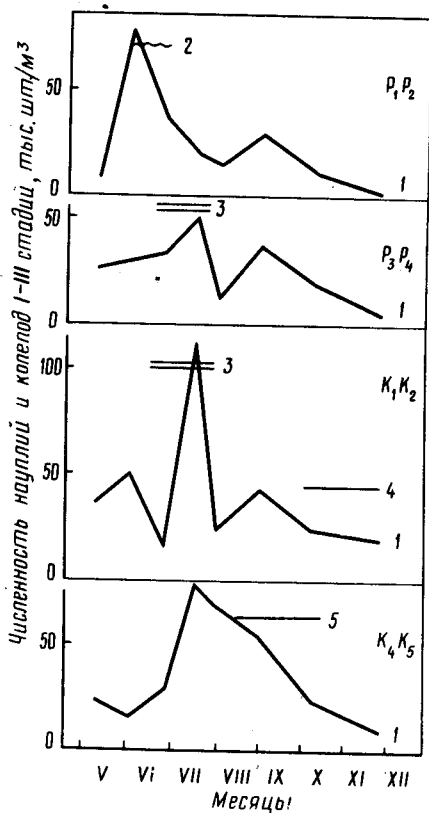


Рис. 56. Динамика численности молоди копепоид (науплии и копепоиды I – III стадий) (1) и периоды присутствия личинок весенней морской (2), весенней заливной (3), осенней заливной (4) и осенней морской (5) сельдей с длиной меньше 10 мм на нерестилищах в 1971–1972 гг. [242]

весеннего максимума продукции выше, чем во время раннего весеннего максимума в прибрежной зоне. Поэтому весенняя заливная сельдь адаптировалась к нересту при более высокой температуре. Однако способность нереститься на глубине до 15 м и при более высокой и изменчивой температуре привела к расширению вариации выживаемости потомков ввиду возникновения аномалий у эмбрионов при высоких температурах, к меньшей жизнеспособности личинок и др. По сравнению с морской сельдью это вызывает у заливной весенней сельди более широкие колебания численности поколений.

Несмотря на то что основным условием при адаптации к определенному времени и месту нереста является количество пищи для личинок, сельдь все же не может нереститься там, где условия для эмбрионального развития далеки от оптимальных. Хотя летом численность молоди копепод высока, однако в это время не наблюдается регулярного нереста. Это, по-видимому, обусловлено тем, что летом нет постоянных и обширных участков, где температура в придонных слоях воды была бы такой, что позволяла бы эмбрионам сельди нормально развиваться. Такие условия наблюдаются только в отдельные годы, когда интенсивность ветров высока и вода в прибрежной зоне хорошо перемешана до глубины 15 м, а температура поверхностного слоя воды не повышается более 17 °С.

Обычно летом в районе нерестилищ наблюдается резкий термоклин, который находится довольно высоко. Над термоклином температура выше (больше 18 °С), а под термоклином — ниже (меньше 5 °С) температуры, необходимой для нормального эмбрионального развития (см. рис. 54). В это время года температура, необходимая для нормального эмбрионального развития сельди, встречается только в термоклине. Но и там слой воды с необходимой температурой незначителен. Поэтому даже на участке выхода термоклина на грунт благоприятные условия для развития эмбрионов не создаются, поскольку температура под влиянием внутренних волн и ветров в течение короткого времени значительно изменяется.

Нерест осенней сельди. Зависимость скорости развития гонад от температуры в месте обитания рыбы существует и у осенних сельдей. Производители младших возрастных групп осенних сельдей нагуливаются на небольших глубинах и при более высоких температурах, чем старшие сельди. Поэтому их гонады развиваются быстрее, чем у производителей старших возрастных групп, и нерестятся они в начале нерестового периода (табл. 47).

Осенняя сельдь Рижского залива держится летом в придонных слоях воды, где температура более низкая, чем в местах обитания морской осенней сельди. По-видимому, из-за этого развитие гонад осенней сельди Рижского залива происходит медленнее и она нерестится позже осенней сельди открытых районов Балтики.

Т а б л и ц а 47. Возрастной состав осенней сельди в сетных уловах на нерестилищах в Рижском заливе в 1960 г., %

Месяц	Число	Возраст, годы							
		3	4	5	6	7	8	9	10+
Август	7	2	87	6	4	—	—	—	1
	15	—	91	5	2	1	—	—	1
	26	1	67	6	13	3	3	1	6
Сентябрь	2	1	75	10	11	1	1	—	1
	10	1	66	10	17	3	1	1	1
	24	—	32	14	24	14	6	7	3
Октябрь	11	4	58	13	20	—	1	1	3
	24	1	31	12	29	7	3	6	11

В начале нереста осенней сельди, когда в уловах на нерестилищах значительную часть составляют особи с половыми продуктами на III и IV стадиях зрелости, на нерестилищах царит еще летняя гидрологическая ситуация (см. рис. 54). В это время сельдь может нереститься на склонах банок далеко от берега, где на грунт выходит термоклин и создает ограниченный участок дна с приемлемой для нереста температурой. На том же месте в начале осеннего нереста наблюдается и максимум численности науплиев копепод (см. рис. 55), являющихся пищей сельди после перехода на экзогенное питание. Этот максимум возникает из-за большого количества первичной продукции, возникающей в условиях летнего дефицита биогенов на таких участках (склоны банок и береговой склон), где в результате интенсивного смешивания водных слоев ниже и выше термоклина биогены поступают из нижнего слоя в верхний.

Массовый нерест осенней морской сельди начинается после первого осеннего шторма, который в Рижском заливе обычно бывает в конце августа. Во время шторма вода на нерестилищах перемешивается до глубины 20–25 м, а слои воды выше этой глубины обогащаются кислородом и приобретают одинаковую температуру. После шторма гонады сельди быстро переходят на V стадию зрелости и наблюдается массовый нерест. После этого сельдь продолжает откладывать икру на склонах банок на меньших глубинах и выбирает для нереста участки с более высокой температурой (до 16,5 °С).

Нерест осенней сельди Рижского залива начинается обычно в сентябре. В течение всего нерестового периода на более глубоких нерестилищах, в центральной части Рижского залива, преобладает морская осенняя сельдь, а ближе к берегу островов и материка доминирует сельдь Рижского залива. Ее младшие возрастные группы откладывают икру ближе к берегу, чем старшие. Интенсивный нерест падает на

конец сентября и первую половину октября, когда основная продукция молоди зоопланктона перемещается с банок на береговой склон, в том числе на береговые склоны островов. При этом указанную продукцию составляет молодь акарции (*Acartia bifilosa*) и эвритеморы (*Eurytemora hirundoides*) (см. рис. 56). К этому времени температура на береговом склоне становится ниже, чем в открытом море, поэтому икрометание происходит преимущественно на склонах островов, обращенных к морю. Но в то же время на гребнях банок, находящихся дальше в море, где благоприятная температура, продолжается нерест морской сельди. Малоинтенсивный нерест осенней сельди продолжается до начала морозов, когда температура в море падает до 5 °С.

Нерест сельди в Балтийском море. Почти во всех частях Балтийского моря, за исключением некоторых районов Восточного побережья и южных районов Балтики, есть много благоприятных мест для икрометания сельди. Чем дальше от датских проливов на восток и север, тем позже начинается нерест весенней сельди и раньше нерест осенней [88, 102, 161, 173, 190, 220, 235, 274, 290 и др.] .

Подобно атлантической сельди [156] популяции весенней и осенней сельдей Балтийского моря адаптированы к использованию во время личиночного развития определенных максимумов продукции. Время весеннего максимума первичной продукции связано с интенсивностью солнечной радиации и достижением стабильности в поверхностных слоях воды, т. е. косвенно и с температурой [129, 155, 194]. Оно наступает раньше всего в западной и южной частях моря — в марте и начале апреля [287], где и температура раньше всего поднимается до уровня, необходимого для начала нереста балтийской сельди. Относительно мягкие температурные условия зимой вызывают созревание гонад весенней сельди в этих районах раньше, чем в более северных частях Балтики, и поэтому нерест весенней сельди начинается в западных и южной частях моря, а затем распространяется по мере возникновения благоприятной для нереста температуры за волной повышения первичной продуктивности на восток и север. В наиболее северной части Балтийского моря — в Ботническом заливе — нерест весенней сельди начинается в мае — июне [161], и в это же время здесь наблюдается максимум первичной продукции [128, 210].

Осенняя морская сельдь адаптирована к использованию пика численности молоди копепод, возникающего после осеннего максимума первичной продукции. Так как предпосылкой появления осеннего максимума первичной продукции является приток биогенов в поверхностный слой после исчезновения слоя температурного скачка [194] и падение температуры поверхностного слоя начинается с севера и распространяется на юг, то совершенно естественно, что морская осенняя сельдь нерестится в северных районах моря раньше (август — сентябрь), чем на юге и западе (октябрь — ноябрь) [274]. Размножение осенней

морской сельди происходит в таких местах, где в условиях летнего дефицита биогенов в поверхностном слое она в большем количестве поднимается в верхние слои из-под термоклина, т. е. на склонах банок, внешних склонах островов и др.

Переход на экзогенное питание личинок осенней заливной сельди, по-видимому, не связан с определенным пиком численности молоди копепоид и, следовательно, максимумом первичной продукции. Эта группировка размножается в Рижском заливе во второй половине сентября и в октябре. К заливной сельди предположительно относится (по времени нереста) и осенняя сельдь, исследованная Ф. Халлингом [166] в районе Аландских островов.

В зависимости от продолжительности периода между весенним и осенним максимумами первичной продукции в разных частях Балтийского моря промежуток между нерестом весенних сельдей и осенней морской сельдью (размножение которых привязано к определенным максимумам продукции) к северу сокращается. Результаты изучения зависимости времени нереста балтийских сельдей от температуры воды показывают, что в северной части Ботнического залива нерестовые периоды весенних и осенних сельдей могут в определенной степени совпадать. Поэтому кажется, что возможно репродуктивное смешивание осенней морской и весенней сельдей к северу. Однако реальные возможности их репродуктивного смешивания незначительны, поскольку численность осенней сельди в Балтийском море к северу значительно сокращается и в запасах сельди Ботнического залива осенняя морская сельдь может составлять некоторую долю только в периоды значительного потепления климата; в таком случае в этом районе, вероятно, изменяется динамика первичной продукции и смещаются нерестовые периоды группировок сельди.

Для обеспечения эмбрионов необходимым количеством кислорода сельдь откладывает икру в местах интенсивного движения воды. В турбулентной прибрежной зоне избежать массовой гибели потомков от недостатка кислорода из-за заиливания позволяет живая растительность, которая является хорошим субстратом для развития икры. В разных районах Балтийского моря сельдь откладывает икру на растения разных видов. В Северо-Восточной Балтике эмбрионов весенней сельди часто можно обнаружить на красных (*Ceramium*, *Polysiphonia*, *Sphacellaria*, *Furcellaria*) и бурых (*Fucus*) водорослях, на камнях, раковинах мидий и баянусов. В районе Аскэ, у берегов Швеции, весенняя сельдь откладывает икру на зеленые, бурые и красные водоросли (*Pilayella littoralis*, *Fucus vesiculosus*, *Ceramium*), на высшие растения (*Zannichellia*, *Protamogeton*, *Zostera* и др.), а также на раковины (*Mytilus edulis*), песок и камни (кроме глинистых и илистых грунтов) [133, 136].

В районе архипелага Турку икра весенней сельди найдена на

Enteromorpha, Monostroma и на Cladophora, а также на камнях. В районе нерестилищ весенней сельди у восточного побережья открытого моря доминирует в качестве субстрата для икры *Furcellaria fastigiata*. В устье р. Слизн икра весенней сельди обнаружена на *Potamogeton* [190]. Осенняя сельдь, нерестящаяся в более глубоких слоях, откладывает икру на невысокие красные водоросли, раковины моллюсков и другой субстрат в местах интенсивного движения воды.

Разные популяции нерестятся на нерестилищах с разной глубиной. У большинства популяций весенней сельди нерестилища располагаются на глубине от 3 до 15 м, у осенней сельди — в основном на глубине 10–20 м. Глубина нерестилища зависит от подходящего субстрата, температуры и кислородного режима в районе берегового склона.

По плотности икры на субстрате данных мало. Г. Анээр и др. [136] нашли, что в прибрежных водах Швеции, в районе Аскэ, среднее количество икринок весенней сельди на 1 м² было в 1982 г. 362 750 шт. и достигало на определенном нерестилище до 747 000 шт. А в районе архипелага Турку плотность икры весенней сельди варьировала в мае 1981 г. от 0 до 15 тыс. шт./м² [267]. В северо-западной части Финского залива (архипелаг Таммисаари) количество икры на 1 м² в мае 1982 г. превысило 1 млн. шт. и достигло в среднем за сезон нереста на выбранных двух полигонах 445 и 1861 икринок на 1 м² [247].

Икра размещается на субстрате, как правило, в один слой. Однако, как и в районе Аскэ, в бухте Пярну обнаружены и многослойные кладки.

Основная часть популяций балтийской сельди нерестится в естественных условиях при солености 3–7 ‰. Только в западной части Балтийского моря, включая Кильский канал, сельдь начинает нереститься лишь тогда, когда соленость превышает 5 ‰ [204, 309 и др.]. По-видимому, во всех районах Балтийского моря осенняя сельдь нерестится при более высокой солености (в западном — при 16–20 ‰ [204, 309] в южном, центральном и северном — при 5–7 ‰), чем весенняя.

ОСНОВНЫЕ ЕСТЕСТВЕННЫЕ ФАКТОРЫ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОКОЛЕНИЙ

Естественные колебания численности и биомассы популяции происходят посредством изменения численности поколений, темпа роста и естественной убыли. Наиболее важным механизмом регуляции численности является регуляция величины популяции изменением численности поколений. Факторы, регулирующие численность поколений у рыб, можно разделить на две группы: зависящие от плотности (количества) потомков в ареале, т. е. от численности производителей, их плодовитости и качества половых продуктов; зависящие от изменения окружающей среды во время возникновения поколения, особен-

но изменения параметров продукционных циклов и степени их совпадения с переходом личинок на экзогенное питание.

Такое разделение факторов в некоторой степени искусственное. Мы применяем его только для удобства рассмотрения отдельных аспектов взаимосвязи численности эмбрионов и личинок с биологической емкостью их ареала с полным пониманием того, что они представляют только разные случаи изменчивости названного комплекса.

Зависимость численности поколений от количества выметанной икры. На то, что численность поколений некоторых группировок сельди связана с численностью производителей и их плодовитостью, указывает Э. Леа [213]. Ю. Ю. Марти утверждает, что в условиях современного интенсивного промысла нельзя игнорировать воспроизводительную способность, особенно у морских сельдей, имеющих небольшую плодовитость и полициклический нерест, несмотря на то что при объяснении флюктуаций поколений необходимо придавать большое значение выживанию икры и личинок [224, 225].

Относительно связи численности поколения балтийской сельди с численностью родительского стада мнения авторов расходятся. Например, Р. Кэндлер [207] отрицает существование такой связи. М. Н. Лишев [52] считает, что в 50-х и начале 60-х годов численность поколений сельди Рижского залива и Северо-Восточной Балтики в значительной степени определялась численностью производителей, а условия жизни молодежи оказывали на численность поколения небольшое влияние. Существование зависимости численности потомков весенней сельди Финского, Рижского и Вислинского заливов и открытой части Северо-Восточной Балтики от численности родительского стада констатирует и Л. А. Раннак [271]. Однако она подчеркивает, что большое влияние на численность поколений оказывают и условия среды во время формирования численности поколения [89, 270, 271].

Степень зависимости численности поколений от количества откладываемой икры можно оценить, только учитывая конкретные условия в ареале определенной популяции. Численность возникающих поколений ограничена емкостью (термин использован в смысле, указанном В. Е. Заикой [29]) ареала воспроизводства популяции в отношении эмбрионов и личинок. Варьирующая из года в год и в течение определенного сезона размножения емкость ареала воспроизводства определяется абиотическими (в том числе объеме водной среды или площади дна) условиями, к которым конкретная популяция адаптирована при прохождении данного этапа развития, и биотическими (в том числе уровнем продукции в пищевых цепях, к которым адаптированы личинки сельди) условиями среды в упомянутом объеме водной среды (или площади дна) для развития популяции на данном онтогенетическом этапе.

При избытке эмбрионов и личинок, учитывая емкость ареала вос-

производства конкретной популяции, часть их погибает по различным причинам и на разных стадиях онтогенеза: эмбрионы — в многослойных кладках икры; личинки — при недостатке пищи; эмбрионы и личинки — под воздействием блезней и др. При этом смертность носит компенсирующий характер, увеличиваясь с увеличением плотности эмбрионов, личинок и молоди [143, 156, 280 и др.] .

При определенной численности родительского стада количество продуцируемых им гамет соответствует той численности эмбрионов и личинок, которые при средних условиях способны выжить в ареале воспроизводства популяции. При этом смертность, зависящая от плотности, исчезает. При дальнейшем уменьшении численности и биомассы родительского стада оно при средних условиях среды не в состоянии продуцировать достаточное количество гамет для использования всей емкости ареала воспроизводства популяции.

Зависимость численности поколений тихоокеанской сельди от численности родительского стада установлена Т. Ф. Качиной [34]. В годы высокой численности родительского стада численность поколений определяется условиями среды в период раннего развития поколения, а в годы низкой численности нерестового запаса решающим фактором становится биомасса производителей. Определение величины такой биомассы родительского стада, при которой количество продуцируемых гамет при средних условиях среды соответствует емкости ареала в отношении эмбрионов и личинок и обеспечивает нахождение популяции в уравновешенном состоянии, имеет очень большое значение. Указанную биомассу можно принять в качестве порогового значения биомассы нерестового запаса, при котором при средних условиях среды еще в состоянии полностью использовать емкость ареала популяции и поддерживать свою биомассу на одном уровне. Поэтому при сокращении запаса до порогового значения, а для уменьшения риска уже при более высокой биомассе промысел запаса необходимо прекращать.

Несмотря на теоретическую ясность проблемы и выработку соответствующих, логически обоснованных моделей зависимости численности поколений от численности отложенной икры (или биомассы нерестового стада) изучение указанной зависимости на материале, собранном в конкретных популяциях рыб (в том числе сельдей), позволяло констатировать, что эти зависимости проявляются или очень слабо, или вообще не проявляются [34, 35, 117, 143, 271, 280, 289 и др.] . Это указывает на то, что в конкретных условиях, варьирующих из года в год, вычисленная для константных внешних условий (для константной емкости ареала обитания эмбрионов и личинок) зависимость численности поколения (потомков) от численности отложенной икры обнаруживает большие колебания. Причиной этого, вероятно, является изменчивость условий среды, вызывающая колебания в емкости ареала

Т а б л и ц а 48. Соотношение численности двухгодовиков весенней и осенней сельдей и количества отложенных икринок в разных районах моря, $\times 10^{-4}$

Год рождения поколения	Весенняя сельдь					Осенняя сельдь Рижского залива
	Восточной части Ботнического залива*	О-ва Хийумаа	Южного побережья и восточной части Финского залива	Рижского залива	Западных районов Балтики*	
1948	—	1,43	—	—	—	—
1949	—	1,18	—	—	—	—
1950	—	0,73	—	—	—	—
1951	—	0,71	2,41	—	—	—
1952	—	0,39	1,35	—	—	—
1953	—	0,43	1,63	—	—	—
1954	—	0,40	0,97	—	—	—
1955	—	0,50	1,75	—	—	—
1956	—	0,10	0,79	—	—	—
1957	—	0,47	1,90	—	—	—
1958	—	0,41	0,69	1,27	—	1,28
1959	—	0,98	1,66	1,43	—	0,03
1960	—	0,15	0,47	0,45	—	0,40
1961	—	0,64	1,51	2,21	—	0,75
1962	—	0,31	0,60	1,75	—	0,07
1963	—	0,24	0,83	0,97	—	0,15
1964	—	0,75	2,60	1,60	—	1,08
1965	—	0,32	0,62	0,79	—	0,43
1966	—	0,38	0,55	0,47	—	0,61
1967	—	1,14	3,90	1,63	—	0,05
1968	—	0,20	0,61	1,28	—	0,02
1969	—	0,28	0,37	1,14	—	0,03
1970	—	0,79	1,91	2,12	0,34	2,06
1971	—	0,35	0,70	0,62	0,26	3,36
1972	—	0,41	0,67	0,44	0,18	5,31
1973	0,60	0,29	0,48	1,00	0,20	1,25
1974	0,38	0,16	0,34	0,57	0,22	0,31
1975	0,66	0,77	1,38	3,22	0,25	0,06
1976	0,20	0,20	0,31	0,64	0,63	0,02
1977	0,17	0,17	0,53	0,42	1,23	0,01
1978	0,24	0,29	0,65	0,27	0,35	—
Среднее	0,38	0,50	1,15	1,16	0,41	0,86
Соотношение максимального и минимального значений	3,9	14,3	11,2	11,9	6,8	531

* Численность возрастных групп сельди взята из отчета Рабочей группы по пелагическим рыбам Балтийского моря [182].

ла размножения популяции как в течение определенного сезона размножения, так и между разными сезонами в долгопериодном аспекте.

Поскольку практически в каждый период размножения встречается новая комбинация условий среды, определяющих характерную емкость в отношении потомков в районе воспроизводства, то даже при близких численностях родительского стада в разные годы могут возникать поколения разной численности. Поэтому для определения кривой многолетней средней зависимости численности поколений от численности родительского стада определенной популяции необходимы длительные наблюдения. А в случае возникновения необратимых изменений, изменяющих емкость ареала обитания эмбрионов и личинок, изменяются также основные параметры вышеуказанной зависимости.

Как и у других массовых рыб, у балтийской сельди, только небольшая часть потомков выживает до половой зрелости (табл. 48). У исследованных группировок среднее многолетнее значение этого соотношения варьирует от $0,38 \cdot 10^{-4}$ до $1,15 \cdot 10^{-4}$. Но в разные годы и в разных популяциях конкретные значения этого соотношения варьируют в широких пределах. При этом у весенней сельди они варьируют значительно меньше, чем у осенней. Это в основном зависит от variability условий среды в период формирования численности поколений и степени адаптации соответствующих группировок к условиям среды. Нельзя забывать о том, что у осенней сельди период формирования численности поколений значительно длиннее (8–9 мес), чем у весенней (до 2 мес).

Для группировок балтийской весенней сельди Финского, Рижского и Вислинского заливов и района о-ва Сааремаа зависимость численности икринок потомков от численности икры, отложенной производителями икры, определена Л. А. Раннак [271]. Зависимость численности потомков от биомассы нерестового запаса весенней сельди западных районов Балтики исследовалась О. Рехлином [277]. По данным этих авторов, обнаруживается значительный разброс точек, представляющих на графике эту зависимость. Все же у исследованных популяций (за исключением сельди о-ва Сааремаа) встречаются определенные промежутки биомассы нерестового запаса, или отложенной икры, при которых численность возникающих поколений наиболее высока.

На рис. 57 кривые представлены по средним зависимостям в классах с интервалами: $3 \cdot 10^{12}$ икринок в районе о-ва Хийумаа; $4 \cdot 10^{12}$ икринок в Финском заливе; $2 \cdot 10^{12}$ икринок в Рижском заливе. У весенней заливной сельди обнаруживается определенный интервал количества отложенной икры, при котором средняя численность поколений наибольшая (см. рис. 57). При больших количествах икры средняя численность новых поколений несколько уменьшается, что, вероятно, связано с увеличением компенсационной смертности.

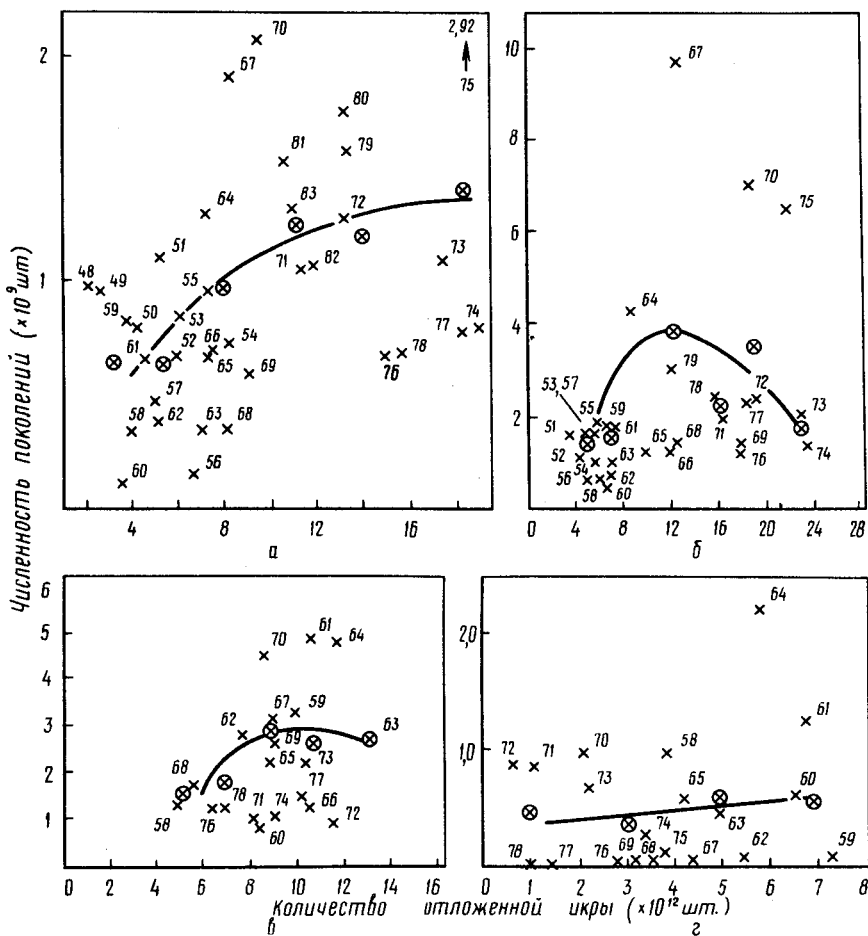


Рис. 57. Зависимость численности поколений весенних сельдей от количества отложенной икры в районе о-ва Хийумаа (а), Южного побережья и восточной части Финского залива (б), Рижского залива (в), и в популяции осенней сельди Рижского залива (г) (цифрами обозначен год проведения исследований)

У осенней сельди Рижского залива как урожайные, так и слабые поколения могут формироваться при малом и большом количестве отложений икры. С увеличением количества икры средняя численность новых поколений увеличивается (см. рис. 57).

У сельдей Финского залива и о-ва Хийумаа зависимость численности поколений от численности отложенной икры в разные годы разная и зависит от содержания биогенов в поверхностном слое воды в север-

ных районах Балтики [41]. Учитывая все изложенное выше, можно принять, что параметры среды в середине 60-х годов значительно изменились и это вызвало изменение емкости районов воспроизводства данных группировок.

Влияние условий среды. Изменения факторов среды в зоне размножения сельди могут быть кратковременными, которые можно считать случайными вариациями условий среды.

Под влиянием условий среды изменяется численность какого-то определенного поколения, обитающего в ограниченном районе. Относительная численность других поколений тех же популяций в последующие годы и соседних популяций в тот же год может существенно различаться (табл. 49), как у многих других видов рыб [156]. Одной из наиболее обычных причин таких колебаний урожайности поколений весенней сельди является степень совпадения периода перехода личинок на экзогенное питание с максимумом численности их кормовых организмов — наупший копепод, а также плотность наупший на нерестилищах в течение упомянутого максимума. Богатое поколение весенней сельди формируется только при раннем массовом развитии кормового зоопланктона (табл. 50). В этом случае уже во время перехода личинок, вылупившихся в числе первых, на экзогенное питание имеется достаточное количество корма. В случае низкой численности или запаздывания развития кормового зоопланктона возникает малочисленное поколение сельди, даже если количество предличинок оказалось очень высоким.

Т а б л и ц а 49. Численность поколений весенней и осенней сельдей в разных районах Балтийского моря

Год рождения поколения	Весенняя сельдь					Осенняя сельдь	
	Восточная часть Финского залива	Рижский залив	Северо-восточная часть открытого моря	Гданьский залив	Рюген	Северо-Восточная Балтика	Южная Балтика
1948		+	+	+		+	+
1949	+	+	+	+		+	
1950	±	±	±	+			
1951	+	+	+	+		—	
1952	±	—	±	+	+	±	±
1953	±	+	±	+	±	—	—
1954	—	—	±	+	±	+	+
1955	+	±	±	±	±	—	—
	+					—	

Год рождения поколения	Весенняя сельдь					Осенняя сельдь	
	Восточная часть Финского залива	Рижский залив	Северо-восточная часть открытого моря	Гданьский залив	Рюген	Северо-Восточная Балтика	Южная Балтика
1956	=	=	=	=	±	+	-
1957	+	+	±	=	±	-	+
1958	±	-	-	=	±	+	+
1959	+	+	+	-	+	-	+
1960	-	=	=	-	±	±	+
1961	+	+	+	-	+	+	+
1962	-	+	±	±	+	=	-
1963	-	±	-	+	±	-	-
1964	+	+	+	+	±	+	+
1965	±	-	±	±	+	±	±
1966	±	-	±	+	+	±	±
1967	+	+	+	+	+	-	-
1968	-	-	-	+	+	=	-
1969	-	±	±	+	+	=	-
1970	+	+	+	+	±	+	-
1971	-	-	±	+	±	+	-
1972	±	-	±	+	-	+	-
1973	±	±	±	+	-	±	-
1974	-	-	-	+	-	±	-
1975	+	+	+	+	-	-	-
1976	-	-	-	+	+	-	-
1977	±	-	±	±	+	=	-
1978	-	-	-	-	-	=	-
1979	+	+	+	-	+	=	-
1980	±	-	+	+	-	-	-

Примечание. + — очень урожайное поколение; ± — урожайное поколение; ± — среднее по урожайности поколение; - — ниже среднего по урожайности поколение; = — бедное по урожайности поколение.

Кроме колебаний численности поколений под влиянием обычных кратковременных вариаций в условиях среды встречаются долгие изменения в состоянии запасов и, следовательно, в урожай-

Т а б л и ц а 50. Численность кормового зоопланктона и личинок весенней сельди на нерестилищах в бухте Пярну и относительная численность (1 – среднее) поколений весенней сельди Рижского залива в разные годы

Численность организмов	Месяц	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
Науплии	Май	34,5	9,8	50,0	4,3	4,8	3,0	8,7	5,0	2,0	4,0
копепод, тыс. шт./м ⁻³	Июнь	88,2	22,1	45,0	31,4	12,8	9,0	36,9	6,1	18,7	10,2
	Июль	32,7	35,0	10,8	32,8	29,7	32,4	25,0	14,6	13,0	16,8
Личинки сельди, шт./100 м ³		98,0	24,0	142,0	51,6	37,4	138,5	96,2	28,4	178,2	82,6
Относительная численность поколения		1,0	0,4	2,5	0,5	0,6	0,6	0,8	0,7	0,9	0,6

ности поколений. Они известны у многих видов рыб [8, 25, 35, 157, 175, 220, 286, 289 и др.].

Долгопериодный низкий или высокий уровень запасов вызван продолжительным отклонением условий среды в определенном направлении, в результате чего возникают бедные или богатые поколения одной или разных популяций (см. табл. 49).

В течение последних 30 лет такие периоды были хорошо выражены у весенней сельди Южной Балтики, нерестающейся в Гданьском заливе и у осенней сельди Южной Балтики. У популяций северных районов открытой Балтики и заливной сельди (например, морская весенняя сельдь Северо-Восточной Балтики) периодичность возникновения урожайных и неурожайных поколений проявляется менее четко.

Периоды хорошего или плохого состояния запасов можно связывать с изменением экосистемы под влиянием периодических изменений климата [8, 25, 32, 157 и др.]. В периоды изменения климата в сторону, благоприятствующую расширению ареала и интенсификации потока энергии в пищевых цепях, в которые включена и к которым приспособлена конкретная популяция, запас популяции увеличивается и держится на высоком уровне. При изменении климата в другую сторону численность популяций сокращается.

О механизме зависимости численности поколений от условий среды.
Концепция критического периода. Отход особей (в среднем от нескольких десятков тысяч эмбрионов от одной пары производителей до двух половозрелых рыб при уравновешенном состоянии популяции) происходит у рыб в основном в течение личиночного периода жизни [227]. И. Иорт, исследуя причины флюктуации численности поколений норвежской сельди и трески, выдвинул концепцию о существовании так называемого критического периода во время перехода личинок на экзогенное питание [175]. Он установил, что численность поколения определяется обеспеченностью пищей и, следовательно, величиной смертности личинок от недостатка пищи в этот период. Установив, что 94 % личинок гибнут при длине тела от 10 до 12 мм, О. Драге-зунд и О. Наккен подтвердили существование критического периода у норвежской сельди [158].

Численность поколений весенних и осенних сельдей Балтийского моря заметно варьирует как по районам моря, или по популяциям, так и из года в год. При этом вариации численности поколений одного года в разных частях моря у весенней сельди больше, чем у осенней (см. табл. 49).

Большинство исследователей видят причину колебаний численности поколений балтийских сельдей в изменениях условий среды, и в первую очередь тех, от которых зависит питание личинок [29, 49–51, 89, 93, 102, 130, 173, 190, 269, 270, 275 и др.]. На зависимость численности поколений весенней сельди от условий питания личинок в период пере-

хода на активное питание указывают Л. Н. Лисивненко и М. Н. Лишев [49, 50, 218]. Они установили, что урожайные поколения весенней сельди формируются в Рижском заливе в том случае, если численность науплиев и копеподитных стадий копепод на нерестилищах сельди в июне—июле выше 14—15 тыс. экз./м³. Л. Раннак и М. Симм [273] установили тесную зависимость между численностью поколений весенней сельди Рижского залива (y) и количеством кормовых организмов на одну личинку во время максимума численности личинок на нерестилищах (x). Указанная зависимость выражается формулой $y = 1,1303x + 0,3184$ ($r = 0,84$; $P < 0,01$).

Для изучения существования у группировок сельди периода с высокой элиминацией при переходе на экзогенное питание, в течение которого определяется численность поколения, была исследована корреляция между количеством личинок в уловах сетью Гензена на нерестилищах по размерным группам и численностью соответствующих поколений в промысловых уловах (табл. 51, 52). Как у весенней сельди Рижского залива, так и у осенней сельди Северо-Восточной Балтики коэффициенты корреляции между количеством предличинок и личинок

Т а б л и ц а 51. Среднее число предличинок и личинок весенней сельди в 10-минутных уловах сетью Гензена, улов нерестовой сельди ставными неводами в бухте Пярну и относительная численность поколений весенней сельди в Рижском заливе

Год рождения поколения	Среднее число предличинок размером 5—9 мм, шт.	Среднее число личинок, шт.		Улов в бухте Пярну, т	Численность поколений в индексах (1 — среднее)
		10—16 мм	17 мм и более		
1959	4,8	17,2	13,6	6,820	1,36
1961	2,3	3,4	2,6	5,595	2,08
1962	10,1	34,2	13,8	6,872	1,21
1963	17,5	18,0	2,2	13,891	1,13
1964	76,6	31,2	6,9	12,047	1,88
1965	52,7	47,0	17,3	10,291	0,90
1966	19,1	15,3	2,1	8,947	0,53
1967	8,3	22,9	12,2	9,987	1,31
1968	42,6	64,5	10,9	8,609	0,72
1969	80,4	71,4	18,2	5,780	1,13
1970	19,2	11,4	5,9	5,780	1,90
1971	50,7	32,9	5,4	6,518	0,44
1972	54,8	32,8	3,1	7,336	0,41
1973	120,3	95,4	14,3	7,356	0,95
1974	19,9	39,9	6,2	7,866	0,42
1975	82,1	228,3	80,6	5,987	2,50
1976	49,8	84,2	8,0	6,534	0,42
1977	57,0	34,1	11,9	6,110	0,58

размером до 10 мм и численностью соответствующего поколения низкие (соответственно $r = 0,12$ и $r = -0,08$). У весенней сельди указанный коэффициент корреляции с увеличением размера личинок растет. Коэффициент корреляции численности поколения весенней сельди Рижского залива в промысловых уловах с количеством личинок размерной группы 11–16 мм равен 0,42 ($P < 0,05$), а размерной группы 17 мм и более — 0,61 ($P < 0,01$).

Т а б л и ц а 52. Среднее число предличинок и личинок осенней сельди в 10-минутных уловах сетью Гензена, улов нерестовой сельди сетями у о-ва Кихну и относительная численность поколений осенней сельди в Рижском заливе

Год рождения поколения	Среднее число предличинок ≤ 10 мм, шт.	Среднее число личинок ≥ 11 мм, шт.	Улов в районе о-ва Кихну, т	Численность поколений в индексах (1 – среднее)
1958	34,0	3,7	689	1,67
1959	94,8	5,8	670	0,12
1960	6,7	0,3	389	1,06
1961	7,7	2,2	392	1,90
1962	15,3	15,5	458	0,15
1963	0,8	2,2	264	0,39
1964	1,3	2,3	416	3,54
1965	3,0	1,3	404	1,00
1966	1,8	16,9	257	0,69
1968	13,9	1,6	228	0,03
1969	7,1	6,1	181	0,09
1970	89,7	1,4	386	1,65

Близкими к упомянутым расчетам являются данные, полученные Т. Л. Райдом [266], по связям численности младших (< 10 мм) и крупных (> 10 мм) личинок весенней сельди Финского залива с биомассой нерестового запаса и численностью возникающего поколения (рис. 58).

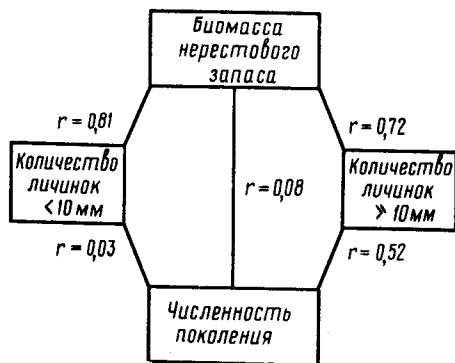


Рис. 58. Коэффициенты корреляции между биомассой нерестового запаса, численностью мелких и крупных личинок и урожайностью поколений у весенней сельди Финского залива [266]

Приведенные данные позволяют предположить, что в случае, если количество отложенной популяцией икры выше определенного порогового значения, численность поколений весенних сельдей определяется в период от вылупления до стадии личинки длиной 11—16 мм, т. е. в период их предличиночного развития и перехода на экзогенное питание.

3902
Т. Райд [266] на основе изменения соотношения массы и длины личинок весенней сельди Финского залива предполагает, что у них критический период наблюдается при размерах тела 8—12 мм. В этот период фактор кондиции у личинок наиболее низок (следовательно, элиминация наиболее высока). Коэффициент корреляции между количеством личинок осенней сельди Рижского залива размером 11 мм и более в уловах сетью Гензена на нерестилищах осенью и численностью соответствующего поколения в промысловых уловах недостоверен. Это не позволяет предполагать наличия у осенней сельди Северо-Восточной Балтики относительно короткого периода, величиной убыли в течение которого определяется численность поколения. В отличие от личинок весенней сельди личинки осенней сельди развиваются при низкой температуре, малой и очень изменчивой численности (в зависимости от температуры, которая в слоях обитания личинок осенней сельди зимой может падать до 0—2 °С) кормовых объектов. Поэтому в зависимости от условий среды (в основном от температуры) период потенциально высокой смертности длится у них предположительно от вылупления до начала следующего весеннего массового размножения копепод, которыми они питаются.

Следовательно, одним из наиболее важных условий, определяющих численность поколений сельди, является обеспеченность пищей. Обеспеченность пищей поколения зависит как от совпадения времени перехода личинок сельди на экзогенное питание с максимумом количества науплиев копепод, так и от высокой абсолютной численности конкретной генерации копепод.

Важным условием является постоянство обеспеченности поколения подходящей пищей в период личиночного развития, когда пища сельди очень однообразна и она не может переходить на другие кормовые объекты (в основном из-за их крупных размеров), как на более поздних этапах онтогенеза. По-видимому, влияние этого фактора на формирование численности поколений весенних и осенних сельдей различно. Весной, при постепенном повышении температуры и обилии корма, случаи резких сокращений численности определенных генераций копепод происходят значительно реже, чем в зимних условиях, когда условия обитания фито- и зоопланктона значительно хуже. Поэтому у весенней сельди судьба численности поколений решается в основном уже во время перехода личинок на экзогенное питание и позже она изменяется обычно мало. А у осенней сельди численность поколений может резко уменьшаться не только во время перехода на экзо-

генное питание, но и позже, в течение всего периода личиночного развития.

Несомненно, при формировании численности поколения определенного вида один фактор может оказаться основным. Но обычно его роль и значение других факторов варьируют по годам. В связи с этим необходимо подчеркнуть разнообразие механизмов (наряду с уже названными, важной частью которых является обеспеченность кормом), определяющих убыль в период эмбрионального и личиночного развития и формирующих таким образом численность поколений.

В отличие от данных Л. Н. Лисивненко [47], указывающих на низкую смертность эмбрионов балтийской весенней сельди на нерестилищах, мы нашли, что в конце нерестового периода на некоторых нерестилищах в бухте Пярну из-за быстрого развития сапролегнии на икре и значительного повышения температуры выше оптимального смертность сельди в конце эмбрионального развития повышалась до 25–30%. Д. М. Осейд [243] установил, что *Gammarus pseudolimnaeus* и *Asellus militaris* подавляют рост грибов на икре рыб. Не исключено, что и в Балтийском море успешность эмбрионального развития сельди в какой-то степени связана с численностью амфипод, которых в придонном слое прибрежной зоны обычно много. Следовательно, в зависимости от температурного режима, интенсивности ветров определенных направлений (вызывающих аэрацию воды на нерестилищах), распространения сапролегнии и состава других компонентов фауны и флоры, часть которых для сельди на ранних стадиях может оказаться паразитами, возбудителями болезней или потребителями эмбрионов (бельдюга, сиг), способность выживания эмбрионов сельди может в разные годы быть различной.

Элиминация личинок балтийских сельдей определяется не только условиями питания. Значительное сокращение численности личинок весенней и осенней сельдей происходит в размерных группах до 10–11 мм до перехода на экзогенное питание. Существенной причиной их смертности можно считать выедание хищниками и убыль от паразитов и болезней. Но, вероятно, основной причиной элиминации предличинок сельди следует считать морфологические или физиологические отклонения, не позволяющие им выживать даже в период эндогенного питания. На стадии резорбции желтка организму личинки предъявляются более высокие требования, чем в предыдущий период: личинка должна справляться с поиском, заглатывать и переваривать пищу. Те личинки, которые из-за морфологических или физиологических отклонений с этим не справляются, гибнут. На гибель личинок при переходе на активное питание по причине отклонений, возникших в эмбриональный период, указывает Л. А. Душкина [27]. Таким образом, на этой непродолжительной стадии реализуются в убыли те значительные отклонения выживших до личиночной стадии сельдей, которые

вызваны генетическими особенностями и физиологическим состоянием производителей или влиянием внешних факторов в течение более раннего онтогенеза. Но, с другой стороны, при учете возможных причин элиминации следует учитывать и то, что при неблагоприятных условиях среды и питания, летальными могут оказаться гораздо меньшие морфофизиологические отклонения, чем при благоприятных условиях.

Влияние метеорологических условий. Урожайность поколений сельди зависит в основном от условий эмбрионального развития и питания личинок. Количество корма для личинок определяется первыми звеньями цепи: концентрацией биогенов, особенно фосфатов, в поверхностном слое в районе нерестилищ; количеством световой энергии и температурой; величиной первичной продукции, т. е. численностью молоди зоопланктона, появившейся на 1,5 мес позже; численностью поколения балтийской сельди.

Численность поколения тесно связана с метеорологическими факторами, влияющими как на половозрелых рыб еще до нереста, так и на развивающиеся икру и молодь. Температура воды определяет не только темп обменных процессов. Очень важно то, что поверхностные слои воды Балтийского моря начинают приобретать вертикальную устойчивость, что является необходимым условием для начала весенней вспышки первичной продукции (обеспечивая фитопланктону нахождение в эуфотической зоне), при повышении температуры свыше $2,5^{\circ}\text{C}$ [129, 194].

Главным лимитирующим фактором, определяющим численность поколений осенней сельди, можно считать температуру зимой (табл. 53). Все урожайные поколения балтийской осенней сельди (поколения 1913, 1917, 1918, 1929, 1937, 1938, 1948, 1954, 1960, 1961, 1964 гг.) [130, 173, 270, 275] формировались в условиях теплой первой зимы. Средняя площадь льда в Балтийском море зимой при их формировании была 103 км^2 , или 54% от многолетней (1901–1980 гг.) средней. В Северной Балтике численность осенней сельди в общем ниже, чем в более южных районах моря. Все же, относительная численность поколений осенней сельди в период 1952–1970 гг. в разных частях Балтийского моря в основном совпадает (см. табл. 49). Исключением является поколение 1959 г., которое было в Южной Балтике урожайным [258], а в Северной Балтике, в связи с суровой зимой 1959–1960 г. — бедным. Однако в 70-е годы несоответствие численности поколений осенней сельди между Южной и Северной Балтикой увеличилось. В период с теплыми зимами (1971–1973 гг.) в Рижском заливе возникли относительно урожайные поколения осенней сельди. Значение осенней сельди повысилось и в открытой части Северной Балтики (табл. 54). А в Южной Балтике урожайных поколений осенней сельди в 70-е годы не возникло. Причиной этого может быть депрессивное состояние за-

пасов осенней сельди Южной и Западной Балтики из-за высокой смертности молоди, вызванное влиянием промысла [278] и, что, вероятно, важнее, выеданием треской. В Южной Балтике численность трески в первой половине 70-х годов была уже высока, в отличие от Северной Балтики, куда она многочисленно вторглась в 1975–1977 гг.

Численность поколений весенней сельди при нормальном состоянии экосистемы и достаточной биомассе нерестового запаса зависит главным образом от температуры весной и от степени обогащения биогенами верхнего слоя моря в районе нерестилищ, до ранневесеннего пика первичной продукции. Существенна также глубина перемешивания воды на нерестилищах в период эмбрионального и личиночного развития сельди, что определяет емкость зоны их обитания. В ареале каждой популяции условия для обогащения поверхностного слоя биогенами и образования температуры воды разные. Поэтому динамика численности поколений весенней сельди в разных частях моря значительно различается. Из-за относительно большого количества популяций и зна-

Т а б л и ц а 53. Коэффициенты корреляции между численностью возникших в текущем году поколений весенней и осенней сельдей Рижского залива и условиями их формирования в 1951–1979 гг.

Фактор	Месяцы	Коэффициент корреляции с численностью поколений	
		Весенней сельди	Осенней сельди
Суммарная скорость ветров	I–III	-0,13	
западных	I–III	+0,51**	+0,01
восточных	I–III	-0,55**	+0,09
западных	IV–VI	+0,34	
восточных	IV–VI	-0,27	
западных	VIII–IX		+0,43*
восточных	VIII–IX		-0,17
западных	I–III следующего года		+0,41*
Температура воздуха	I–III	+0,36*	-0,18
Температура воздуха	I–III следующего года		0,48**
Температура поверхности воды	IV	+0,37*	
Температура поверхности воды	IV следующего года		+0,33*
Сток р. Пярну	III–V	-0,03	
Количество часов солнечного сияния	IV	+0,02	-0,14
	X	+0,27	-0,06

* $P < 0,05$.

** $P < 0,01$.

Т а б л и ц а 54. Динамика численности осенней сельди (по количеству особей в анализах) в траловых уловах в разных районах Балтики, %

Год	Открытая часть Северо-Восто- чной Балтики	Рижский залив	Финский залив	
			западная часть	восточная часть
1958		43,7		1,8
1959		38,5		
1960		31,5	14,2	
1961		34,4		
1962		33,3	6,0	
1963		25,9		
1964	7,7	23,4	1,5	
1965	4,0	23,7	2,4	0,9
1966		31,1	5,4	4,3
1967		46,7	6,8	3,8
1968		42,8	10,2	2,6
1969	3,3	18,0	5,2	0,5
1970	5,9	10,1	1,8	1,5
1971		5,5	1,7	1,0
1972	7,2	16,0	1,5	0,7
1973	11,0	27,0	4,0	1,3
1974	16,3	34,2	5,1	2,2
1975	10,7	42,0	5,3	4,0
1976	5,5	26,7	3,5	1,8
1977	5,7	16,2	2,5	0,5
1978	4,5	5,8	2,6	0,8
1979	3,4	5,1	1,6	0,3
1980	5,3	1,9	1,4	0,2
1981	2,0	2,4	1,3	0,8
1982	1,5	1,2	1,0	0,1

чительных различий в условиях среды в районе их размножения в прибрежной зоне, возможностей для возникновения урожайного поколения одновременно у всех или большинства популяций балтийской весенней сельди меньше, чем у осенней сельди. Урожайные поколения ряда популяций весенней сельди возникли, например, в 1949, 1964, 1967, 1970 и 1975 гг.

По основному механизму обогащения биогенами поверхностного слоя моря для весеннего максимума биологической продукции в районе нерестилищ популяции балтийской весенней сельди можно условно подразделить на две группы.

1. Популяции, размножающиеся в прибрежной зоне открытого моря недалеко от глубин (например, сельди Южной Балтики). Биогены, создающие основу максимума продукции, определяющего численность поколений сельди, происходят в основном из глубин, и для их обильного выноса из-под галоклина перед нерестовым периодом необходим приток каттегатских вод. В период малого речного стока, с конца

30-х годов до середины 50-х годов и с начала 60-х годов до второй половины 70-х годов [195], условия для размножения таких популяций улучшились (см. табл. 49). В период большого речного стока, с середины 50-х годов до начала 60-х годов, активность притоков каттегатских вод и их роль в обогащении верхнего слоя моря биогенами, уменьшаются. В такие периоды численность поколений этой группы популяций в общем уменьшается.

2. Популяции, размножающиеся дальше от впадин открытой Балтики, в прибрежной зоне обширного гомогалинного слоя (в основном заливные сельди). Численность поколений этих популяций зависит главным образом от биогенов, происходящих из гомогалинного слоя (куда они попали с более ранними выносами из глубинного слоя, с конвективным перемешиванием или речным стоком). Основной предпосылкой для формирования урожайных поколений таких популяций является интенсивная ветровая деятельность, сопровождаемая обычно повышенным речным стоком.

Однако у большинства популяций в определении успешности репродукции большое значение имеют оба механизма обогащения поверхностного слоя биогенами.

Зависимость численности поколений от некоторых гидрологических и метеорологических факторов изучена у весенней и осенней сельдей Рижского залива и весенней сельди Финского залива.

Численность поколений весенней сельди указанных популяций находится в наиболее тесной положительной корреляции с суммарной скоростью западных ветров с января по март, с температурой воздуха зимой и с температурой поверхностного слоя моря в апреле, а отрицательно коррелирует с интенсивностью восточных ветров с января по март (см. табл. 53). Численность поколений весенней сельди Финского залива коррелирует положительно еще с температурой верхнего 60-метрового слоя воды в заливе летом ($r = 0,85$). Численность поколений осенней сельди коррелирует положительно с температурой воздуха зимой, с интенсивностью западных ветров в период нереста и зимой, и с температурой воды в апреле, во время личиночного развития поколения.

Следовательно, можно предполагать, что численность поколений как весенней, так и осенней сельди связана с метеорологическими и гидрологическими условиями главным образом зимой и ранней весной. А все перечисленные зимние и весенние гидрометеорологические условия, которые коррелируют с численностью поколений сельди на уровнях $P < 0,05$ и $P < 0,01$, также находятся между собой в тесной корреляции ($P < 0,01$), и их можно рассматривать комплексно.

С точки зрения условий формирования численности поколения осенней сельди предыдущего года и поколения весенней сельди текущего года комплексы зимних условий 1952--1979 гг. можно подразделить на три группы (табл. 55).

Т а б л и ц а 55. Зависимость численности поколений весенней и осенней сельдей Рижского залива от типа атмосферного переноса в зимний период

Год	Скорость ветров, % от суммы		Сумма сред- немесячных температур воздуха в январе-мар- те, °С	Численность поколений сельди по 5-балльной шкале	
	Западные	Восточные		осенней предыдущего года	весенней теку- щего года
1952	33,9	19,7	-10,8	2	1
1953	51,7	26,5	-11,0	4	4
1954	25,6	44,4	-17,2	1	1
1955	53,5	25,6	-11,8	4	3
1956	28,2	48,3	-21,6	1	1
1957	50,0	23,9	-5,0	5	5
1958	37,1	42,8	-16,5	2	2
1959	54,1	19,2	-0,9	4	4
1960	20,2	42,2	-19,5	1	1
1961	69,3	8,9	+1,8	3	5
1962	37,9	22,6	-9,3	5	4
1963	30,9	43,7	-25,3	1	3
1964	53,0	26,4	-14,7	1	5
1965	38,6	24,9	-10,9	5	3
1966	37,2	45,3	-20,1	2	1
1967	38,1	30,3	-10,8	2	4
1968	43,8	31,2	-15,0	1	2
1969	14,6	59,9	-23,8	1	3
1970	27,4	47,4	-21,1	1	5
1971	43,0	36,3	-5,7	4	1
1972	20,3	60,7	-11,2	4	1
1973	44,7	24,9	-2,0	4	3
1974	27,3	46,4	-1,2	3	1
1975	58,3	17,7	+1,6	2	5
1976	45,5	27,3	-15,2	1	1
1977	24,2	46,4	-12,0	1	2
1978	26,5	46,3	-12,9	1	1
1979	32,5	46,6	-17,9	1	3

1. Благоприятные для формирования урожайных поколений весенней и осенней сельдей зимы со значительным преобладанием западных ветров. В эти зимы интенсивность восточных ветров небольшая и температура воздуха относительно высокая.

2. Холодные зимы с преобладанием восточных ветров влекут за собой формирование бедных поколений осенней и обычно также весенней сельдей.

3. Зимы смешанного типа в период с 1952 по 1979 г. не имели однозначного влияния на урожайность поколений.

Зимы первого типа создают благоприятные условия для формирования урожайных поколений обеих группировок. Из-за относительно высокой температуры личинки осенней сельди обеспечиваются хорошо-

ми условиями питания (более высокая численность кормовых объектов и благоприятные условия для усвоения пищи) в наиболее бедный кормом период, который сокращается из-за раннего повышения численности науплиев копепод весной при высокой температуре воды. В условиях зимней гомотермии сильные западные ветры перемешивают гомо- и гетерогалинные слои, в результате чего в поверхностный слой моря поступает большое количество фосфатов. А это в сочетании с положительной аномалией температуры воды весной (которое обычно имеет место после теплой зимы) и хорошим состоянием перезимовавшего родительского стада эвритеморы, является предпосылкой для формирования богатого поколения весенней сельди. Термический режим на нерестилищах и путях миграции молоди оказывает решающее влияние и на формирование численности поколений атлантическо-скандинавской сельди [104 и др.].

Следовательно, на успешность воспроизводства как весенней, так и осенней балтийских сельдей (особенно заливных популяций) существенное влияние оказывает доминирование над Балтийским морем во время создания предпосылок для размножения и в период формирования численности поколения условий атлантической или европеико-азиатской континентальной системы [32]. Балтийское море находится на стыке двух названных систем, и в разные годы климатические условия в этом районе могут быть ближе то к одной, то к другой из них. Размножение морских сельдей, относящихся к северно-бореальным компонентам морской фауны [97], географический центр семейства которых лежит в восточно-американской области [98], успешно проходит в Балтийском море в те годы, когда во время воспроизводства сельди господствуют климатические условия атлантической системы.

У осенней сельди наиболее уязвимая стадия развития — личиночная, так как она протекает в наиболее суровый сезон года. Поэтому для осенней сельди доминирование атлантического типа климата зимой важнее, чем для весенней сельди. В связи с этим в периоды доминирования холодных зим в запасах сельди значение осенней группировки сокращается.

При оценке влияния зимних условий на численность поколений сельди следует учитывать, что в районах, где сельдь питается холодноводными и реликтовыми ракообразными (в основном в северных районах Балтики, особенно в заливах), после суровых зим кормовая база улучшается [73] и это благоприятно отражается на качестве (температура роста, плодовитость и др.) родительского стада. Все это в холодноводный период лет больше благоприятствует весенней сельди, поскольку численность ее поколений только косвенно (через температуру воды весной) связана с термическим режимом зимой, а у осенней сельди эта зависимость прямая.

Численность поколений сельди зависит не только от метеорологических условий зимой, но и в нерестовый период (см. табл. 53). Сильные западные ветры перемешивают воду на нерестилищах, разрушают имеющийся там термоклин и тем самым расширяют зону с благоприятными условиями для икротения, эмбрионального и личиночного развития сельдей.

Установлено, что в северных и центральных районах Балтики годы формирования крупных по численности поколений таких двух наиболее важных планктоноядных видов, как весенней сельди и шпрота, за некоторым исключением, совпадают [185]. Это указывает на то, что численность этих поколений определяют одинаковые факторы — температура и концентрация биогенов в верхних слоях моря в районе нерестилищ.

Все сказанное выше не относится в равной степени ко всем годам рассмотренного периода. В табл. 55 хорошо прослеживаются изменения климата по годам и влияние такого изменения на численность поколений сельдей. В 50-е и начале 60-х годов наблюдалось чередование зим атлантического и континентального типов. Такая связь зимних температур с господствующими ветрами наблюдалась до конца 60-х годов. В начале 70-х годов это соотношение нарушилось и зимы, несмотря на господствующее направление ветров, с 1970 до 1975 г. были теплые. Нарушение указанного климатического комплекса вызвало, по-видимому, нарушение механизмов временной и количественной регуляции звеньев пищевой цепи, совпадения перехода личинок на экзогенное питание с максимумом науплиев копепод, а также механизма приспособительного соответствия полового цикла к условиям среды в ареале популяции. В период с 1971 по 1974 г. весенняя сельдь нерестилась раньше почти на месяц и из четырех поколений весенней сельди, возникших в этот период в Рижском заливе, три были бедными и только одно (1973 г.), которое сформировалось после зимы с нормальным комплексом климатических условий, оказалось средним. В центральных и северных районах Балтики в этот период крупных по урожайности поколений не было.

Следует отметить, что изменение климатических условий в 70-е годы вызвало серьезные последствия не только в репродукции весенней сельди центральных и северных районов Балтики, но и в репродукции балтийского шпрота, численность которого в эти годы значительно сократилась.

Кроме естественных факторов в последнее десятилетие все большее влияние на успешность репродукции сельди оказывает антропогенное загрязнение, сокращая в некоторых районах нерестовую площадь и ухудшая условия среды [135, 297 и др.]. С другой стороны, увеличивающаяся эвтрофикация повышает содержание биогенов в воде [229], которое сказывается на увеличении общей численности

поколений и сокращении зависимости их флюктуаций от таких естественных факторов, регулирующих обогащение биогенами поверхностного слоя моря в районе нерестилищ.

Численность поколений балтийских сельдей зависит в первую очередь от условий среды — емкости ареала популяции в отношении наиболее лимитированной условиями среды стадии онтогенетического развития сельди. Однако проявляется также связь между количеством выметанной икры и численностью возникающего поколения. Но следует иметь в виду, что проведенные до сих пор исследования выполнены в основном при изменениях, не выходящих за пределы нормальных колебаний в условиях среды и состоянии экосистемы, и в общем при достаточной для обеспечения формирования урожайных поколений продукции гамет. Поэтому пока еще не выявлено значение отдельных факторов в определении численности поколений в экстремальных условиях, например при хроническом дефиците гамет или при значительных отклонениях среды.

Глава 5.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗАПАСОВ БАЛТИЙСКИХ СЕЛЬДЕЙ

РАЗВИТИЕ ПРОМЫСЛА

Уловы. Уже с давних времен в хозяйстве жителей Северной Европы, особенно района датских проливов, Западной и Южной Балтики, важную роль играл лов сельди. Производство соленой сельди уже в 1368–1494 гг. в шведских поселках Фалстербу и Сканэр достигало в хорошие годы 3300–7600 бочек, а в 1537 г. только в поселке Фалстербу 9600 бочек [221]. Если учесть, что масса бочек составляла 100 кг, то производство сельди приблизительно сравнимо с уловами ее в этих районах в настоящее время. Несомненно, в то время интенсивный промысел сельди проводился только в некоторых ограниченных районах, поэтому он не мог оказать решительного влияния на состояние запасов.

Колебания величины запасов сельди замечались в Балтийском море уже в средневековье. В районе о-ва Рюген очень богатые уловы были в XII в. А например, в 1313 г. и также в XVI в. сельдь неожиданно исчезла со всего побережья Восточной Пруссии [220]. Период уменьшения уловов в цикле многолетних значительных колебаний запасов сельди был также причиной спада Ганзейского сельдевого промысла в Зунде в конце XV в. [220, 221].

Наиболее резкие флюктуации уловов в течение последнего столетия зарегистрированы в Западной, а также Южной Балтике [11, 101, 103, 144, 269 и др.]. По Э. Бистеру [144], среднегодовые уловы сельди на побережье современной ГДР были в 1887–1890 гг. 1341 т, в 1891–1896 гг. — 7234, в 1897–1931 гг. — 1287, а в 1932–1938 гг. — 4303 т.

Благодаря хорошему состоянию запасов и высокой интенсивности промысла в конце 40-х и начале 50-х годов уловы в Вислинском заливе оказались исключительно высокими. Несмотря на то что интенсивность лова сохранилась на высоком уровне, с 1954 по 1957 г. уловы резко упали и достигли минимума в 1960 г. В 1964–1967 гг. они снова повысились, и относительно благоприятное состояние запасов длилось до начала 80-х годов.

Г. Оттерлинд [245] сообщает, что шведские уловы в Южной Балтике были в 1919–1940 гг. относительно низкими, а с начала 50-х годов выросли в 2–3 раза (до 10–15 тыс. т) и в конце 60-х годов – даже до 30 тыс. т. Наоборот, в Ботническом заливе шведские уловы в конце 40-х начале 50-х годов значительно уменьшились. Колебание уловов сельди в Северо-Восточной Балтике, в Финском и Рижском заливах значительно менее резко и по направлению не совпадает с флюктуацией уловов в Южной Балтике [269].

Значительно колеблется запасы и уловы балтийской осенней сельди. Но поскольку в большинстве случаев уловы весенней и осенней сельдей учитываются вместе, то колебания уловов только осенней сельди в количественном отношении документированы редко. По литературным источникам [130, 173 и др.] в прошлом в южных и западных районах Балтики осенняя сельдь нередко доминировала. В начале 40-х годов она составила подавляющее большинство в уловах. В настоящее время во всех районах Балтийского моря в запасах и уловах подавляющее большинство составляет весенняя сельдь [185]. Последнее богатое поколение осенней сельди западных и южных районов Балтики сформировалось в 1964 г., а в настоящее время этот запас находится в глубокой депрессии [278].

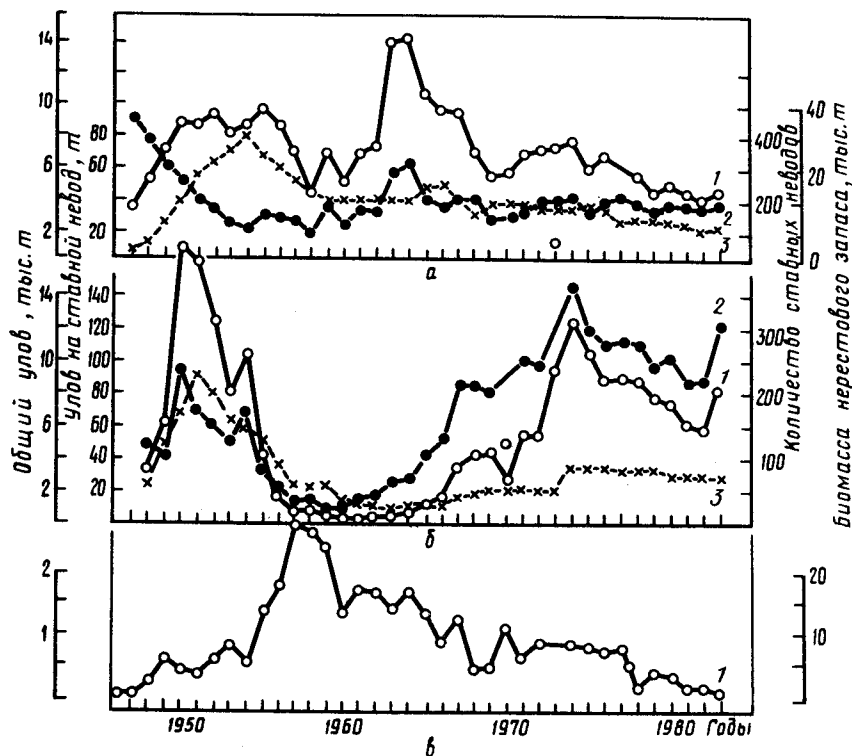


Рис. 59. Динамика общих уловов (1), среднего улова на ставной невод (2) и количества ставных неводов (3) на нерестилищах весенней сельди в бухте Пярну (а) и в Вислинском заливе (б) и общих уловов осенней сельди на нерестилищах в Рижском заливе (в) [80]

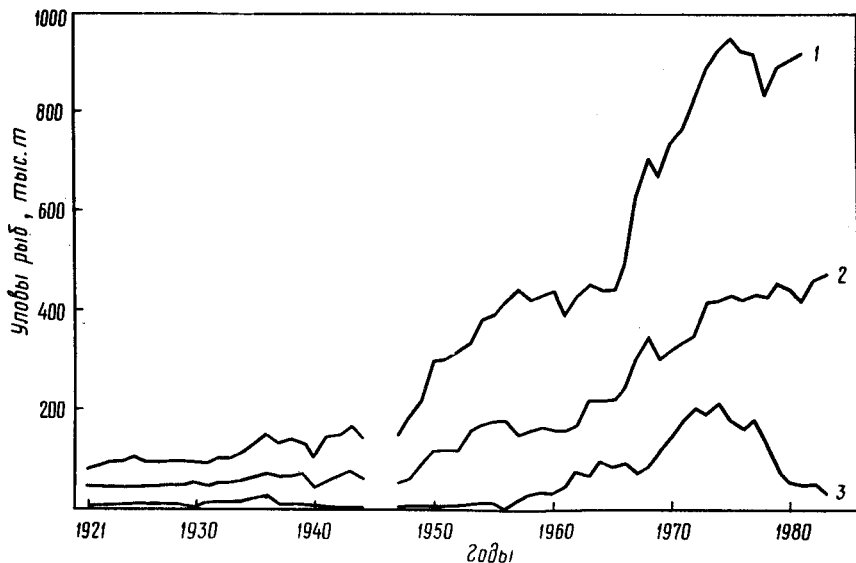


Рис. 60. Динамика уловов рыбы в Балтийском море:

1 – общий; 2 – сельди; 3 – шпрота [80, 180]

В некоторых северо-восточных районах Балтики, на границе своего ареала, осенняя сельдь занимает разную долю в запасах и уловах сельди, это зависит от условий среды в данном районе. В Финском заливе и северных районах Балтики запасы осенней сельди обычно небольшие и увеличиваются только в отдельные кратковременные периоды, когда наблюдается улучшение условий среды для ее обитания (в основном потепление климата). В Рижском заливе численность популяции осенней сельди выше, но и в этом районе наблюдаются резкие колебания величины запасов и уловов этой рыбы (рис. 59).

Еще в недалеком прошлом уловы рыбы в Балтийском море были относительно скромны. В первую половину 50-х годов вылов икhtiомассы в Балтийском море более чем в 5 раз уступал таковому в соседнем Северном море [58]. Однако начиная с 1965 по 1980 г. вылов сельди на единицу площади Балтийского моря удвоился (рис. 60) (табл. 56). Увеличение уловов балтийской сельди с конца 40-х до начала 70-х годов нельзя рассматривать как результат увеличения численности стада данного вида рыбы. Такое увеличение вызвано всевозрастающей потребностью стран в пищевом и кормовом белке за счет увеличения добычи рыбы в морях. Это явление, в общем, сравнимо с подобным процессом в Мировом океане [58–60 и др.], хотя имеет свои особенности, связанные с относительно небольшими размерами Балтийского моря, до последнего десятилетия его относительно низкой рыбопродуктивностью, его расположением между высокоразвитыми странами, а также со спросом на основные объекты промысла на Балтике – сравнительно малоразмерную балтийскую сельдь, шпрот и треску. Поэтому в некоторых менее продуктивных частях Балтийского моря (например, в Ботническом заливе) уловы и интенсивность эксплуатации запасов остались до последнего времени сравнительно скромными. Прямыми причинами последовательного значительного повышения уловов после второй мировой войны можно считать:

технический прогресс в развитии орудий лова, рыболовных судов и рыбопоисковых приборов. Это позволило освоить все рыбные ресурсы Балтийского моря, в том числе и те, эксплуатация которых прибрежными орудиями лова до тех пор была недоступна [303 и др.] ;

увеличение продуктивности Балтийского моря начиная с 60-х годов, по-видимому, в связи с повышением концентрации биогенов в поверхностных слоях [41, 229 и др.] .

Т а б л и ц а 56. Величина уловов всех видов рыб (1954–1956 гг.) [58] и уловов сельди в Балтийском море [178–186], кг/км²

Район	Годы					
	1954–1956	1965	1970	1975	1980	1983
Балтийское море (включая датские проливы)	800	551	777	1030	1092	1168
Ботнический залив	500	–	511	543	658	659
Финский залив (32)	–	–	1589	1333	1467	1922
Рижский залив*	3000–3600	–	1834	1576	829	859
Остальные части	–	–	727	1179	1267	1337

* В 1970 г. учтены общие уловы морской и заливной сельди в Рижском заливе, а в 1975, 1980 и 1983 гг. – только уловы заливной сельди.

С середины 70-х годов увеличение уловов сельди в Балтийском море значительно замедлилось (см. рис. 60). Однако до начала 80-х годов уловы балтийских сельдей увеличивались в отличие от общих уловов атлантических сельдей, которые с 1968 по 1978 г. сократились с 3210 тыс. т до 936 тыс. т [60]. Следовательно, в эти годы значение балтийской сельди в общих уловах атлантических сельдей увеличилось с 11 до 46 %. На этом уровне (45–49 %) оно держалось и в начале 80-х годов [60, 180, 186].

В последние десятилетия, как и раньше, в динамике уловов сельди между разными районами Балтийского моря наблюдались существенные различия (табл. 57). Раньше других Прибалтийских стран промысел балтийской сельди развился в СССР, ФРГ и Дании (табл. 58). Бурное развитие лова сельди ПНР и ГДР началось позже, но продолжалось дольше, до 70-х годов. Добыча сельди Швецией и Финляндией росла относительно скромно до середины 70-х годов. Во второй половине 70-х годов в связи с международным регулированием промысла сельди и установлением рыболовных зон абсолютные и относительные уловы отдельных стран изменились в зависимости от площади их зон, состояния запасов в соответствующей части моря и рыболовной политики конкретной страны.

Развитие техники лова. Условия для быстрого развития рыболовства начали создаваться уже в XIX в., когда стали строить больше рыболовные суда и рыбные порты [303]. Однако в начале XX в. рыбные запасы эксплуатировались в прибрежной зоне ставными и дрейфтерными сетями, неводами и мережами главным образом посредством ручного труда.

Первые известные нам попытки освоения ареала нагула и зимовки балтийской сельди траловым промыслом были сделаны в Рижском заливе

Т а б л и ц а 57. Среднегодовые уловы сельди по отдельным подрайонам Балтийского моря по периодам [181–196]

Подрайон	1963–1965		1966–1970		1971–1975		1976–1980		1981–1982	
	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%
22	32,5	14,2	32,7	10,5	23,4	5,9	13,9	3,1	17,4	3,9
23	—	—	—	—	0,4	0,1	3,9	0,9	9,9	2,2
24	45,4	19,8	86,0	27,7	114,4	29,0	66,0	15,0	178,3	39,8
25	10,2	4,4	19,0	6,1	52,5	13,3	53,5	12,1	42,0	9,4
26	9,1	4,0	9,8	3,2	27,9	7,0	28,3	6,4	33,2	7,4
27	62,8	27,4	62,7	20,2	60,9	15,4	41,0	9,3	31,3	7,0
28	41,7*	18,2	71,2*	22,9	83,2*	21,1	17,3	3,9	23,0	5,1
29 (юг)	20,2	8,8	24,4	7,9	26,7	6,8	34,6	7,9	40,3	9,0
29 (север)	7,3	3,2	4,7	1,5	5,6	1,4	25,3	5,7	18,4	4,1
30	—	—	—	—	—	—	9,3	2,1	9,2	2,1
31	—	—	—	—	—	—	49,1	11,1	44,9	10,0
32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего	229,2	100,0	310,5	100,0	395,0	100,0	441,3	100,0	447,9	100,0

* Сумма уловов в подрайонах 29 и 32.

Т а б л и ц а 58. Среднегодовые уловы балтийской сельди Прибалтийских стран и их доля в общих уловах по периодам [181-196]

Страна	1963-1965		1966-1970		1971-1975		1976-1980		1981-1982	
	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%
СССР	82,7	36,1	112,0	36,1	126,5	32,1	129,6	29,4	105,0	23,4
ПНР	22,8	10,0	37,7	12,1	63,1	16,0	73,5	16,7	71,2	15,9
ГДР	10,6	4,6	31,1	10,0	61,6	15,6	55,2	12,5	53,7	12,0
ФРГ	16,5	7,2	18,7	6,0	11,2	2,8	7,3	1,7	9,4	2,1
Дания	21,4	9,3	20,6	6,6	18,6	4,7	28,8	6,5	38,4	8,6
Швеция	31,4	13,7	40,6	13,1	53,0	13,4	68,6	15,5	90,8	20,3
Финляндия	43,8	19,1	50,0	16,1	60,8	15,4	78,3	17,7	79,5	17,7
Всего	229,2	100	310,7	100	394,8	100	441,3	100	448,0	100
% от улова в предыдущий период	-		135,6		127,1		111,8		101,5	

уже в 1880 г. с парусного судна. Но уловы оказались маленькими и опыт неудачным [264]. В Кильской бухте опыты по траловому лову были начаты в 1924 г. и уже в 1927–1928 гг. в этом районе 34 тральщика ловили сельдь донными тралями. Первые опыты лова сельди близнецовыми тралями были проведены в Южной Балтике в 1927 г. Вследствие большой эффективности нового способа лова вскоре во всей Западной и Южной Балтике сельдь и шпрот стали ловить близнецовыми тралями [231].

В шведских водах Южной Балтики траловый промысел стал развиваться во время второй мировой войны. С 50-х годов траловый лов доминирует в шведском сельдевом промысле, и в начале 70-х годов только незначительное количество сельди вылавливали другими орудиями лова [245]. В Юго-Восточной и Восточной Балтике траловый промысел советскими судами начался в 1946 г.

В Северо-Восточной Балтике промысловый траловый лов начался в 1950 г. в Рижском заливе [264] и сразу получил бурное развитие на первых порах главным образом в Рижском и Финском заливах. Пелагические близнецовые тралы были внедрены в 1960–1962 гг. как в Восточной Балтике, так и в Рижском и Финском заливах. В водах Финляндии траловый промысел стал развиваться начиная с 1955 г. [214].

С развитием тралового промысла сельди увеличилась степень механизации процесса лова. Важную роль играли изобретение и усовершенствование гидроакустических средств разведки рыбы (эхолот, фишлупа и др.), что позволило находить рыбные скопления и вести их прицельный лов. Для организации промысла большое значение имели результаты исследований распределения и миграций сельди и их связи с конкретными условиями среды (температура, содержание кислорода, количество пищи и др.).

Наряду с расширением районов промысла и освоением практически всей Балтики на прежних прибрежных участках промысла лов значительно интенсифицировался и уловы выросли. Большое значение имело внедрение на нерестилищах балтийской сельди ставных неводов, сконструированных по типу сельдяных ставных неводов, применяемых на Дальнем Востоке. Первые опыты применения ставных неводов для лова балтийской сельди были сделаны в 1939 г. в Таллинской бухте и в 1940 г. в Пярнуской бухте [308].

Увеличение количества ставных неводов, начавшееся с 1946 г., и применение этого орудия лова в Рижском, Финском, Вислинском и Гданьском заливах, а также в прибрежной зоне открытой части Восточной и Северо-Восточной Балтики, и совершенствование их конструкции вызвали в конце 40-х и начале 50-х годов невиданный рост уловов на упомянутых нерестилищах весенней сельди. Однако первоначальному резкому повышению уловов от популяций, эксплуатировавшихся до тех пор мало, скоро последовало столь же резкое сокращение как улова на ставной невод, так и общей добычи. Это было вызвано перенасыщением ставными неводами нерестилищ, вследствие чего зона облова одного ставного невода сократилась. Интенсивным промыслом на нерестилищах была выловлена слишком большая доля нерестовой сельди, что повело к истощению запасов [52, 268 и др.]. Поэтому со второй половины 50-х годов количество выставляемых на лов ставных неводов было ограничено. Начиная с 1964 г. ставные невода особой конструкции применяются также для лова осенней сельди на нерестилищах, находящихся дальше от берега на банках.

В настоящее время доминирующим орудием лова балтийской сельди является разноглубинный трал. Донный трал применяется в некоторых районах с подходящим грунтом, в основном зимой. Лов на нерестилищах является еще важным способом промысла балтийской сельди по всему побережью Финляндии, особенно в районе архипелага Турку [296 и др.], на некоторых участках у берегов СССР и ПНР, ГДР, Швеции. Этот лов ведется главным образом ставными неводами разных типов и мережами, а также сетями.

ВОЗДЕЙСТВИЕ РАЗНЫХ ОРУДИЙ ЛОВА НА ЗАПАСЫ

Изменения в интенсивности и способах эксплуатации популяций балтийской сельди, происшедшие с конца 40-х до 60-х годов, повлекли за собой не только резкое увеличение уловов, но и изменили их структуру.

Сети и ставные невода. Сети можно использовать для лова сельди как в местах нагула, так и на нерестилищах. После появления тралов и ставных неводов из-за трудоемкости лов сетями значительно сократился. Все же он до сих пор применяется, особенно для лова сельди на нерестилищах, например осенней сельди в Рижском заливе и рюгенской весенней сельди [144]. Возрастной состав улова зависит от величины ячеи. На нерестилищах сетями вылавливается, как правило, сельдь старших возрастных групп (рис. 61).

Ставные невода применяют в основном для лова весенней сельди на нерестилищах. С экономической точки зрения недостатками этого очень эффективного способа лова являются невысокая жирность сельди, выловленной весной, и сезонность промысла. Это обусловлено тем, что промысел ставными неводами успешно проходит во время массового нереста весенней сельди (1,5–2 мес), когда на нерестилищах собирается большое количество рыб (практически вся половозрелая сельдь). А во время нереста и после него упитанность и жирность балтийской сельди наиболее низкие [86, 191]. В уловах ставных неводов молодь практически отсутствует (см. рис. 59).

Тралы. По сравнению с вышеупомянутыми способами лова траловый лов имеет важные преимущества, поскольку позволяет: освоить запасы сельди в любой части ее ареала; добывать более жирную и упитанную рыбу (осенью и зимой), чем дает лов сельди на нерестилищах; уменьшить сезонность лова. Однако траловый лов повышает смертность молоди.

Донными тралами наибольшее количество рыбы добывают осенью, зимой и весной, когда концентрации сельди в придонных слоях плотные, а рыба малоактивна, особенно сразу после распаления льда. Позднее, перед нерестом и во время нереста весенней сельди, в Ботническом, Рижском, Финском и Гданьском заливах и в открытом море на подступах к нерестилищам (районы Ирбенского и Созлаского проливов, Вентспилса, Лиенаи и Клайпеды) на более мелководных участках (на глубине 30–50 м) ловят преднерестовые скопления или сельдь, мигрирующую на нерестилища. В годы хорошего или удовлетворительного состояния запасов с июля по сентябрь на подступах к нерестилищам объектом тралового промысла являются и преднерестовые скопления осенней сельди.

Нагульные придонные скопления значительно более разрежены, чем зимовальные или преднерестовые. Во время нагула сельдь отно-

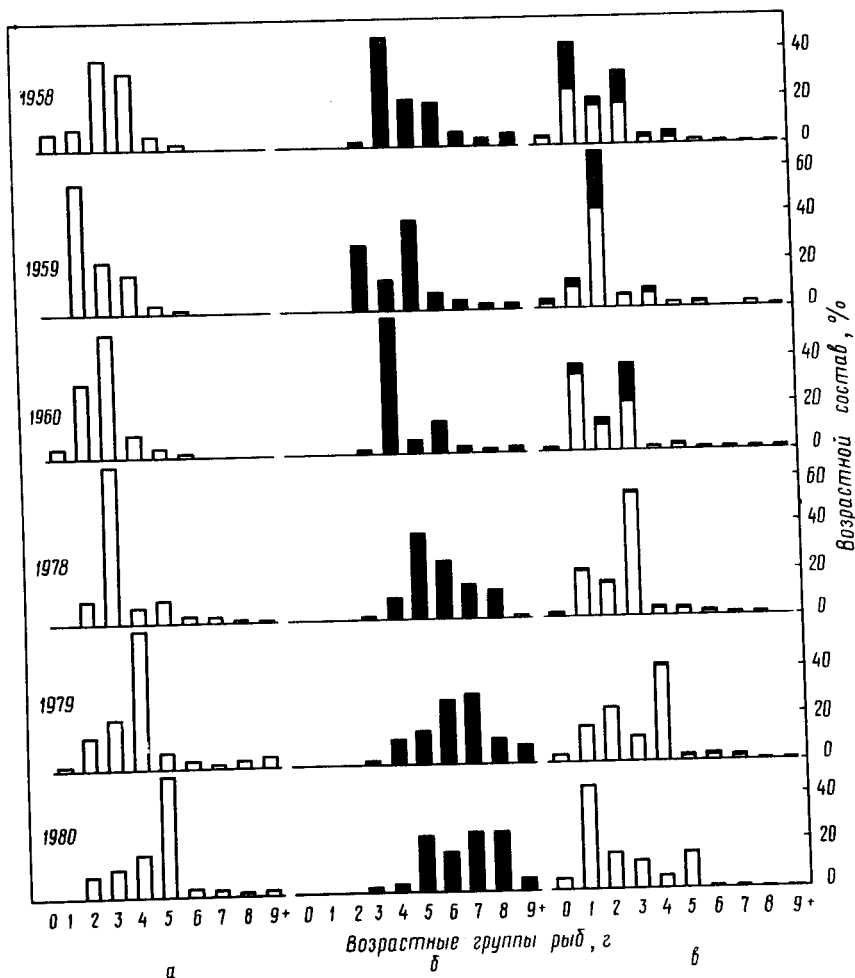


Рис. 61. Возрастной состав и значение весенней (белые столбики) и осенней (черные столбики) сельдей в уловах ставными неводами на нерестилищах весенней сельди в бухте Пярну (а), сетями (б) на нерестилищах осенней сельди и тралом (в) в Рижском заливе в периоды высокого (1958–1960 гг.) и низкого (1978–1980 гг.) уровня состояния запасов осенней сельди

сительно активна и основная масса младшей сельди держится в более высоких слоях. Поэтому в этот период производительность лова донными тралами уменьшается. Придонные нагульные скопления облавливают в Финском и Рижском заливах на глубине 30–50 м, в северной, центральной и южной частях открытого моря — на глубине 50–80 м. Пелагическими тралами можно вылавливать рыбу на любой глубине.

Учитывая различия в составе сельди, выловленной в северо-восточной части Балтийского моря пелагическим и донным тралами в разные сезоны и в разное время суток, можно сделать следующие выводы:

в Рижском заливе в уловах пелагическим тралом сельдь более молодая и преобладают особи весенней сельди. В уловах донным тралом в том же месте особей весенней сельди попадает меньше;

значение молоди в уловах пелагическим тралом увеличивается по мере приближения к берегу. Та же закономерность проявляется в уловах донными тралами, работающими в прибрежной полосе;

в определенном месте в условиях суточной вертикальной миграции сельди в уловах пелагическим тралом значение молоди наибольшее днем и наименьшее ночью;

ввиду суточной вертикальной миграции сельди уловы пелагическим тралом в поверхностных слоях обычно наибольшие ночью и наименьшие днем, а уловы донным тралом наибольшие днем и наименьшие ночью. Четко разница в составе и величине улова одного и того же орудия лова в темное и светлое время суток проявляется весной и летом, особенно в яркие солнечные дни.

Применение пелагических близнецовых тралов позволило поднять уловы. Уловы возросли главным образом за счет увеличения размеров трала и перехода на эксплуатацию рыбы, нагуливающих в более высоких слоях воды. По сравнению с донными применение пелагических тралов повышает интенсивность вылова младшей сельди в летний период. В осенний период, когда рыба переходит в придонный слой, уловы пелагическим и донным тралом различаются меньше, а зимой это различие еще меньше. Следует, однако, отметить, что в определенных условиях состав сельди в уловах пелагическим и донным тралом мало различается. Это относится в первую очередь к уловам на ограниченной глубине, где рыба распределяется только в один слой, а также в периоды, когда ловят мигрирующую на нерестилища весеннюю или осеннюю сельдь. Как пелагическим, так и донным тралом можно получить хорошие уловы крупной преднерестовой сельди.

Возрастной состав уловов как донными, так и пелагическими тралами колеблется по годам соответственно относительной численности поколений в уловах и зависит от сезона, глубины лова и размера ячеи трала.

Развитие тралового лова принципиально изменило влияние промысла на запасы сельдей. Раньше лов основывался на эксплуатации половозрелой части запаса в прибрежной полосе. Высокий прилов молоди наблюдался только при определенных условиях (например, при подледном неводном лове). Внедрение тралового лова, особенно пелагическим тралом, позволяет эксплуатировать запасы в любой части ареала. При этом основная тяжесть эксплуатации переместилась на наиболее многочисленные младшие возрастные группы преимущественно в юж-

ных и западных районах моря, где темп роста сельди выше [184]. Уже с начала развития тралового промысла, по данным Майера, средний прилов молоди тральщиками в 1935–1941 гг. в западных и южных районах Балтики составил 25–30% от общего числа выловленных рыб [231]. Сокращение количества молоди сельди в уловах в некоторых районах, например в Рижском заливе, в последние годы является результатом регулирования промысла сельди (в основном увеличения допустимого размера ячеи в кутках сельдевого трала) с целью повышения рациональности использования запасов [122 и др.].

ВЕЛИЧИНА И ИНТЕНСИВНОСТЬ ЭКСПЛУАТАЦИИ ЗАПАСОВ

Величина запасов. Определение абсолютной величины запасов сельдей в Балтийском море проведено Рабочей группой ИКЕС по методу анализа виртуальных популяций (на основании данных по смеси популяций, выловленных в определенных группах подрайонов) и включает результаты гидроакустического определения величины запасов [185, 186 и др.]. В 1978–1983 гг. общий запас балтийских сельдей составлял 3 млн. т (табл. 59) (рис. 62). Наиболее существенную часть запаса – примерно 60% – составила сельдь открытой части моря. В пределах собственно Балтийского моря запас был выше в южной части, а запас огромного по площади Ботнического залива составил только пятую часть от общей величины.

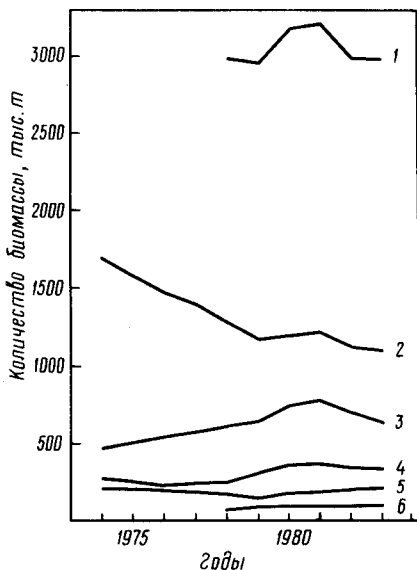
Т а б л и ц а 59. Средние значения биомассы балтийских сельдей в разных районах Балтийского моря в 1978–1983 гг. [186]

Подрайоны*	Общая биомасса		Биомасса нерестового запаса		Количество нерестового запаса от общей биомассы, %
	тыс. т	%	тыс. т	%	
Восточная часть (29 N, 30, 31)	530,7	17,2	410,5	22,2	77,4
Западная часть (29 N, 30, 31)	88,5	2,9	68,3	3,7	77,2
32	184,7	6,0	86,5	4,7	46,8
28, 29 (без Рижского залива)	690,7	22,4	424,8	22,9	61,5
Рижский залив	69,5	2,2	41,3	2,2	59,4
25, 26, 27	1190,5	38,6	664,2	35,9	55,8
22, 24	329,5	10,7	155,3	8,4	47,1
Всего	3084,1	100	1850,9	100	60

* Цифрами обозначены подрайоны Балтийского моря по схеме Международного совета по исследованию моря (рис. 63).

Рис. 62. Динамика биомассы сельдей в разных подрайонах Балтийского моря в 1974–1983 гг.:

1 – общая; 2 – подрайоны 25–27; 3 – подрайоны 29 (южнее $50^{\circ} 30'$ с.ш.) и 28 (без Рижского залива); 4 – подрайоны 22–24; 5 – подрайон 32; 6 – западная часть подрайонов 29 (севернее $59^{\circ} 30'$ с. ш.), 30 и 31 [186]



Процент биомассы нерестового запаса от общего наиболее низкий в Западной Балтике, где интенсивность эксплуатации запасов высока.

Промысловая смертность и интенсивность эксплуатации.

Увеличение общих уловов и расширение районов промысла не могли не отразиться на состоянии запасов. В 50-е и 60-е годы это хорошо видно по изменению среднего улова на усилие (см. рис. 59). Следует отметить, что из-за усовершенствования техники лова и конструкции орудий лова средние уловы на усилие сравнимы только за короткий период [183]. Коэффициенты общей мгновенной и промысловой смертности стали применяться в качестве меры интенсивности эксплуатации* запасов начиная с конца 60-х годов (табл. 60) [178, 276 и др.].

Коэффициенты промысловой смертности и интенсивности эксплуатации этих популяций вычислены нами по оценке указанного автором коэффициента общей смертности, принимая коэффициент естественной смертности для сельди Восточного побережья Швеции равным 0,15 и для популяции южных районов Балтики – 0,30 [186]. Данные К. Стрижевской, использованные в табл. 60, относятся к концу 60-х и началу 70-х годов, и поэтому в них не отражаются изменения в эксплуатации указанных популяций во второй половине 70-х годов.

Для сельди большинства районов Балтийского моря Рабочей группой ИКЕС по определению состояния запасов пелагических рыб Балтийского моря коэффициенты промысловой смертности определены по

* Интенсивностью эксплуатации (E) называется отношение величины коэффициента промысловой смертности в сумме коэффициентов промысловой и естественной смертности [143].

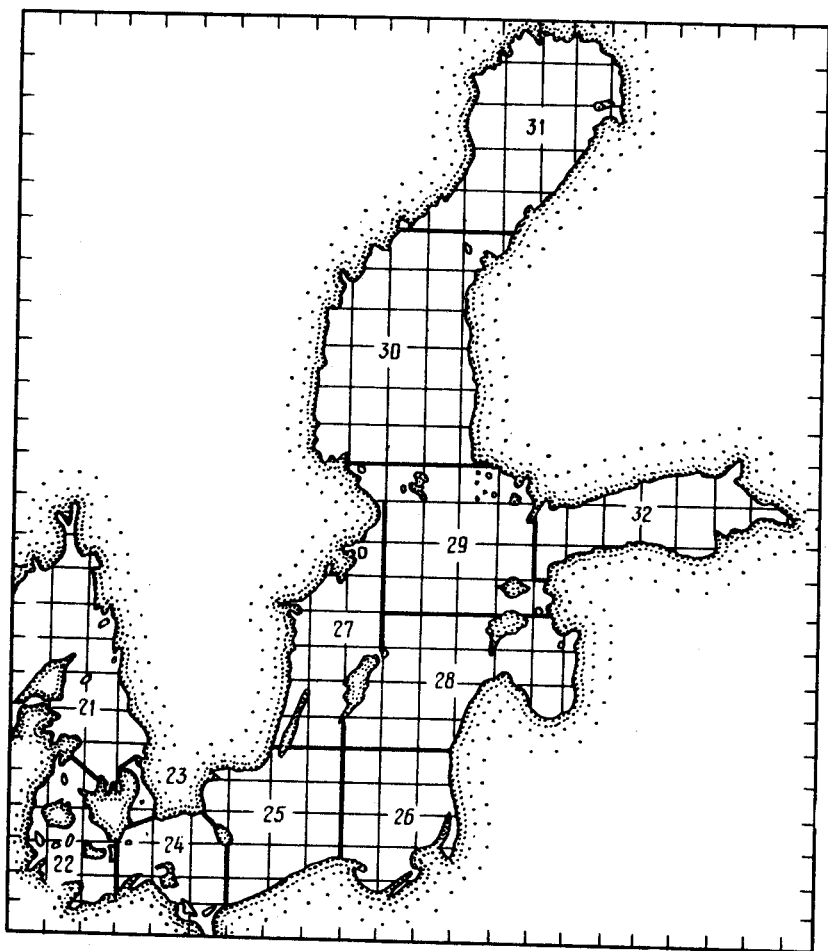


Рис. 63. Подрайоны ИКЕС в Балтийском море [178]:

22 и 23 – Датские проливы; 24 – Западная Балтика; 25 и 26 – Южная Балтика; 27 и 28 – Центральная Балтика (без Рижского залива); 29 – Северная Балтика; 30 и 31 – Ботнический залив, в широком смысле, так как иногда южную часть Ботнического залива (30) называют Ботническим морем, а северную часть (31) Ботническим заливом, в узком смысле; 32 – Финский залив

методу анализа виртуальных популяций начиная с 1970 г. Эти коэффициенты представляют собой смесь популяций рыб, выловленных в одном районе. Несмотря на это, они дают представление об уровне промысловой смертности и интенсивности эксплуатации запасов в разных частях Балтийского моря (табл. 61).

Т а б л и ц а 60. Средние коэффициенты общей (Z) и промысловой (F) мгновенной смертности и интенсивности эксплуатации (E) балтийских сельдей при определенных значениях коэффициента естественной смертности (M)

Район	Группировка сельди	Z	F	M	E	Возрастные группы, годы	Период, годы
Рижского залива	Весенняя	0,99	0,84	0,15	0,85	3–6	1970–78
	Осенняя	0,90	0,75	0,15	0,83	3–6	1970–78
О-ва Хийумаа	Весенняя	0,52	0,32	0,20	0,62	3–8	1970–78
Восточного побережья	”	0,24–0,45	(0,09–0,30)	(0,15)	0,37–0,67	3–10	1967–74
Швеции*							
Вислинского залива*	”	0,94	0,64	0,3	0,68		
Гданьского залива*	”	0,70	0,40	0,3	0,57		
О-ва Борнхолм*	Осенняя	0,46	0,16	0,3	0,35	2–10	1967–74
Поморской бухты*	Весенняя	1,09–1,27	0,79–0,97	0,3	0,72–0,76	3–18	1970–74

* По [298].

Т а б л и ц а 61. Средние коэффициенты промысловой смертности (F) доминирующих в уловах возрастных групп сельдей в разных районах Балтийского моря в 1977–1981 гг.

Подрайоны	Возрастные группы, годы	F	Соотношение коэффициента промысловой смертности за 1983 г. к степени промысловой смертности в точке $F_{0,1}$
29 (север), 30, 31, западная часть	3–9	0,12	Меньше
30, восточная часть	3–8	0,24	Больше
32	2–6	0,55	”
28, 29 (юг) (без Рижского залива)	3–8	0,10	Меньше
Рижский залив	2–6	0,50	Больше
25–27 (морская сельдь)	3–9	0,15	Меньше
25–27 (прибрежная сельдь)	2–6	0,44	Больше
22, 24, Каттегат	2–6	0,76	”

Оценка промысловой смертности сельди в 1983 г. сравнивается с величиной коэффициента промысловой смертности в точке $F_{0,1}^*$, применяемой для сравнения относительной степени промысловой смертности разных популяций.

Сравнение значений коэффициентов промысловой смертности сельдей, обитающих в разных районах Балтики, показывает, что в конце 70-х и начале 80-х годов промысловая смертность оказалась наибольшей у сельдей, обитающих в западных районах Балтики и Каттегате (вероятно, в основном рюгенская сельдь). Промысловая смертность была высока у сельдей Финского и Рижского заливов и у прибрежной сельди южных районов Балтики. У всех названных популяций оценка промысловой смертности в 1983 г. превысила смертность в точке $F_{0,1}$ (рис. 64). В то же время промысловая смертность сельдей в западных районах Ботнического залива, а также в северных и центральных районах Балтики значительно ниже и уступает в 1983 г. величине смертности в точке $F_{0,1}$ (рис. 65).

Динамика величины запасов и промысловой смертности отдельных популяций. Состояние запасов и степень их эксплуатации необходимо оценивать по популяциям. В этой связи большой интерес пред-

* Точке $F_{0,1}$ на кривой уловов соответствует такая степень эксплуатации запаса, при которой увеличение эксплуатации на единицу усилия повышает улов на одну десятую долю от той величины улова, на которую увеличился бы улов, если это усилие было применено к практически не эксплуатируемому запасу [165].

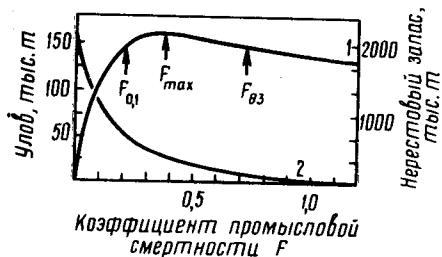


Рис. 64. Многолетний улов (1) и биомасса нерестового запаса (2) сельди в подрайоне 32 (коэффициенты промысловой смертности, соответствующие точкам $F_{0,1}$ и F_{max} , а также оценка средней промысловой смертности возрастных групп 2–8 в 1983 г. указаны стрелками [186])

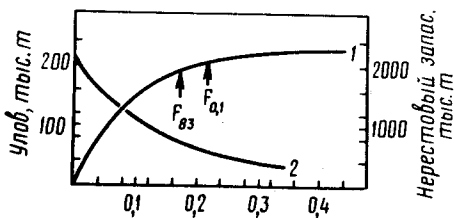


Рис. 65. Многолетний улов (1) и биомасса нерестового запаса (2) морской сельди подрайонов 25–27 (коэффициенты промысловой смертности, соответствующие точке $F_{0,1}$, а также оценка средней промысловой смертности возрастных групп 1–8 в 1983 г. указаны стрелками [186])

ставляет изучение многолетней динамики биомассы и развития эксплуатации отдельных популяций. Наиболее широко применяемым методом для реставрации динамики величины запасов и промысловой смертности отдельных популяций является в настоящее время метод анализа виртуальных популяций. Многолетние данные по величине и структуре уловов, которые позволяют применить данный метод, собраны по некоторым группировкам сельди северо-восточных районов Балтики (рис. 66). Характер данных по возрастной и популяционной структуре уловов в других районах Балтийского моря не позволил до сих пор восстановить многолетнюю динамику величины отдельных популяций балтийской сельди. С учетом этого представляем для примера динамику численности поколений, величины запасов и промысловой смертности морской весенней сельди о-ва Хийумаа (рассматриваемой в качестве субпопуляции весенней сельди северо-восточных районов Балтики) и весенней и осенней сельдей Рижского залива в последние десятилетия.

Изменения биомассы популяций северо-восточных районов Балтики носят волнообразный характер. При этом динамика величины общего запаса и запаса производителей трех группировок сельди указанного региона различна. Это зависит от различий относительной численности поколений, сформировавшихся в разных популяциях в определенные годы. Уровень биомассы повышается во время периода с благоприятными условиями для возникновения урожайных поколений в ареале определенной популяции или непосредственно после него.

При анализе динамики величины запасов отдельных популяций

следует обратить внимание на то, что в настоящее время на величину запасов определенной популяции оказывает серьезное влияние промысловая смертность, которая зависит от интенсивности промысла и оказывает значительное влияние на структуру запасов, темп роста, воспроизводство и др. Это может в значительной степени видоизменить график естественной динамики величины запасов в отдельных районах. Следовательно, динамика величины запасов некоторых популяций сельди северо-восточных районов Балтики отражает не только изменение запасов под влиянием естественных факторов среды, но и воздействие промысла.

Субпопуляция морской весенней сельди района о-ва Хийумаа. В конце 40-х годов уровень биомассы этой субпопуляции был небольшим, хотя запасы этой сельди эксплуатировались малоинтенсивно. Это

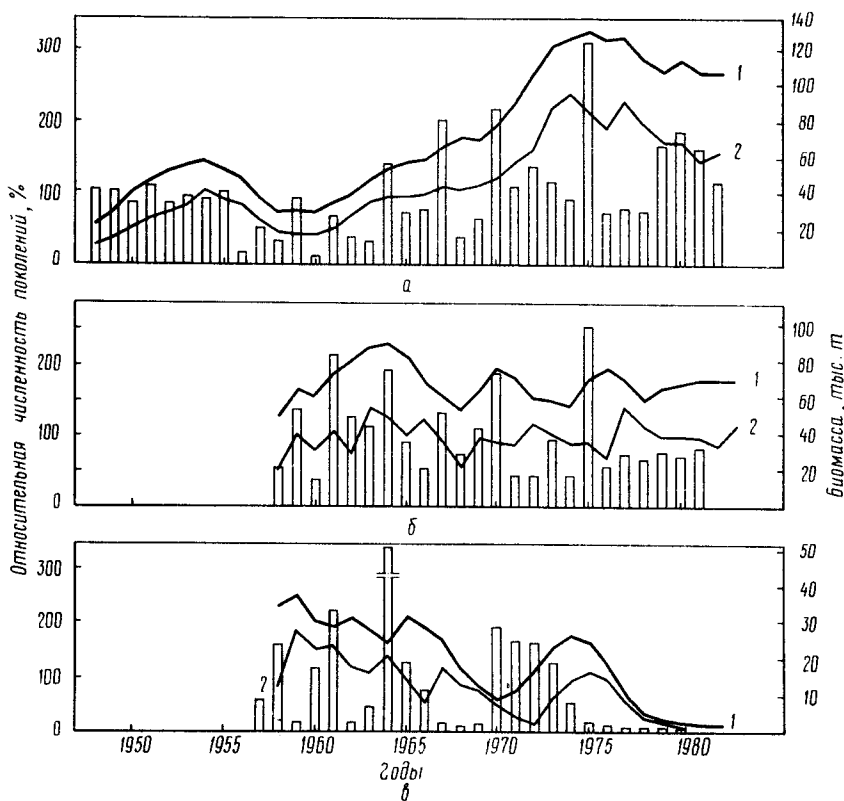


Рис. 66. Многолетняя динамика относительной численности поколений (столбики), общей биомассы (1) и биомассы нерестового запаса (2), весенней сельди о-ва Хийумаа (а), Рижского залива (б) и осенней сельди Рижского залива (в)

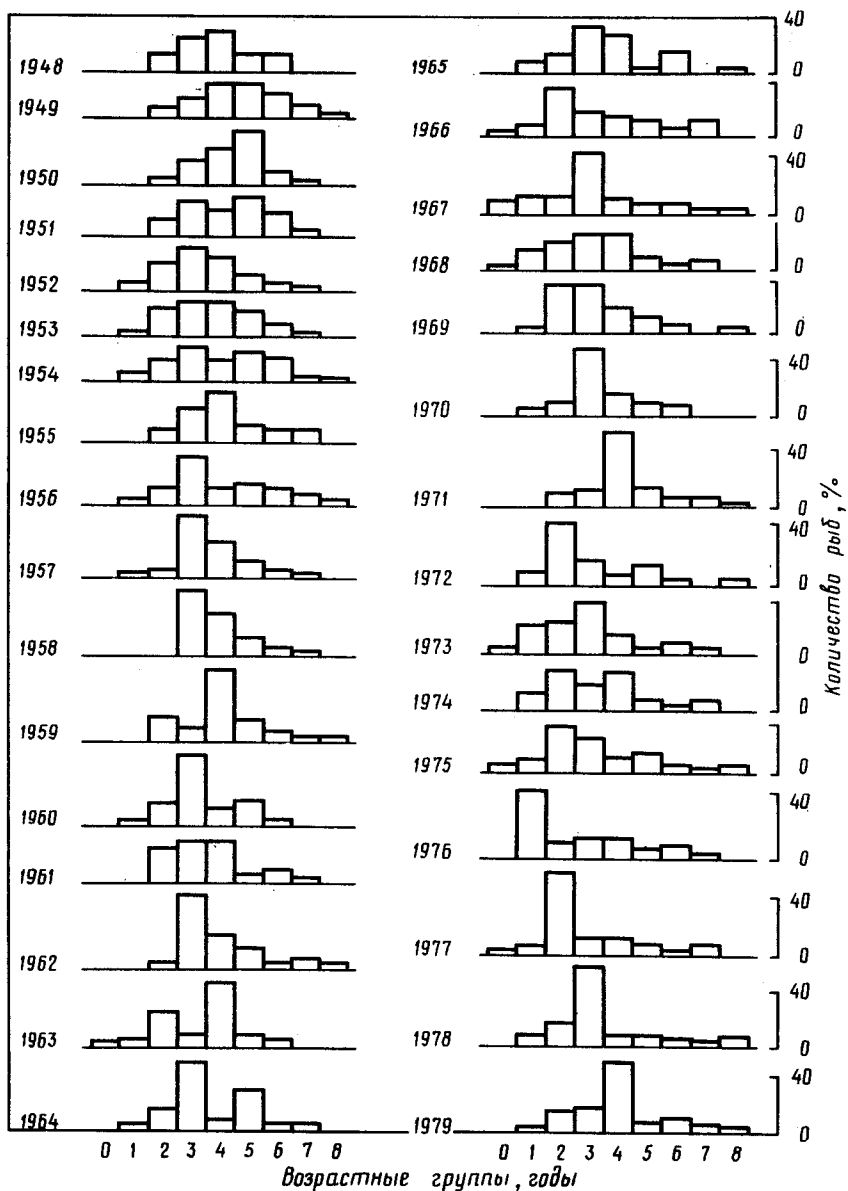


Рис. 67. Возрастной состав весенней сельди популяции северо-восточных районов Балтики в промысловых уловах

доказывается низкой промысловой смертностью как половозрелой, так и неполовозрелой части популяции, а также возрастным составом уловов (рис. 67). В конце 40-х и начале 50-х годов в этой популяции сформировался ряд относительно урожайных поколений. Это вызвало увеличение биомассы. В середине 50-х годов численность поколений сократилась, и в 1958—1962 гг. биомасса запаса была низкой, так как среди бедных поколений только поколения 1957, 1959 и 1961 гг. были более многочисленны.

Сокращение средней численности поколений в 1956—1963 гг. и интенсивный промысел вызвали сокращение величины запаса и уменьшение значения старших возрастных групп. С середины 60-х годов и середины 70-х годов численность поколений этой сельди имела явную тенденцию к увеличению. Интенсивность промысла на нерестилищах сократилась.

В первую половину 60-х годов начался специализированный траловый лов в Северо-Восточной Балтике (раньше она облавливалась тралами в качестве прилова при промысле шпрота). Это повлекло за собой изменение возрастного состава уловов, особенно увеличение значения младших возрастных групп, начиная со второй половины 60-х годов и повышение коэффициента промысловой смертности неполовозрелой сельди с того же времени, хотя по сравнению с другими районами она осталась низкой. По сравнению со второй половиной 50-х годов, промысловая смертность половозрелой сельди сократилась, поскольку биомасса запаса увеличивалась быстрее, чем уловы.

После урожайного поколения 1975 г. численность трех последующих поколений была низкой. Это повлекло за собой сокращение биомассы запаса. Однако с формированием среднего поколения 1979 г. и урожайных поколений 1980 и 1981 гг. биомасса запаса в начале 80-х годов стабилизировалась.

Сельди Рижского залива. Если не считать многочисленное поколение 1975 г., то у популяции весенней сельди Рижского залива средняя численность поколений, возникших в период с 1961 по 1970 г., заметно выше, чем до этого периода или после него. Следовательно, период возникновения более многочисленных поколений весенней сельди Рижского залива не согласуется с соответствующими периодами у сельдей, обитающих в северо-восточных районах открытой Балтики.

Возникновение урожайных поколений и высокого уровня биомассы у осенних сельдей Рижского залива принципиально отличается от других популяций. И. И. Николаев считает, что численность весенних и осенних балтийских сельдей колеблется в противоположных фазах [69]. Однако наблюдаются и такие периоды (1966—1968, 1976—1979 гг.), когда изменение их биомассы совпадает.

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗАПАСОВ

Уже в конце 40-х годов на основе результатов соответственных комплексных научных исследований оказалось возможным по сельдям некоторых районов прибрежной зоны СССР в Балтийском море начать составление оценок состояния запасов и возможных уловов, а также рекомендаций по использованию запасов.

В 50-е годы на основе исследований состояния запасов и уловов балтийских сельдей нашими специалистами были разработаны меры регулирования ее промысла. Например, с 1955 г. в Пярнуской бухте Рижского залива было ограничено количество ставных неводов во время нереста весенней сельди [268]. В 1957—1960 гг. был ограничен промысел сельди во всем Рижском заливе, в том числе было сокращено количество ставных неводов, а также введены ограничения по траловому промыслу. Были приняты специальные правила для уменьшения количества ставных неводов и охраны молоди сельди в Вислинском заливе [103]. С 1960 г. в Советском Союзе установлены минимальная промысловая мера сельди (в Рижском и Финском заливах 10 см и в Балтийском море 14 см по промысловой длине, что соответствует абсолютной длине 11,6 и 16,2 см), минимальный размер ячеи в кутках сельдевых тралов и сетей, максимально допустимый прилов сельди непромысловой длины (15 % по счету за притонение), время и районы запрета лова. С 1961 г. лимитируются уловы сельди в Рижском заливе. С 1972 г. в подрайонах 28, 29 и 32 лимитируются уловы сельди и ограничивается количество ставных неводов на нерестилищах. С этого же года был увеличен минимальный размер ячеи в кутках тралов в Балтийском море до 16 мм и в Рижском заливе до 14 мм (по стороне ячеи). С 1974 г. лимитируются уловы во всех районах советского промысла в Балтийском море [81].

В конце 60-х и начале 70-х годов из-за перелова и под влиянием изменения условий обитания резко сократились запасы и уловы многих первостепенных промысловых рыб Мирового океана, в том числе и атлантических сельдей, а промысел ряда популяций практически прекратился. С увеличением степени эксплуатации запасов пелагических рыб Балтийского моря в первой половине 70-х годов состояние запасов многих популяций балтийской сельди стало напряженным. Возникла реальная угроза перелова и подрыва запасов отдельных популяций, и, чтобы этого не произошло, необходимо было организовать работы по определению состояния запасов и возможного изъятия рыбы.

В связи со сложностью популяционного состава балтийских сельдей и тем, что одни и те же популяции эксплуатируются разными странами, для организации системы эффективного определения состояния запасов и их рационального использования, было организовано международное сотрудничество всех Прибалтийских стран.

Основываясь на регулярном международном сотрудничестве и ихтиологических материалах, собранных в результате расширения соответствующих исследований в Балтике в 1977–1978 гг., оказалось возможным перейти на цифровое определение величины запасов и возможного годового изъятия по методу виртуальных популяций. Для сравнения отметим, что по рыбам Атлантического океана когортный анализ стал применяться с 1967 г., и это оценивается как наиболее важное достижение на пути к установлению оптимального режима эксплуатации рыбных запасов [46].

Сотрудничество проходит в рамках Международной комиссии по рыболовству в Балтийском море (ИБСФК), которая обсуждает общий допустимый лов (ОДУ) по видам рыб и рыболовным зонам стран и принимает соответствующие рекомендации. Она также обсуждает и принимает рекомендации по регулированию промысла: по промысловым мерам, по закрытым сезонам и районам, по минимальным размерам ячеи, по процентам прилова и др.

В настоящее время международное регулирование лова балтийских сельдей осуществляется квотами вылова, рекомендованными ИБСФК на 1976 и 1977 гг., по странам, а в последующие годы – по их рыболовным зонам (табл. 62). Кроме того установлен минимальный размер ячеи в кутке сельдяного трала [179]. Из-за разного темпа

Т а б л и ц а 62. Уловы балтийской сельди, рекомендованные ИКЕС и принятые ИБСФК, и фактические* по годам, тыс. т

Подрайон	1981		1982	
	Рекомендованные	Фактические	Рекомендованные	Фактические
22–24	71	100	70	117
25–27	115	165	130	180
28**, 29 (юг)	28	35	28	44
Рижский залив	15	17	12	13
29 (север), 30 и 31 (восточная часть)	62	57	63	64
29 (север), 30 и 31 (западная часть)	3***	8	8	8
32	50	45	54	45
Всего	341****	427	365	467
По ОДУ ИБСФК	418,6	–	445,1	–

* Данные Рабочей группы по пелагическим рыбам Балтийского моря (с учетом прилова в промысле шпрота) [180, 186].

** Без Рижского залива.

*** Из-за отсутствия данных ОДУ не рекомендовался.

**** Без западной части подрайонов 29 (север), 30 и 31.

роста и хода полового созревания сельдей разных популяций минимальный размер ячеи сельдяного трала в разных подрайонах Балтийского моря различен и составляет (по стороне ячеи) в подрайонах: 22–27 – 18 мм; 28 и 29 (южнее $59^{\circ}30'$ с. ш.) – 16 мм; 29 (севернее $59^{\circ}30'$ с. ш.), 30, 31 и 32 – 10 мм. Однако следует отметить, что принятые меры для сохранения запасов сельдей и их рационального использования еще недостаточны.

Во многих странах фактические уловы бывают значительно больше допустимых. Из-за интенсивного лова в период с 1970 по 1980 г. в Балтийском море биомасса запасов и продукция биомассы сельди явно сократились, а уловы увеличились [305]. Должным образом не учитывается состояние запасов в разных районах моря, а также на конкретных участках зоны определенной страны. Промысел эксплуатирует запасы интенсивнее там, где промысловая ситуация лучше или качество рыбы выше. Поэтому пресс со стороны промысла на разные популяции неравный. Больше всего страдают популяции западных и южных районов Балтики, там и промысловая смертность выше. Обстановка усугубляется еще и тем, что в некоторых районах вышеприведенные минимальные размеры ячеи не могут эффективно защитить молодь сельди от вылова. Так, в некоторых популяциях идет интенсивный отлов сельди уже в однолетнем возрасте, задолго до завершения периода быстрого роста (когда продукция биомассы выше) и достижения половой зрелости (у большинства особей в 2–3-летнем возрасте).

В целях обеспечения максимальных уловов сельди путем эффективной охраны и рационального использования ее запасов кроме регулирования размера ячеи и ежегодного установления общих допустимых уловов необходимо квоты для рыболовных зон стран установить по подрайонам и дополнить Международные правила рыболовства в Балтийском море. Целесообразно установить минимальный промысловый размер сельди по популяциям (подрайонам) и проценты допустимого прилова молоди, а также времена и места запрета лова (для тралового промысла в районах нерестилищ и на подступах к нерестилищам, на участках обитания массовых скоплений молоди и др.). Необходимо также регулировать интенсивность промысла на нерестилищах.

Оценку величины запаса балтийских сельдей и рекомендации по их сохранению и вылову шпрота разрабатывает Рабочая группа по пелагическим рыбам Балтийского моря ИКЕС. С улучшением качества данных, представленных рыбохозяйственными институтами Прибалтийских стран, и особенно расширением сбора материала на все основные популяции балтийских сельдей во все большей степени удалось осуществить принцип определения состояния запасов по популяциям или по группам популяций с близкими популяционными параметрами. Количество единиц запасов балтийских сельдей увеличилось с 4 (в

1975 г.) до 8 (в 1983 г.): подрайоны 22—24; 25—27; 28 (без Рижского залива) и 29 (юг); Рижский залив; Финский залив; восточная часть подрайонов 29 (север), 30; восточная часть подрайона 31; западная часть подрайонов 29 (север), 30 и 31.

Для определения запасов используется метод виртуальных популяций, который позволяет определить изменения возрастной структуры, биомассы и численности запасов и промысловой смертности в предыдущий период. Кроме того, используются данные гидроакустического определения величины запасов и специальных исследований численности формирующихся поколений. В связи с тем что исходные данные анализа основываются в значительной степени на оценках и моделях, особенно значениях естественной и промысловой смертности, результаты анализа представляют собой не абсолютные цифры, а лучшие в данных условиях оценки.

На настоящем этапе, когда уже осуществлено некоторое, хотя еще недостаточное, международное регулирование промысла балтийской сельди, для улучшения управления запасами целесообразно приложить основные усилия к решению следующих проблем.

Не допускать перелома нерестового запаса популяций балтийских сельдей. Для этого необходимо на многолетнем материале исследовать зависимость величины пополнения от численности отложенной икры и ее качества. Учитывая сложность проблемы, для практических целей допустимо установление для отдельных запасов предварительных пороговых биомасс, ниже которых вероятность появления урожайных поколений значительно уменьшается. Эти пороговые биомассы являются одновременно границами, ниже которых промысел запаса не допускается.

Уменьшить прилов молоди популяций балтийских сельдей. В первую очередь эту проблему следует решать в отношении популяций, обитающих в западных и южных районах Балтики. Но в нынешней напряженной обстановке следует искать пути сокращения вылова молоди и в других частях моря, хотя эффект от этого меньше. Однако до настоящего времени еще неизвестно, насколько реально сокращение прилова молоди в отдельных популяциях, учитывая гибель молоди от травм, получаемых при прохождении через ячею трала, и смешанный характер промысла в большинстве районов Балтийского моря.

Разработать более эффективные методы определения величины запасов балтийских сельдей, не зависящие от промысла.

Определить продукцию всей ихтиомассы Балтийского моря и отдельных популяций балтийских сельдей с учетом абиотических факторов, продукции органического вещества и кормовых организмов рыб, взаимосвязей отдельных видов рыб и др., т. е. создать модель экосистемы Балтийского моря и его частей. По сложности и широте проблем

моделирование экосистем Балтики возможно в перспективе, при сотрудничестве всех Прибалтийских стран.

Уточнять величину коэффициента естественной смертности разных популяций в зависимости от возраста рыбы и времени года.

Определять величину уловов по сезонам. При этом необходимо учитывать следующее: общая масса сельдей после нереста низкая, ее жирность, упитанность и пищевые качества во время нереста и в определенный период после нереста низкие [86 и др.]; летом сельдь усиленно питается, наполнение желудка у нее хорошее и активность пищеварительных ферментов высокая. Летом держится она в основном разреженно и очень подвижна; в период и после нереста основной сезонной группировки траловый лов вести нецелесообразно, так как лов сельди в этот период менее эффективен, чем осенью, зимой и до путины, и добываемая сельдь как сырье по качеству значительно ниже, чем в другие периоды.

Разработать метод рационального использования запасов сельди и шпрота при их смешанном промысле.

Провести более глубокие исследования влияния эвтрофикации на популяционные параметры и состояние запасов балтийских сельдей и других компонентов экосистемы.

Определить концентрации наиболее существенных токсических загрязнителей в морской среде и организмах Балтийского моря, изучить механизм их воздействия на экосистему Балтийского моря и учитывать их в моделях, вырабатываемых для составления оценок состояния запасов сельдей и других рыб, рекомендаций по их использованию и защите, а также оценок экономических последствий токсического загрязнения Балтийского моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Балтийские сельди происходят, вероятно, от эвригалинных и эври-термных группировок атлантических весенних и осенних сельдей, которые в течение последних 10 тыс. лет вторгались в бассейн Балтийского моря в соответствии с изменениями условий в этом водоеме. В настоящее время сельди обитают в Балтийском море в виде двух локальных популяций — весенней и осенней. Устойчивые группировки балтийских сельдей имеют следующие различия.

Весенние и осенние сельди в нормальных условиях репродуктивно изолированы и составляют отдельные виды-двойники. Их можно различить по отолитам.

Локальные популяции весенней и осенней сельдей возникли в процессе адаптации сельдей к условиям среды (в основном к динамике продукционных циклов) в разных районах Балтики. В настоящее время они являются самовоспроизводящими системами, комплексы признаков которых между собой значительно различаются. С удалением от датских проливов на восток и север у популяций сельдей все яснее проявляются карликовые признаки.

Заливные сельди обычно не выходят в массовом количестве из залива и обитают в основном при соленостях 3–9 ‰. В условиях значительного сезонного колебания температуры в их ареале они адаптированы к интенсивному использованию кормовых ресурсов в течение короткого периода вегетации. Морские сельди нагуливаются и зимуют в открытом море и нередко предпринимают далекие миграции. Они обитают при более изменчивых в течение онтогенеза и более высоких, значительно различающихся по популяциям соленостях.

Устойчивость группировок связана в первую очередь с временной устойчивостью появления в условиях данной части моря, на определенных глубинах и при других известных условиях максимумов численности молоди зоопланктона, к использованию которых на стадии онтогенетического развития с наибольшей элиминацией (при переходе на экзогенное питание и в течение личиночного развития) адаптированы определенные группировки.

Длительность эмбрионального развития балтийских сельдей в градусо-часах наибольшая при оптимальной температуре (у весенних сельдей около 70 °С), при которой процент вылупления и процент нормальных эмбрионов, а также длина при вылуплении и длительность развития до резорбции желтка наибольшие. Для изученных в этом отношении группировок балтийской весенней и тихоокеанской сельдей упомянутая температура близка.

По сравнению с атлантической и тихоокеанской сельдями диапазон соленостей, при которых икра балтийских сельдей нормально оплодотворяется и развивается, сдвинут к более низким соленостям. У сель-

дей северо-восточных районов Балтики соответствующий оптимум при начальных стадиях развития 5–20 ‰. У осенней сельди оптимум солености выше, чем у весенней сельди того же района.

Личиночное развитие весенней сельди проходит в поверхностных слоях воды при температуре 12–19 °С и длится 2–2,5 мес. При метаморфозе ее длина около 30 мм. Личиночное развитие осенних сельдей длится 8–9 мес. В это время они обитают на разных глубинах при температуре зимой от 0 до 3 °С, а осенью и весной до 16–18 °С. При метаморфозе их длина 40–45 мм.

Молодь сельди обитает в прибрежной зоне; чем больше длина тела сеголетков и годовиков, тем глубже они обитают. В большинстве популяций массовое половое созревание происходит в трехлетнем возрасте. В последние годы созревать сельди стали раньше и размер тела увеличился.

Балтийская сельдь совершает регулярные сезонные перемещения. Распределение в период нагула определяется обилием корма, в период зимовки — температурой и содержанием кислорода, а в период нереста — в основном температурой. Регулярные продолжительные нагульные миграции балтийских сельдей связаны с различием биологической продуктивности и наличием корма на разных участках моря.

Вертикальное распределение сельдей зависит от возраста и размера (старшая и более крупная сельдь обитает глубже). В нагульный период наблюдается послойное распределение сельди — питающиеся тепловодным планктоном младшие возрастные группы обитают в светлое время в термоклине или около него, а старшая сельдь — в придонных слоях. Большие скопления обитают в зоне смешивания вод разных слоев — в районе берегового склона. Разница в биологической продуктивности между отдельными участками вызывает неравномерное распределение скоплений.

Суточные вертикальные миграции сельдей проходят наиболее интенсивно весной и в первую половину лета, в период ее усиленного питания. К осени суточные миграции ослабевают, и зимой при температуре воды 2–3 °С обычно прекращаются.

Соответственно условиям среды популяции сельди в направлении с юга на север и восток приспособлены к более широкому температурным границам и более низкой солености. Сельдь южных районов Балтики обитает в основном при температурах от 4 до 14 °С, а морская сельдь центральных и северных районов Балтики — от 2 до 15 °С. При этом молодь рыб обитает в более широком диапазоне температуры и солености.

Состав пищи и интенсивность питания сельди изменяются в зависимости от количества корма, возраста рыбы, сезона и района обитания. С понижением температуры интенсивность питания в западных и южных районах Балтики зимой уменьшается, а в северных районах

прекращается. Сельдь является наиболее важным потребителем планктонных рачков и нектобентоса в Балтийском море. Наиболее постоянным компонентом ее пищи являются копеподы. Значение мизид и амфипод в рационе увеличивается с возрастом, оно высоко также осенью и зимой, особенно в заливах и некоторых районах открытой Балтики.

Многолетняя динамика средней длины, упитанности и массы тела как молоди, так и старших рыб сходна у популяций, обитающих рядом. Сезонные колебания массы тела половозрелой сельди зависят от полового цикла. У весенних и осенних сельдей эти колебания различны. У морских популяций асимптотические длина и масса выше, чем у заливных или прибрежных сельдей.

Темп роста балтийских сельдей определяется количеством корма. Предполагается, что повышение темпа роста младшей сельди ряда популяций начиная с 50-х годов вызвано увеличением концентрации биогенов в поверхностных слоях моря. Вероятно, из-за сокращения количества корма вследствие ухудшения кислородного режима в глубоких слоях открытой части моря прирост старшей сельди, обитающей в этих районах, с 50-х до начала 80-х годов имел тенденцию к сокращению. Прямое влияние температуры на темп роста обнаруживается около границ температурного пессимума популяции. Косвенное влияние температуры и кислородных условий выявляется через обеспеченность пищей.

В зависимости от численности хищников (в основном трески) и изменения других факторов в разных частях моря и в разные периоды причины и величина естественной смертности популяций варьируют. Естественная смертность взрослой сельди с возрастом повышается. Значение старшей сельди в запасах наибольшее в центральной и северной частях открытой Балтики, где возраст наиболее старых сельдей достигает 16–20 лет против 7–12 лет в популяциях, обитающих в южных и западных районах Балтики.

В соответствии с половыми циклами весенней и осенней сельдей в разных районах Балтийского моря размножение группировок сельди адаптивно приурочено к таким местам, временам и условиям среды, при которых наблюдаются оптимальные условия для эмбрионального развития и максимальная для данного района плотность кормовых организмов для личинок во время их перехода на экзогенное питание и позже. Соответственно изменению температуры и передвижению волны весеннего и осеннего максимумов первичной продукции весенний нерест продвигается с запада на восток, а нерест осенней морской сельди начинается сначала на севере, а позже — на юге. Как у весенней, так и у осенней сельдей средние возрастные группы, имеющие наибольшую плодовитость и наиболее высококачественные гаметы, нерестятся в середине нерестового периода, когда эффективность нереста наиболее высокая.

Зависимость численности потомков от численности отложенной

икры сильно колеблется. У некоторых популяций весенних сельдей наблюдается определенная биомасса нерестового запаса (что соответствует определенному количеству отложенной икры), при которой в средних условиях формируется поколение наибольшей численности. У осенней сельди северо-восточных районов Балтики численность потомков с увеличением количества отложенной икры повышается.

Воздействие условий среды на численность формирующегося поколения проявляется в изменениях емкости зоны обитания эмбрионов и личинок как в течение одного сезона размножения (ввиду случайных, кратковременных изменений среды), так и в долгосрочном аспекте (отражающем более продолжительные отклонения в климате) и в степени временного совпадения массового перехода личинок на экзогенное питание, с максимумом численности их кормовых организмов.

Как у весенней, так и осенней балтийских сельдей численность поколений зависит в первую очередь от бесперебойного обеспечения личинок подходящим кормом, начиная с перехода на экзогенное питание. У весенних сельдей период формирования численности поколения короток, и обычно эта численность зависит от обеспеченности кормом личинок в период их перехода на экзогенное питание. У осенних сельдей неблагоприятные условия среды в зимний период могут вызывать значительное сокращение численности поколений в течение всего периода личиночного развития.

Годовые и многолетние изменения параметров среды, имеющие влияние на урожайность поколений, связываются с изменениями в типе атмосферной циркуляции.

В последние десятилетия уловы сельди в Балтийском море росли за счет увеличения эксплуатации запасов, за счет роста биомассы, связанного с повышением продуктивности верхнего слоя моря. Внедрение пелагических тралов усилило эксплуатацию молодежи.

Для сохранения и увеличения численности стада балтийских сельдей необходимо: сократить вылов молодежи, особенно в южных и западных районах моря; установить величину уловов на уровне, соответствующем эксплуатации запасов, близком к точке $F_{0,1}$ на графике улова на рекрут; сохранить нерестовый запас популяции выше пороговой величины. Для улучшения управления запасами балтийских сельдей необходимо: определить для всех популяций пороговые значения биомассы нерестового стада, ниже которых в средних условиях вероятность формирования урожайных поколений значительно сокращается; повысить качество определений величины запасов сельди методами, не зависящими от промысла; создать для управления рыбными ресурсами Балтийского моря многовидовые модели (экосистемы); учитывать при оценке состояния запасов эвтрофикацию и токсическую загрязненность Балтийского моря.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. А в е р и н ц е в С. В. Сельди Белого моря – Труды НИРХ, 1927, т. 2, вып. 1, с. 41–77.
2. А л т у х о в К. А. Материалы по биологии салаки Литовского побережья Балтийского моря. – Труды АН Литовской ССР, 1959, сер. Б, 2 (18), с. 197–224.
3. А н о х и н а Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. – М.: Наука, 1969. – 291 с.
4. Б а т а л ь я н ц К. Я. О происхождении внутривидовой дифференциации Балтийской салаки *Clupea harengus membras* L. – Вопросы ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 1 (34), с. 46–57.
5. Б а т а л ь я н ц К. Я. Историческое прошлое сезонных рас сельди *Clupea harengus* в свете современных представлений. – Зоологический журнал, 1972, т. 51, вып. 2, с. 237–241.
6. Б е р К. Исследования для разрешения вопроса: уменьшается ли количество рыбы в Чудском озере. – Ж. Мин. гос. имуществ. Спб., 1852, № 43, с. 248–302.
7. Б е р К. Материалы для истории рыболовства в России и принадлежащих ей морях. – Зап. АН по 1 и 3 отд. Спб., 1854, 2, с. 465–544.
8. Б и р м а н И. Б. К основам прогнозирования запасов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Walb. – В кн.: Оценка запасов промысловых рыб и прогнозирование уловов. М., 1980; с. 25–33.
9. Б и р ю к о в Н. П. Материалы к изучению распределения салаки и кильки в Балтийском море. – Труды БалтНИИРХа, 1955, вып. 1, с. 5–39.
10. Б и р ю к о в Н. П. Распределение скоплений промысловых рыб в южной части Балтийского моря зимой и весной 1956 г. – Труды БалтНИИРХа, 1956, вып. 2, с. 3–33.
11. Б и р ю к о в Н. П. Сельди Балтийского моря. – Калининград, 1970. – 205 с.
12. Б и т ю к о в Э. П. К вопросу о суточных вертикальных миграциях салаки. – Доклады АН СССР, т. 128, 1959, № 1, с. 179–182.
13. Б и т ю к о в Э. П. Питание салаки *Clupea harengus membras* L. восточной части Финского залива. – Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 4 (21), с. 725–736.
14. Б у з н и к о в Г. А. Гиалуронидаза и фермент вылупления в эмбриогенезе костистых рыб. – Труды ИМЖ АН СССР, 1961, вып. 33, с. 173–218.
15. В и н б е р г Г. Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных. – В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М., 1975. с. 7–25.
16. В л а д и м и р о в В. И. Размножение сельди и осетра в условиях зарегулированного стока реки. – Труды совещания Ихтиологической комиссии АН СССР. М., Изд. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 277–282.
17. В о л о д и н В. М. Эмбриональное развитие осенней салаки и потребление кислорода в ходе ее развития. – Вопросы ихтиологии, 1956, вып. 7, с. 123–133.
18. Г а е в с к а я А. В., Ш а п и р о Л. С. К вопросу о локальности салаки *Clupea harengus membras* L. Вислинского залива Балтийского моря. – В кн.: Состояние запасов и основы рационального рыболовства в Атлантическом океане. Калининград, 1981, с. 11–19.
19. Г а л к и н а Л. А. Явления дегенерации половых клеток у тихоокеанской сельди. – Доклады АН СССР, 1959, т. 126, № 2, с. 404–405.
20. Г а л к и н а Л. А. Размножение и развитие охотской сельди. – Известия ТИНРО, 1960, т. 66, с. 3–40.

21. Г а л к и н а Л. А. Оплодотворение и развитие икры беломорской сельди *Clupea harengus pallasi maris-albi* Berg (var A) в воде различной солености. — Доклады АН СССР, 1962, т. 143, № 2, с. 479–482.
22. Г р а б д а Я. Личинки *Anisakis Semples* как показатель популяционной принадлежности и миграции сельди в Южной Балтике. — В кн.: Экосистемы Балтики. Гдыня, 1980, с. 272–279.
23. Д а н и л ь ч е н к о О. П. Чувствительность эмбрионов рыб к токсическим веществам. — Вопросы ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 3 (104), с. 518–257.
24. Д е м е н т ь е в а Т. Ф. О состоянии запасов трески и салаки в Балтийском море. — Труды ВНИРО, 1954, т. 21, с. 163–184.
25. Д е м е н т ь е в а Т. Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. — М.: Пищевая промышленность, 1976. — 239 с.
26. Д м и т р и е в Н. А. Различия и сходство биологических признаков беломорской сельди и балтийской салаки. — Труды ВНИРО, 1958, т. 34, с. 178–184.
27. Д у ш к и н а Л. А. Биология морских сельдей рода *Clupea* в ранние периоды онтогенеза. Автореферат докторской диссертации. Ленинград, 1974. — 50 с.
28. Д у ш к и н а Л. А. Пигментация морских сельдей рода *Clupea* как один из возможных показателей их происхождения. — В кн.: Исследование фауны морей, 16 (24). Ленинград, 1975, с. 227–254.
29. З а и к а В. Е. Емкость среды — содержание понятия и его применения в экологии. — В кн.: Экология моря. Киев, 1981, 7, с. 3–9.
30. З е н к и н В. С. Генетико-биохимическая дифференциация популяций балтийской сельди. — В кн.: Состояние запасов и основы рационального рыболовства в Атлантическом океане. Калининград, 1981, с. 3–11.
31. З у с с е р З. Г. Суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб. — Труды ВНИРО, 1961, т. 64, с. 177–186.
32. И ж е в с к и й Г. К. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей. — М.: Пищепромиздат, 1961. — 216 с.
33. К а л е й с М. В. Некоторые особенности продвижения каттегатских вод внутри Балтийского моря. — В кн.: Рыболовственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1970, № 7, с. 3–10.
34. К а ч и н а Т. Ф. Количественная связь родительских и дочерних стад у тихоокеанской сельди. — Труды ВНИРО, 1975, т. 97, с. 21–35.
35. К а ч и н а Т. Ф. Сельдь западной части Берингова моря. — М.: 1981. — 120 с.
36. К е с с л е р К. Описание рыб, которые встречаются в водах Санкт-Петербургской губернии. Спб., 1864. — 240 с.
37. К о н с т а н т и н о в К. Г. Суточные вертикальные миграции трески и пикши. — Труды ВНИРО, 1958, т. 36, с. 62–82.
38. К о с т р и ч к и н а Е. М. Питание трехиглой колюшки в Рижском заливе. — Труды БалтНИИРХа, 1970, 4, с. 339–348.
39. К о с т р и ч к и н а Е. М., О я в е е р Э. А. Многолетние изменения зоопланктона и темпа роста сельди в Рижском заливе. — Гидробиологический журнал, 1982, т. 18, вып. 1, с. 48–54.
40. К о с т р и ч к и н а Е. М., Стародуб М. Л. Питание и трофические связи сельди и шпрота в Восточной Балтике. — В кн.: Экосистемы Балтики. Гдыня, 1980, с. 332–349.
41. К о с т р и ч к и н а Е. М., О я в е е р Э. А., Раннак Л. А. Многолетняя динамика темпа роста сельди в Балтийском море в связи с изменением океанографических условий и обеспеченности пищей. — *Fischerei-Forschung, Rostock — Marienehe*, 1982, 20, 1, 37–42.

42. Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Физиологическая характеристика салаки *Clupea harengus membras* L. различной плодовитости. — Вопросы ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 3 (24) с. 441–451.
43. Кругиус Ф. В. Продукция молоди красной *Oncorhynchus nerka* Walb в озере Дальнем. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 6 (59), с. 1059–1076.
44. Крыжановский С. Г. Материалы по развитию сельдевых рыб. — Труды ИМЖ, 1956, вып. 17, с. 1–245.
45. Крыжановский С. Г. Развитие салаки в воде повышенной солености. — Вопросы ихтиологии, 1956, вып. 6, с. 100–104.
46. Кушинг Д. Управление рыбными ресурсами Мирового океана. — М.: Пищевая промышленность, 1980. — 95 с.
47. Лисивненко Л. Н. Характеристика нереста и условий размножения весеннерестующей салаки в Рижском заливе. — Труды Латвийского отд. ВНИРО, 1957, т. 2, с. 19–28.
48. Лисивненко Л. Н. Этапы развития салаки и ее пищеварительных органов. — Труды БалтНИИРХа, 1958, вып. 4, с. 262–287.
49. Лисивненко Л. Н. Планктон и питание личинок салаки в Рижском заливе. — Труды НИИРХа, СНХ ЛатвССР, 1961, № 3, с. 105–138.
50. Лисивненко Л. Н. Биология личинок и мальков весеннерестующей салаки и факторы, определяющие успешность ее воспроизводства. Автореферат кандидатской диссертации. Рига, 1963, 26 с.
51. Лисивненко Л. Н. Значение прибрежной зоны Рижского залива для воспроизводства салаки. — Труды БалтНИИРХа, 1970, № 4, с. 145–160.
52. Лишев М. Н. Состояние запасов салаки в Рижском заливе и перспективы их использования на 1965–1967 годы. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1966, № 1, с. 14–48.
53. Лишев М. Н., Кикуте С. К., Фреймане С. О. Исследования темпа роста салаки. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1967, № 3, с. 15–48.
54. Мантейфель Б. П., Лишев М. Н., Радаков Д. В. Наблюдения за поведением салаки при лове ее тралом. — Труды ВНИРО, 1958, т. 36, с. 19–24.
55. Марти Ю. Ю. Взгляды на формирование морфобиологических особенностей морских сельдей Атлантического и Тихого океанов. — Труды ПИНРО, 1966, вып. 17, с. 303–316.
56. Мейен В. А. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. — Известия АН СССР. отд. биол. наук, 1944, № 2, с. 65–77.
57. Мина М. В. Популяции и виды в теории и в природе. — В кн.: Уровни организации биол. систем. М., 1980, с. 20–40.
58. Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Пищевая промышленность, 1969. — 339 с.
59. Моисеев П. А. Некоторые перспективы использования биоресурсов Мирового океана. — Биология моря, 1981, № 3, с. 68–75.
60. Моисеев П. А. Добыча биологического сырья в Мировом океане. — В кн.: Биологические ресурсы океана. М., 1985, с. 166–180.
61. Морозова П. Н. Колебания запасов салаки в восточной части Финского залива. — Известия ГосНИОРХа, 1971, т. 76, с. 100–112.
62. Мухомедяров Ф. Б. О динамике и структуре локальных популяций сельдей в заливах Белого моря. — В сб.: Исследование фауны морей, 16 (24), Наука, 1975, с. 38–52.
63. Мухомедяров Ф. Б. Миграционные пути мелких беломорских сельдей на основе их мечения. — В сб.: Исследование фауны морей, 16 (24), Наука, 1975, с. 109–125.

64. М я р т и н с о н М. А., О я в е е р Э. А., Т а н н е р Р. Х. О встречаемости мышечных эстераз у балтийской сельди *Clupea harengus membras* L. — В сб.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 70—73.
65. Н а г л и с А. К. Промыслово-биологическая характеристика салаки Вентспилской зоны Балтийского моря. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1981, вып. 16, с. 64—70.
66. Н и к о л а е в И. И. О дрейфовых перемещениях больших скоплений пелагических рыб. — Вопросы ихтиологии, 1955, вып. 3, с. 213—222.
67. Н и к о л а е в И. И. Условия питания и рост салаки. — Труды БалтНИИРХа, 1956, вып. 2, с. 34—44.
68. Н и к о л а е в И. И. О колебаниях биологической продуктивности Балтийского моря. — Труды Латвийского отделения ВНИРО, 1957, вып. 2, с. 83—113.
69. Н и к о л а е в И. И. Некоторые факторы, определяющие колебания численности салаки и атлантическо-скандинавской сельди. — Труды ВНИРО, 1958, т. 34, с. 154—177.
70. Н и к о л а е в И. И. Суточные вертикальные миграции некоторых ракообразных Балтийского моря. — Труды ВНИРО, 1960, т. 42, с. 61—83.
71. Н и к о л а е в И. И. Планктон как фактор распределения и продуктивности планктоноядных рыб Балтийского моря. — Труды совещания ихтиологической комиссии АН СССР, 1961, вып. 13, с. 364—373.
72. Н и к о л а е в И. И. Влияние планктона на распределение салаки и балтийской кильки. — Труды НИИРХа СНХ Латвийской ССР, 1961, № 3, с. 201—223.
73. Н и к о л а е в И. И. Краткая количественная характеристика планктона Балтийского моря. — Труды БалтНИИРХа, 1961, вып. 7, с. 78—98.
74. Н и к о л а е в И. И., К р и е в с Х. К. Количественная характеристика планктона Центральной Балтики и Рижского залива в 1957 г. — Труды НИИРХа СНХ Латвийской ССР, 1961, 3, с. 225—271.
75. Н и к о л а е в И. И., К р и е в с Х. К. Количественная характеристика зоопланктона Центральной Балтики и оценка кормовой обеспеченности салаки и кильки в 1960 г. — Труды БалтНИИРХа, 1962, т. 8, с. 88—96.
76. Н и к о л ь с к и й Г. В. Теория динамики стада рыб. — М.: Наука, 1965. — 382 с.
77. О с т о в И. М. К вопросу о влиянии подводной освещенности на вертикальное распределение салаки восточной части Финского залива. — Известия ГосНИОРХа, 1969, т. 65, с. 329—332.
78. О с т о в И. М. Значение гидрометеорологических факторов в распределении некоторых рыб Финского залива. — Известия ГосНИОРХа, 1969, т. 65, с. 333—342.
79. О я в е е р Э. А. Распределение и состав скоплений салаки *Clupea harengus membras* L. в восточной части Центральной Балтики и в Рижском заливе в летний период. — Вопросы ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 2 (43), с. 240—246.
80. О я в е е р Э. А. Пелагические рыбы. — В кн.: Проект "Балтика", Л., 1983, вып. 1, с. 202—212.
81. О я в е е р Э. А., Е в т ю х о в а Б. К., Н а г л и с А. К. Состояние запасов и степень эксплуатации сельди восточного побережья Балтийского моря. — Fischerei — Forsch., Rostock—Marienehe, 1975, 13, 1, s. 11—19.
82. О я в е е р Э. А., К а л е й с М. В. О некоторых океанологических предпосылках, определяющих количество и распределение пелагических рыб в Балтийском море. — В сб.: Океанология, 1974, т. 14, вып. 3, с. 544—554.
83. О я в е е р Э. А., К а л е й с М. В., В е л ь д р е И. Р. Зависимость распределения кильки и салаки от условий зимовки в восточной и северной частях Балтийского моря. — Fischerei—Forschung, Rostock—Marienehe, 1976, 14, 1, s. 23—25.

84. П а н и н К. И. Материалы по биологии сельди северо-восточного побережья Камчатки. — Известия ТИНРО, 1950, т. 32, с. 3—36.
85. П е т р у ш е в с к и й Г. К. О паразитах салаки. — Известия ГосНИОРХа, 1957, т. 42.
86. П о ж о г и н а П. М. Салака *Clupea harengus membras L.* — В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1972, вып. 9, с. 5—29.
87. Р а б и н е р с о н А. И. К познанию салаки Финского залива. — Известия отделения прикладной ихтиологии, 1925, т. 3, вып. 2, с. 134—150.
88. Р а н н а к Л. А. Нерестовые ареалы, нерести и оценка мощности поколений салаки в водах Эстонской ССР. — Труды ВНИРО, 1954, т. 26, с. 24—48.
89. Р а н н а к Л. А. Количественный учет эмбрионов и личинок салаки в северной части Рижского залива и основные факторы, обуславливающие их выживаемость. — Труды ВНИРО, 1958, т. 34, с. 7—18.
90. Р а н н а к Л. А. Плодовитость салаки и определяющие ее факторы. — В сб.: Гидробиологические исследования. Тарту, 1958, т. 1, с. 313—323.
91. Р а н н а к Л. А. О вертикальном распределении салаки в зимне-весенний период в Балтийском море. — Труды ВНИРО, 1966, т. 60, с. 229—246.
92. Р а н н а к Л. А. Колебания естественных запасов весенней салаки в разных районах Северо-Восточной Балтики. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1967, № 3, с. 87—100.
93. Р а н н а к Л. А. Салака *Clupea harengus membras L.* Автореферат докторской диссертации. Тарту, 1970. — 77 с.
94. Р а н н а к Л. А. Плодовитость салаки Финского залива. — Труды БалтНИИРХа, 1970, вып. 4, с. 228—255.
95. Р а н н а к Л., Я к о б с о н Т. О питании молоди салаки в связи с ее развитием. — В сб.: Гидробиологические исследования. Тарту, 1962, 3, с. 239—249.
96. Р а с с Т. С. О размножении и жизненном цикле мурманской сельди *Clupea harengus L.* — Труды ПИНРО, 1939, вып. 6, с. 93—164.
97. Р а с с Т. С. Биогеографическая основа районирования рыбопродуктивных зон Мирового океана. — В кн.: Биологические ресурсы гидросферы и их использование. М., 1979, с. 48—83.
98. С в е т о в и д о в А. Н. О географическом распространении сельдевых в связи с некоторыми вопросами зоогеографии северных частей Атлантического и Тихого океанов. — Труды 2-го географического съезда, 1949, с. 184—191.
99. С в е т о в и д о в А. Н. Фауна СССР. Рыбы, 1952, т. 2, вып. 1 (Сельдевые). М.; Л., 400 с.
100. С е в е р ц о в С. А. Морфо-биологическая теория и некоторые проблемы эволюционной экологии. — Известия АН СССР. Серия биологическая, 1948, № 3, с. 357—363.
101. С е л е ц к а я А. В. Некоторые вопросы биологии весенней салаки Южной Балтики. — Труды БалтНИИРХа, 1958, вып. 4, с. 251—261.
102. С е л е ц к а я А. В. Нерестовые ареалы, нерест и оценка поколений весенней салаки в Южной Балтике. — Труды БалтНИИРХа, 1961, вып. 7, с. 112—124.
103. С е л е ц к а я А. В. Состояние численности салаки и кильки в южной части Балтийского моря. — Труды БалтНИИРХа, 1962, вып. 8, с. 111—117.
104. С е л и в е р с т о в А. С. Некоторые факторы, влияющие на мощность поколений атлантическо-скандинавской сельди. Автореферат кандидатской диссертации. Петрозаводск, 1974. — 24 с.
105. С и м м М. А. Изменение размера и веса эвритоморы *Eurytemora hirundoides* в Пярнуской бухте. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1980, № 15, с. 88—97.

106. Скворцова Т. А. Хромосомные комплексы беломорской сельди *Clupea harengus pallasi p. maris-albi* Berg и салаки *Clupea harengus harengus p. tembras L.* — В кн.: Исследование фауны морей. Л., 1975, с. 104–108.
107. Соскин И. М., Кузнецова Л. Н., Соловьев В. И. Течения Балтийского моря на основе обработки гидрологических наблюдений динамическим методом. — Труды ГОИН, 1963, вып. 73, с. 76–79.
108. Спасский Н. А., Риттих Л. А. Некоторые результаты работ по изучению биологии и распределения морской салаки в Южной Балтике. — Труды БалтНИРО, 1955, вып. 1, с. 60–84.
109. Суворов Е. К. К ихтиофауне Балтийского моря. — Труды Балтийской экспедиции. Спб., 1913, вып. 2. — 63 с.
110. Суворов Е. К. Основы ихтиологии. — М.: 1948. — 576 с.
111. Сушкина А. П. Питание салаки Балтийского моря и Рижского залива. — Труды ВНИРО, 1954, т. 26, с. 118–136.
112. Телегин К. Ф. Распределение салаки в восточной части Финского залива. — Известия ГосНИОРХа, 1971, т. 76, с. 91–99.
113. Тоом М. М. Опыты по инкубации икры балтийской салаки. — Труды ВНИРО, 1958, т. 34, с. 19–29.
114. Трауберга Е. Т. Характеристика питания молоди салаки в Рижском заливе в 1965–1967 гг. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1970, вып. 7, с. 52–65.
115. Трауберга Е. Т. Некоторые особенности распределения и нагула личинок весеннерестующей салаки в Рижском заливе в зависимости от условий среды. Тезисы доклада II Всесоюзной конференции по вопросам раннего онтогенеза рыб. — Киев: Наукова Думка, 1978, с. 161–162.
116. Тюрин П. В. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства. — Вопросы ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 3 (24), с. 403–427.
117. Тюрнин Б. В. О причинах снижения запасов охотской сельди и мерах по их восстановлению. — В сб.: Биология моря, 1980, № 2, с. 69–74.
118. Узарс Д. А. Питание балтийской трески *Gadus morhua callarias L.* и ее роль в экосистеме моря. Автореферат кандидатской диссертации. М., 1982. — 23 с.
119. Феттер М. Е. О связи некоторых гидрологических факторов с распределением скоплений сельди в Южной Балтике. — *Fischerei-Forschung, Rostock-Marienehe*, 1976, 14, 1, s. 17–18.
120. Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. — Л.: Наука, 1974. — 235 с.
121. Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. — М.: 1980. — 283 с.
122. Шевцов С. Е., Евтюхова Б. К., Оявеев Э. А. О размере ячеи в кутках салачных тралов. — Рыбное хозяйство, 1978, № 1, с. 45–46.
123. Шестаков В. Г. Питание корюшки в Пярнуской бухте и Рижском заливе. — Труды БалтНИИРХа, 1970, № 4, с. 349–360.
124. Шутова-Корж И. В. Изменение ареалов многопозвонковой и малопозвонковой сельди в Баренцевом море. — Труды ПИНРО, 1966, вып. 17, с. 209–221.
125. Шукина И. Н. Питание и миграции речной камбалы *Pleuronectes fesus* Duncker в районе о-ва Хийумаа. — Труды БалтНИИРХа, 1970, № 4, с. 361–378.
126. Юрковский А. Н. Динамика и структура послонного распределения фосфора в Балтийском море. — Известия АН ЭССР, 1980, т. 29 (Биология), № 3, с. 255–265.
127. Ярекюльг А. Донная фауна восточной части Балтийского моря. — Таллин: Валгус, 1979. — 381 с.

128. Ackefors H., Hernroth L., Lindahl O. Ecological production studies in the phytoplankton and zooplankton in the Gulf of Bothnia. – Finnish Mar. Res., 1978, Nr. 244, pp. 116–126.
129. Ackefors H., Lindahl O. Investigations on primary phytoplankton production in the Baltic in 1974. – Medd. Havsfiskelab. Lysekil, 1975, No 195, 13 pp.
130. Alander H. Investigations on the Baltic herring. – Ann. Biol. Cons. perm. int. Explor. Mer., 1943, v. 1, pp. 177–182.
131. 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, v. 28, pp. 1545–1562.
132. Aneer G. A two-year study of the Baltic herring in the Askö–Landsort area, 1970–1972. – Contrib. Askö Lab., Univ. of Stockholm, 1975, No 8, 36 pp.
133. Aneer G. On the ecology of the Baltic herring. Studies on spawning areas, larval stages, locomotory activity pattern, respiration, together with estimates of production and energy budgets. – Dep. of Zoology and Askö Lab., Univ. of Stockholm, 1979, 72 pp.
134. Aneer G., Ljungberg O. Lymphocystis disease in Baltic herring *Clupea harengus* var. *membras* L. – J. Fish. Biol. 1976, 8, pp. 345–350.
135. Aneer G., Nellbring S. A SCUBA-diving investigation of Baltic herring (*Clupea harengus membras* L.) spawning grounds in the Askö–Landsort area, northern Baltic proper. – J. Fish. Biol., 1982, 21, pp. 433–442.
136. Aneer G., Florell G., Kautsky U. In situ observations of Baltic herring (*Clupea harengus membras*) Spawning behaviour in the Askö–Zandsort area, Northern Baltic proper. – Marine Biology, 1983, 74, pp. 105–110.
137. Aneer G. Some speculations about the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in connection with the eutrophication of the Baltic Sea. – Canadian J. Fish. and Aquatic Sci., vol. 42, 1985, No 1, pp. 83–90.
138. Anwand K. Das Wachstum der Frühjahr- und Herbstheringe aus dem Gewässern um Rügen. – Zeitschr. für Fischerei, 1963, Bd. 11, NF, H. 3/4, S. 201–209.
139. Astok V., Tamsalu R. Muutliku meelega meri. – Eesti Loodus, 1975, Nr. 4, lk. 193–200.
140. Axell M.-B. Feeding of cod the Aland Sea and its influence on the stocks of herring and sprat. – Finnish. Fish. Res., 1982, pp. 35–39.
141. Baxter I. G. Development rates and mortalities in Clyde herring eggs. – Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 1971, v. 160, pp. 27–29.
142. Beverton R. J. H. Maturation, growth and mortality of clupeid and engraulid stocks in relation to fishing. – Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 1963, v. 154, pp. 44–67.
143. Beverton R. J. H., Holt S. J. On the dynamics of exploited fish populations. – Fish. Investig. London, 1957, Ser. 2, No 19, 533 pp.
144. Biester E. Der Frühjahrshering Rügens – Seine Rolle in der Fischerei der Ostsee und in den Übergangsgebieten zur Nordsee. – Rostock, 1979, 231 S.
145. Biester E., Jönsson N., Hering P. Studies on Rügen herring. – ICES C. M. 1979/J: 32, 10 pp.
146. Birjukov N. P., Shapiro L. S. The relation between yearclass strength of Vistula Bay herring, the state of the spawning shoals and the quality of the sexual products. – Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 1971, v. 160, pp. 18–23.
147. Björke H. The food of herring larvae of Norwegian spring spawners. – Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 1971, v. 160, pp. 101–103.
148. Blaxter J. H. S. Herring rearing I. The storage of herring gametes. – Mar. Res. Scot., 1955, No 3, 12 pp.
149. Blaxter J. H. S. Herring rearing II. The effect of temperature and other factors on development. Mar. Res. Scot., 1956, No 5, 19 pp.

150. B l a x t e r J. H. S. The racial problem in herring from the viewpoint of recent physiological, evolutionary and genetical theory. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1958, v. 143, 2, pp. 10–19.
151. B l a x t e r J. H. S. Herring rearing IV, Rearing beyond the yolk-sac stage. Mar. Res. Scot., 1962, No 1.
152. B l a x t e r J. H. S., H e m p e l G. On the condition of herring larvae. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1963, v. 154, pp. 35–40.
153. B r i e l m a n n N., B i e s t e r E. Investigation of the larvae of the spring herring at the spawning grounds around Rügen. — ICES C. M. 1979/J: 30, 12 pp.
154. G i e g l e w i c z W., P o s a d z k i K. Comparative studies of the spring and autumn spawning herring of the Gulf of Danzig. — Ann. Biol. Cons. perm. int. Explor. Mer, 1947, v. 2, pp. 159–165.
155. C u s h i n g D. H. The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. — J. Cons. int. Explor. Mer. 1959, v. 24, No 3, pp. 455–464.
156. C u s h i n g D. H. The fluctuation of year-classes and the regulation of fisheries. — Fisk Dor. Skr., Ser. Hav Unders., 1969, 15, pp. 368–379.
157. C u s h i n g D. H., D i c k s o n R. R. The biological response in the sea to climatic changes. — Adv. in Mar. Biol., 1976, 14, 122 pp.
158. D r a g e s u n d O., N a k k e n O. Mortality of herring during the early larval stage in 1967. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 1971, v. 160, pp. 142–146.
159. D u s h k i n a L. A. Influence of salinity on eggs, sperm and larvae of low-vertebral herring reproducing in the coastal waters of the Soviet Union. — Mar. Biol., 1973, 19, pp. 210–223.
160. E i n a r s s o n H. Racial analysis of Icelandic herring by means of the otoliths. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1951, v. 128, No 1, pp. 55–74.
161. E h n h o l m G. Studier över strömmingen i Östra Kvarken. — Havsforskn. Inst. Skr., 1951, No 149, 94 pp.
162. E l w e r t o w s k i H., P o p i e l J. Recruitment to the herring stock in the Southern Baltic. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1967, 154, pp. 243–245.
163. F a r r a n G. On the size and number of ova of irish herrings. — J. Cons. int. Explor. Mer, 1938, v. 13, No 2, pp. 91–100.
164. F o n s e l i u s S. Hydrography of the Baltic deep basins II. — Fishery Bd. Sweden, Ser. Hydrography, 1967, No 20, 1–31.
165. G u l l a n d J. A., B o e r e m a L. K. Scientific advice on catch levels. — Fish. Bull., U. S., 1972, No 71, 325–335.
166. H a l l i n g F. Autumn-spawning herring larvae and the abundance of copepods off the Åland islands in September–November 1977. — ICES C. M. 1978/J: 20, 1–9 (mimeo).
167. H e i n c k e F. Naturgeschichte des Herings. — Dtsch. Seefisch. Ver., 1898, Bd. 2, H. 1, I – CXXXVI und 1–128.
168. H e l l e v a a r a E. Tutkimuksia Lounais-Suomen silakasta.—Suomen Kalatalous, 1912, Nide 1, 19–59.
169. H e m p e l G., B l a x t e r J. H. S. The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus* L.). — J. Cons. int. Explor. Mer, 1961, v. 27, No 3, 336–346.
170. H e m p e l G., B l a x t e r J. H. S. On the condition of herring larvae. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1963, v. 154, 35–40.
171. H e m p e l G., N e l l e n W. Fische der Ostsee. In: L. Magaard and G. Rheinheimer (Eds.), Meereskunde der Ostsee. Springer, Berlin, 1974, 215–232.
172. H e m p e l G., S c h n a c k D. Larval abundance and spawning grounds of Banks and Downs herring. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1971, v. 160, 94–98.

173. H e s s l e Chr. The herrings along the Baltic coast of Sweden. Publ. de Circonst., 1925, No 89, 1–57.
174. H e s s l e Chr. Undersökningar över strömmingen i Stockholms skärgård. – Svenska Hydrogr. – Biol. Komm. Skr., 1937, Ser. Biol. Bd. 2, No 2, 1–21.
175. H j o r t J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. – Rapp. P. – v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1914, v. 20, 228 pp.
176. H o l l i d a y F. G. T., B l a x t e r J. H. S. The effect of salinity on the developing eggs and larvae of the herring. – J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1960, v. 39, pp. 591–603.
177. H u d d R. Feeding of Baltic herring larvae in the Gulf of Finland. – Finnish. Fish. Res., 1982, No 4, pp. 27–34.
178. I B S F C. Proceedings of the first session, Warsaw, Oct. 28–31, 1974, 46 pp.
179. I B S F C. Proceedings of the second session, Warsaw, Sept. 27 – Oct. 1, 1976, Warsaw, 154 pp.
180. I B S F C. Proceedings of the ninth session, Warsaw, Sept. 1983, 146 pp.
181. I C E S. Report of the Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic. – C. M. 1975, 19 pp.
182. I C E S. Report of the Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic. – C. M. 1978/J: 4, 48 pp.
183. I C E S. Report of the Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic. – C. M. 1979/J: 3, 97 pp.
184. I C E S. Report of the Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic. – C. M. 1980/J: 4, 110 pp.
185. I C E S. Report of the Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic. – C. M. 1981/J: 4, 119 pp.
186. I C E S. Report of the Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic. – C. M. 1984/Assess: 14, 189 pp.
187. I g n a t i u s H., A x b e r g S., N i e m i s t ö L. Quaternary geology of the Baltic Sea. In: A. Voipio (Ed.) The Baltic Sea. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, 1981, pp. 54–104.
188. I s a k s s o n R. Silakan ravinto Porin edustalla keväällä ja ja syksyllä 1982. – Meri, 1983, No 12, Helsinki, 162–171.
189. J a k o b s s o n J. Monitoring and management of the Northeast Atlantic herring stocks. – Canadian J. Fish. and Aquatic Sci., vol. 42, 1985, No 1, pp. 207–221.
190. J e n s e n A a g e J. C. Amount and growth of herring fry in the Danish waters. – Rep. Danish. Biol. Stat, 1950, No 51, pp. 19–48.
191. J e n s e n A a g e J. C. Changes in the quality of the herring in the course of the year and from year to year. – Rep. Danish Biol. Stat., 1950, No 51, pp. 3–17.
192. J e n s e n A a g e J. C. Danish herring taggings inside the Scaw, 1949–1952. – Rapp. P.–v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1955, v. 140, pp. 30–32.
193. J e s p e r s e n P. The food of the herring in the waters round Bornholm. – Medd. Kommn. Danmarks Fiskeri – og Havundersgelser, Ser. Plankton, 1936, No 3, pp. 1–40.
194. K a i s e r W., S c h u l z S. Zur Ursache der zeitlichen und räumlichen Differenzen des Beginns der Phytoplanktonblüte in der Ostsee. – Fischerei–Forschung, Rostock–Marienehe, 1976, 1, S. 77–81.
195. K a l e i s M. V. Present hydrographic conditions in the Baltic. – Ambio Spec. Rep., 1976, No 4, pp. 37–44.
196. K a l e i s M. V. The peculiarities of Kattegat water advection in the deep layer of the Baltic Sea. – Ambio Spec. Rep., 1977, No 5, 201–204.
197. K a l e i s M., Y u l a E. Hydrographic conditions in the Baltic proper in 1973 and 1974. – Ann. Biol. Cons. int Explor. Mer, 1974, v. 31, 44–49.

198. K a l e i s M., Y u l a E. Hydrographic conditions in the Baltic in 1975 and 1976. – Ann. Biol. Cons. int Explor. Mer, 1978, v. 33, 46–48.
199. K a n e r v a R. U. Om strömmingsstammarna och-fisket vid viborgska kusten. – Lantbruksstyrelsens Medd., 1931, H: fors, No 208, 105–123.
200. K i n n e O., R o s e n t h a l H. Effects of sulfuric water pollutants on fertilization, embryonic development and larvae of the herring, *Clupea harengus*. – Mar. Biol., 1967, 1, 65–83.
201. K l i n k h a r d t M. Untersuchungen zur Embryonalphase des Laiches Rügenschers Frühjahrsheringe unter besonderen Berücksichtigung natürlicher Mortalitätsraten auf eimen ausgewählten Laichplatz des Greifswalder Boddens. – Dissertation, Wilhelm–Pieck–Univ., 1984, Rostock, 1–137.
202. K o s i o r M., S t r z y z e w s k a K. Plodność dorszy i śledzi bałtyckich. – Pr. Morsk. Inst. Ryb. Gdyni, 1979, Ser. B, 44, 5–32.
203. K u l l e n b e r g G. Physical oceanography. In: A. Voipio (Ed.) The Baltic Sea. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, 1981, 135–181.
204. K u p f f e r C. Ueber Laichen und Entwicklung des Herings in der Westlichen Ostsee. – Jahresber. d. Kommn. z. wissenschaftl. Unters. d. dtsh. Meere in Kiel, 1876, IV, V und VI Jahrg., 1 H., Berlin, 25–35.
205. K u p f f e r C. Die Entwicklung des Herings im Ei. – Jahresber. d. Kommn. z. wissenschaftl. Unters. d. dtsh. Meere in Kiel, 1878, IV, V und VI Jahrg., Berlin, 175–226.
206. K ä n d l e r R. Ueber die Erneuerung der Heringsbestände und des Wachstum der Frühjahrs- und Herbstheringe in der westlichen Ostsee. – Monatshefte f. Fischerei, 1942, B. 10, H. 2, 17–22.
207. K ä n d l e r R. Über das Laichen des Frühjahrsheringes bei Rügen und die Häufigkeit der Brut des Herbstherings in der Beltsee und südlichen Ostsee. – Kieler Meeresforsch., 1951, Bd. 8, H. 2, 145–163.
208. K ä n d l e r R., D u t t S. Fecundity of the Baltic herring. Rapp. P. – v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1958, v. 143, No 2, 99–108.
209. K ü h n h o l d W. W. The influence of crude oils on fish fry. In: Ruivo (Ed.) Marine pollution and sea life, FAO Fishing News (Books), 1972, London, 315–318.
210. L a s s i g J., L e p p ä n e n J.-M., N i e m i A. Phytoplankton primary production in the Gulf of Bothnia in 1972–1975 as compared with other parts of the Baltic Sea. – Finnish Mar. Res., 1978, No 244, 101–115.
211. L a s s i g J., L a h d e s E. A review of biological monitoring and effects studies in the Baltic Sea with special reference to research in Finland. – Rapp. P. – v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 1980, v. 179, 212–227.
212. L e a E. The herrings scale as a certificate of origin. Its applicability to race investigations. – Rapp. P. – v. Reun. Cons. int Explor. Mer, 1929, v. 54, 21–34.
213. L e a E. Fluctuations in the stock of fish herring. – Rapp. P. – v. Reun. Cons. int Explor. Mer., 1930, v. 59.
214. L e h t o n e n H. Silakan, kilohailin ja muikun troolipyynnin sivusaaliit. – Suomen Kalatalous, 1979, No 49, 17–25.
215. L i n d e n O. Effects of oil dispersants on the early development of Baltic herring. – Ann. Zool. Fennici, 1974, 11, 141–148.
216. L i n d q u i s t A., H a g s t r ö m O., H u l t g r e n J. Arustiska undersökningar av sill och skarpsill i Östersjön 1975–1977. – Meddel. från Havsfiskelab. Lysekil, 1977, No 222, 1–43.
217. L i s i v n e n k o L. N. Some data on the growth of larvae and young of spring and autumn herring (salaka) in Riga Gulf. – Ann. Biol. Cons. perm. int Explor. Mer, 1962, v. 17, 215–216.
218. L i s i v n e n k o L. N., L i s h e v M. N. Abundance of year-classes of spring herring in the Gulf of Riga. – Ann. Biol. Cons. perm. int Explor. Mer, 1969, v. 25, 207–208.

219. L i s s n e r H. Die Altersbestimmung beim Hering mit Hilfe der Otolithen. – Ber. dtsh. wiss. Kommn. Meeresforsch., 1925, N. F., Bd. 1, 181–198.
220. L u n d b e c k J. Vom Strömung. – Mitt. Dtsch. Seefish. Ver., 1930, Bd. 46, No 7, 310–335.
221. L u n d b e c k J. Die Fischerei von den Naturvölkern bis zur modernen Technik und Wirtschaft. – Mitt. Inst. Seefish. 1979, Hamburg, H. 22, 553–726.
222. M a n k o w s k i W. Odzywiane sie i pokarm szprota (*Clupea sprattus* L.) Baltyku srodkowego. – Arch. Hydrobiol. i Ryb., 1947, 13, 37–90.
223. M a r s h a l l S. M., O r r A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*, VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. – J. Mar. biol. Ass. U. K., 1955, v. 34, 495–529.
224. M a r t y Ju., Ju. Reproduction of marine herring in the light of the increasing intensity of fisheries. – ICES C. M., Herring Comm., 1959, No 65 (mimeo).
225. M a r t y Ju., Ju. Some characteristic features of the biology and abundance dynamics of marine herring. – ICES C. M., Herring Comm., 1960, No 136 (mimeo).
226. M a y A. W. Fecundity of atlantic cod. – J. Fish. Res. Bd. Canada, 1969, v. 24, No 7, 1531–1555.
227. M a y R. C. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. – In: J. H. S. Blaxter (Ed.). The early life history of fish. Springer Verl., Berlin, 1974, 3–19.
228. M c M y n n R. G., H o a r W. S. Effect of salinity on the development of the Pacific herring. – Can. J. Zool., 1953, 31, 417–432.
229. M e l v a s a l o T. (Ed.). Assessment of the effects of pollution on the natural resources of the Baltic Sea, 1980. – Baltic Sea Environm. Proc., 1981, No 5B, 1–426.
230. M e y e r H. A. Beobachtungen über das Wachstum des Herings im westlichen Theile der Ostsee. – Jahresber. Comm. wissenschaftl. Unters. dtsh. Meere in Kiel, 1878, IV, V und VI Jahrg., Berlin, 227–250.
231. M e y e r P. F. Die Zeesenfischerei auf Hering und Sprott, ihre Entwicklung und Bedeutung für die Ostseefischerei und ihre Auswirkungen auf den Blankfischbestand der Ostsee. – Zeitschr. f. Fischerei und deren Hilfswirtschaft., 1942, B. 40, H 4/5, 453–652.
232. M u n t h e H. On the development of the Baltic herring in the light of the late quaternary history of the Baltic. – Ark. Zool., 1956, 9 (10), 333–341.
233. M ö l l e r H. Effect of jellyfish predation on larval herring in Kiel Bight. – ICES C. M. 1982/J: 11, 1–8 (mimeo).
234. N a g a s a k i F. The fecundity of Pacific herring (*C. pallasii*) in British Columbia coastal waters. – J. Fish. Res. Bd. Canada, 1958, v. 15, No 3, 313–330.
235. N e l l e n W. Neue Untersuchungen über den "Schleierhering", eine lokale Brackwasserform von *Clupea harengus* L. – Ber. dtsh. wiss. Kommn. Meeresforsch., 1965, N. F., Bd. 18, H. 2, 162–193.
236. N i k o l s k i G. V., C h e p u r n o v A. V., S h a t u n o v s k i M. I. Regularities in variability of features in certain forms of North Atlantic herring. – ICES C. M. 1961, Herring Symp., No 36, 3 pp.
237. O j a v e e r E. Muhu väina kevadkuderäime ovaaride arengust. – Hüd-robiol. uurimused 1961, II, Tartu, lk. 362–374.
238. O j a v e e r E. Some results of investigation on erythrocyte antigens of Baltic herring. – ENSV TA Toimet., 1969, 18, Biol. No 1, lk. 9–15.
239. O j a v e e r E. On mortality rates of the herring seasonal races in the Northeastern Baltic. – Rapp. P. – v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1974, v. 166, pp. 140–144.
240. O j a v e e r E. On the possibility of hybridization between the springspawning Baltic herring (*Clupea harengus membras* L.) and sprat (*Sprattus sprattus balticus* Sch.). – Estonian Contrib. Int. Biol. Progr., 1975, Tartu, 6, pp. 22–27.
241. O j a v e e r E. Influence of temperature, salinity and reproductive mixing of Baltic herring groups on its embryonal development. – Rapp. P. – v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1981, 178, pp. 409–415.

242. O j a v e e r E., S i m m M. Effect of Zooplankton abundance on time and place of reproduction of Baltic herring groups. — Merentutkimuslait. Julk. 1975, No 239, pp. 139–145.

243. O s e i d D. M. Control of fungus growth on fish eggs by *Asellus militaris* and *Gammarus pseudolimnaeus*. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1977, 106, 192–195.

244. O t t e r l i n d G. Sillens/strömmingens vandringsvanor vid svenska syd- och ostkusten. — Ostkusten, 1962, 34 (1), 15–21.

245. O t t e r l i n d G. Swedish herring fishery. — Rapp. P. — v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1974, v. 166, 126–132.

246. O t t e r l i n d G. The Rügen herring in Swedish waters with remarks on herring population problems. — Medd. fran Havsfiskelaboratoriet, Lysekil, 1985, N 309: 1–12.

247. O u l a s v i r t a P., R i s s a n e n J., P a r m a n n e R. Spawning of Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in the western part of the Gulf of Finland. — Finnish Fish. Res., N 5, 1985, 41–54.

248. P a l o h e i m o J. E., D i c k i e L. M. Food and growth of fishes, I. Growth curve derived from experimental data. — J. Fish. Res. Bd. Canada, 1965, v. 22, No 2, 521–542.

249. P a r m a n n e R., S j ö b l o m V. Abundance, mortality and production of spring-spawning Baltic herring larvae in the seas around Finland in 1979. — Finnish Fish. Res., 1982, No 4, 20–26.

250. P a r m a n n e R., S a l m i J. Alustavia tuloksia silakoiden vaelluksista selkämereillä keväällä 1982 suoritettujen merkintöjen perusteella. — Mer, 1983, No 12, Helsinki, 172–175.

251. P a r r i s h B. B., S a v i l l e A. The biology of the northeast Atlantic herring populations. — Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1965, 3, 323–373.

252. P a r r i s h B. B., S h a r m a n D. P. Some remarks on methods used in herring "racial" investigations with special reference to otolith studies. — Rapp. P. — v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1958, v. 143, II, 66–80.

253. P a r s o n s L. S. Use of meristic characters and a discriminant function for classifying spring- and autumn-spawning Atlantic herring. — Res. Bull. int. Comm. Northw. Atlant. Fish., 1972, No 9, 5–9.

254. P a r s o n s L. S. Morphometric variation in Atlantic herring from Newfoundland and adjacent waters. — Res. Bull. int. Comm. Northw. Atlant. Fish., 1975, No 11, 73–92.

255. P o p i e l J. Pokarm i odżywiania się śledzia (*Clupea harengus* L.) na terenie zatoki Gdańskiej i wód przyległych. — Pr. Morsk. Inst. Ryb. Gdyni, 1951, 6, 29–56.

256. P o p i e l J. Z biologii śledzi bałtyckich. — Prace Morsk. Inst. Ryb. Gdyni, 1955, No 8, 5–68.

257. P o p i e l J. Differentiation of the biological groups of herring in the Southern Baltic. — Rapp. P. — v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1958, v. 143, II, 114–121.

258. P o p i e l J., S t r z y z e w s k a K. The Polish herring fishery in the Southern Baltic from 1957 to 1966. — Ann. Biol. Cons. perm. int. Explor. Mer, 1968, v. 23, 175–179.

259. P o p i e l J., S t r z y z e w s k a K. Zmiany stanu zasobów śledzi południowego Bałtyki w latach 1957–1967. — Pr. Morsk. Inst. Ryb. Gdyni, 1971, A., 16, 85–108.

260. P o p i e l J., S t r z y z e w s k a K. Recent changes in the herring stocks in the Southern Baltic. — Rapp. P. — v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1974, v. 166, 133–139.

261. P o s t u m a K. H. The "transition zone" in the nucleus of herring otoliths. — ICES C. M., 1959, No 83, 1–4 (mimeo).

262. P o u l s e n E. M. Yearly variations in the number of larvae of autumn spawning herrings in the southern part of the Transition area. — Rapp. P. — v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1936, v. 100, 2, 22–24.

263. P o u l s e n E. M. The herring stocks of the Transition area. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1936, v. 100, 2, 20–22.
264. P õ l d s a m V. Lühike traalpüügi arengu ülevaade Eestis. — Abiks Kalurile, Tallinn, 1966, Nr. 1 (38), 1–5.
265. R a i d T. Investigations on herring larvae and young stages in the southern part of the Gulf of Finland in 1979 and 1980. — ICES C. M. 1981/J: 9, 1–18 (mimeo).
266. R a i d T. Investigations on reproduction area and ecology of Baltic herring in the early stages of development in the U.S.S.R. zone of the Gulf of Finland. — Finnish Fish. Res. 1985, 6, p. 20–34.
267. R a j a s i l t a M., R a n t a - a h o K. Alustavia tuloksia silakan määtiheydestä, mätin esiintymissyvyydestä ja kehityksestä pohjoisella Airstolla. — Suomen Kalastuslehti, Helsinki, 1981, No 8, 232–234.
268. R a n n a k L. Kevadkuduräime looduslike varude praegune olukord. — Abiks Kalurile, Tallinn, 1959, Nr. 16, 4–9.
269. R a n n a k L. On recruitment to the stock of spring herring in the Northeastern Baltic. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 1971, v. 160, 76–82.
270. R a n n a k L. On the factors determining the abundance of recruitment in the spring-spawning herring on the Eastern Baltic. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1974, v. 166, 145–149.
271. R a n n a k L. On the stock–recruitment relationship and regulation of abundance of the spring herring by environmental conditions. — Estonian Contrib. Int. Biol. Progr., Tartu, 1975, 6, 51–65.
272. R a n n a k L., S i m m M. On feeding of herring larvae in the Pärnu Bay. — Estonian Contrib. Int. Biol. Progr., Tartu, 1975, 6, 66–84.
273. R a n n a k L., S i m m M. Dependence of abundance of the Gulf of Riga spring herring year-classes on the supply of larval food. — ICES C. M. 1979/J:9, 1–12 (mimeo).
274. R e c h l i n O. Untersuchungen zum Verlauf der Laichperiode des Herbstherings in der Mecklenburger Bucht im Jahre 1963. — Fischerei–Forschung, Rostock–Marienehe, 1964, 2, No 1, 25–29.
275. R e c h l i n O. Heringsfischerei und Heringsbestand in der Ostsee während der Jahre 1963 bis 1965. — Fischerei–Forschung, Rostock–Marienehe, 1967, 5, No 2, 23–31.
276. R e c h l i n O. Ergebnisse zur Gesamtsterblichkeit beim Herbsthering der Bornholmsee aus den Jahren 1966–1969. — Fischerei–Forschung, Rostock–Marienehe, 1971, 9, No 1, 33–34.
277. R e c h l i n O. Estimation of spawning stock and yield curves for spring-spawning herring of the Western Baltic. — ICES C. M. 1981/J:17, 1–11 (mimeo).
278. R e c h l i n O., B o r r m a n n H. Causes of decline in Southern Baltic herring. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1980, v. 177, 154–158.
279. R e c h l i n O. Results of the investigations of growth in length of Western Baltic spring-spawning herring in dependence on stock size and catch in number. — ICES C. M., 1984/J:4, 10 pp. (mimeo).
280. R i c k e r W. E. Stock and recruitment. — Fish. Res. Bd. Canada, 1954, v. 11, No 5, 559–623.
281. R o s e n t h a l H. Parasites in larvae of the herring (*Clupea harengus* L.) fed with wild plankton. — Mar. Biol., 1967, 1, 10–15.
282. R o s e n t h a l H., H e m p e l G. Experimental estimates of minimum food density for herring larvae. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1971, v. 160, 125–127.
283. S a u r a m o M. Die Geschichte der Ostsee. — Ann. Acad. Sci. Fenn., 1958, Ser. A 3, 51, 1–522.
284. S a v i l l e A. The larval stage. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer, 1971, v. 160, 52–55.

3902

285. S c h n a c k D. Nahrungsökologische Untersuchungen an Heringslarven. – Ber. dtsh. wiss. Kommn. Meeresforsch., 1972, 22, 273–343.
286. S c h n e i d e r G. Die Clupeiden der Ostsee. – Rapp. P.–v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1908, v. 9, 66–111.
287. S c h u l z S., K a i s e r W. Produktionsbiologische Untersuchungen in der Ostsee 1975 und einige spezielle Ergebnisse aus dem Jahre 1974. – Fischerei–Forsch., Rostock–Marienehe, 1976, 1 Sonderh., 53–63.
288. S c h u m a c h e r A. Review of North Atlantic catch statistics. – Rapp. P.–v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1980, 177, p. 8–22.
289. S i n d e r m a n n C. J. Status of Northwest Atlantic herring stocks of concern to the United States. – NOAA National Mar. Fish. Service, NE Fish. Center, 1979, Technical Ser., Rep. No 23, 1–449.
290. S j ö b l o m V. Wanderungen des Strömlings (*Clupea harengus* L.) in einigen Schären- und Hochseegebieten der Nördlichen Ostsee. Helsinki, 1961, 1–193.
291. S j ö b l o m V. Rannikomme syyskutuinen silakka vuonna 1964 ja sen runsauteen vaikuttavista tekijöistä. – Suomen Kalatalous, 1966, 25, 5–23.
292. S j ö b l o m V., K u i t t i n e n E. *Phocascaris* sp. (Nematoda) larvae in Baltic herring, a new parasite for the Baltic Sea. – Finnish Fish. Res., 1978, No 2, 1–3.
293. S j ö b l o m V., P a r m a n n e R. Assessment of the state of exploitation of Baltic herring in Finnish fisheries in 1970–1975. – ICES C. M 1976/P: 11, 1–17 (mimeo).
294. S j ö b l o m V., P a r m a n n e R. The vertical distribution of Baltic herring larvae (*Clupea harengus* L.) in the Gulf of Finland. – Finnish Fish. Res., 1978, No 2, 5–18.
295. S j ö b l o m V., P a r m a n n e R. Baltic herring in the seas around Finland in 1976 and 1977. – Ann. Biol. Cons. perm. int. Explor. Mer, 1979, v. 34, 184–188.
296. S j ö b l o m V., P a r m a n n e R. Baltic herring in the seas around Finland in 1977 and 1978. – Ann. Biol. Cons. perm. int. Explor. Mer, 1980, v. 35, 194–198.
297. S j ö b l o m V., P a r m a n n e R., L e h t o n e n H. Silakan rysäkalastuksen muuttaminen Helsingin–Espoon edustalla 1950–1978. Riistaja Kalatalouden tutkimuslaitos, Kalantutkimusosasto, Tiedonantoja, 1979, No 13, 21–28.
298. S t r z y z e w s k a K. Growth and mortality coefficients in Baltic herring local populations. – ICES C. M. 1975/P: 15, 1–10 (mimeo).
299. S t r z y z e w s k a K. Zmiany sktady i zasobów stad ślelzi potudniowego Battyku w latach 1968–1977. – Pr. Morsk. Inst. Ryb. Gdyni, 1979, Ser. B, No 43, 1–64.
300. S t r z y z e w s k a K., P o p i e l J. Characteristic of herring by Anisakis larvae caught in the Gulf of Gdansk. – ICES C. M., 1974/H: 15, 1–4 (mimeo).
301. S t r z y z e w s k a K., P o p i e l J. Changes in the growth of herring in the Southern Baltic. – Ber. dtsh. wiss. Kommn. Meeresforsch., 1974, 23, 268–272.
302. S v ä r d s o n G. Young sibling fish species in Northwestern Europe. – In: W. F. Blair (Ed.), Vertebrate speciation, Univ. of Texas Press, 1961, 498–512.
303. T h u r o w F. Fischerei– In: L. Magaard und G. Rheinheimer (Eds.), Mee-reskunde der Ostsee. Springer, Berlin, 1974, 233–252.
304. T h u r o w F. The fish resources of the Baltic Sea. – FAO Fisheries Circ., No 708, Roma, 1978, 1–22.
305. T h u r o w F. Growth production of the Baltic fish community. – Rapp. P.–v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1984, 183, 170–179.
306. T u l k k i P., P a r m a n n e R., H ä k k i l ä K. Silakan troöksaaliden vähenemisen syyt selkämereellä. – Meri, 1983, No 12, Helsinki, 7–20.
307. T u u n a i n e n P., I k o n e n E., A u v i n e n H. Lampreys and lamprey fisheries in Finland. – Canadian J. Fish. Aquatic Sci., 1980, v. 37, No 11, 1953–1959.
308. T ü r i P. Kui seisvnoodad tulid. – Abiks Kalurile, Tallinn, 1965, Nr. 3 (36), 17.

309. W e b e r W. Die Laichplätze der Herings (*Clupea harengus* L.) der westlichen Ostsee. — Kieler Meeresforsch., 1971, B. 27, H. 2, 194–208.

310. W o o d R. J. Some observations on the vertical distribution of herring larvae. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1971, v. 160, 60–64.

311. Z e n k i n V. S. Analysis of Baltic herring (*Clupea harengus membras* L.) populations by frequency of occurrence of blood groups. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 1974, v. 166, 124–125.

312. Z i j l s t r a J. J. On the recruitment mechanism of North Sea autumn spawning herring. — Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 1963, v. 154, 198–202.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Структура и взаимосвязи балтийских сельдей	6
Взаимосвязи с соседними популяциями морских сельдей	6
Заселение Балтийского моря сельдями	8
Популяционная структура	12
Метод индивидуального распознавания особей разных группировок	23
Глава 2. Влияние различных факторов на развитие балтийских сельдей.	32
Эмбриональное развитие	32
Предличиночный и личиночный периоды развития	48
Воздействие токсического загрязнения среды на ранние стадии развития	58
Биология молоди	60
Половое созревание и половые циклы	65
Главы 3. Влияние различных факторов на условия обитания балтийских сельдей	72
Распространение и миграции	72
Питание	96
Рост	100
Плодовитость	113
Естественная смертность и продолжительность жизни	121
Глава 4. Колебания численности балтийских сельдей в зависимости от естественных факторов	129
Нерест	129
Основные естественные факторы, регулирующие численность поколений	141
Глава 5. Использование запасов балтийских сельдей	162
Развитие промысла	162
Воздействие разных орудий лова на запасы	169
Величина и интенсивность эксплуатации запасов	172
Рациональное использование запасов	181
Заключение	186
Список использованной литературы	190

Эвальд Аугустович Оявеер

БАЛТИЙСКИЕ СЕЛЬДИ (БИОЛОГИЯ И ПРОМЫСЕЛ)

Зав. редакцией **Н. Г. Ланда**
Редактор **С. Б. Макарова**
Художественный редактор **Т. И. Мельникова**
Технический редактор **Л. С. Гладкова**
Корректор **Е. В. Еремина**

ИБ № 1098

Подписано в печать 03.11.87. Т-20357. Формат 60 × 84¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.
Печать офсетная. Гарнитура Пресс-Роман. Усл. п. л. 12,09. Усл. кр.-отт. 12,43.
Уч.-изд. л. 14,50. Изд. № 104. Тираж 470 экз. Заказ № 3902 Цена 2 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО "Агропромиздат", 107807, ГСП,
Москва, Б-53, ул. Садовая-Спаская, 18.

Московская типография № 9 НПО "Всесоюзная книжная палата" Госкомиздата
109033, Москва, Волочаевская, 40.

ВО "АГРОПРОМИЗДАТ"
В 1988 г. ВЫПУСТИТ КНИГУ

Л у к ъ я н е н к о В. И. Иммунобиология рыб (врожденный иммунитет). 2-е изд. — 20 л.

Монография состоит из двух разделов. В первом рассмотрены гуморальные факторы врожденного иммунитета у разных по уровню организации и экологии групп рыб. Второй раздел посвящен клеточным факторам врожденного иммунитета, судьбе антигена в организме рыб, особенностям его распределения, морфологии фагоцитов, лимфоцитов и иммуноцитов рыб, современным представлениям о Т-лимфоцитах и В-лимфоцитах.

1-е издание вышло в 1971 г.

Для научных работников.

2 р. 90 к.

БАЛТИЙСКИЕ СЕЛЬДИ – ЦЕННЫЙ ОБЪЕКТ ПРОМЫСЛА. ЗНАЯ ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЭТИХ РЫБ, МОЖНО РАЦИОНАЛЬНО ИСПОЛЬЗОВАТЬ ИХ ЗАПАСЫ.

В КНИГЕ ПРИВЕДЕНЫ ДАННЫЕ О ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЕ, ВЛИЯНИИ ТОКСИЧЕСКИХ ЗАГРЯЗНЕНИЙ И РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ, А ТАКЖЕ ДАННЫЕ О КОЛЕБАНИИ ЧИСЛЕННОСТИ БАЛТИЙСКИХ СЕЛЬДЕЙ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ВЫПОЛНЕННЫХ АВТОРОМ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОЗВОЛЯТ ПОДОЙТИ К РЕШЕНИЮ ТАКОЙ ВАЖНОЙ ПРОБЛЕМЫ, КАК РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БАЛТИЙСКИХ СЕЛЬДЕЙ.

