

## НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ САЛАКИ И АТЛАНТИЧЕСКО-СКАНДИНАВСКОЙ СЕЛЬДИ

Канд биол. наук И. И. НИКОЛАЕВ

(Латвийское отделение ВНИРО)

Балтийская сельдь представляет одну из разновидностей атлантической сельди, хорошо приспособившуюся к слабосоленым водам Балтики с неустойчивым гидрологическим режимом, но богатым кормовыми ресурсами для сельдевых — особенно в заливах. Она издавна является самой многочисленной рыбой Балтики, составляющей основу рыбного промысла на этом водоеме и имеющей важное значение в питании другой массовой промысловой рыбы — трески, а также некоторых других хищных рыб и всех четырех видов балтийских тюленей. По сведениям К. К. Бера [3], уже в первой половине XIX века только у побережья Эстонии и частично Латвии ловилось до 300 000 бочек салаки в год. В последние 10 лет западнобалтийской сельди и салаки ловится от 1 до 1,5 млн ц в год, что составляет около половины, а в некоторые годы больше половины годового улова всех рыб в Балтийском море.

Приспособление сельди к неоднородному и неустойчивому режиму Балтики сопровождается интенсивным формообразованием. Процесс этот в пределах Балтики имеет относительно небольшую историю — он начался не ранее первой половины Литториновой трансгрессии, т. е. около 6 тыс. лет назад, и наметившиеся биологические группы не получили еще достаточно четкого морфобиологического обособления.

Систематикой балтийских сельдей никто детально не занимался, и в настоящее время существует большая путаница в определениях, таксономии и названиях биологических групп ее. Это явилось в значительной мере следствием того, что разными исследователями за основу внутривидовой системы балтийской сельди брались разные признаки и соответственно выделялись разного типа, биологически не сопоставимые группы. Так, по скорости роста и среднему числу позвонков выделяются две большие группы: западнобалтийская или рюгенская сельдь и восточнобалтийская сельдь—салака. По времени нереста различают весенненерестующую и осенненерестующую сельдь как среди западнобалтийской, так и среди восточнобалтийской. По величине глаз Е. К. Суворов [12] выделил большеглазую и малоглазую салаку. По месту нереста Х. Гессле [25] у шведского побережья различает весеннюю сельдь открытого моря, весеннюю фиордовую сельдь (салаку) средней части моря и ледовую сельдь (салаку) южной части Ботнического залива. Л. А. Раннак [10] различает локальные группы салаки в северо-восточном районе моря (салака Финского залива, салака Рижского залива, салака открытого моря и Моонзундского архипелага).

Неясность внутривидовой системы балтийской сельди мешает изучению ее биологии, а в ряде случаев затрудняет проведение мероприятий большого промыслового значения. Например, промысел салаки в Рижском заливе в настоящее время достиг очень больших размеров, и решение вопроса о возможности дальнейшего развития его здесь без опасения подрыва промысловых запасов этого вида невозможно без достаточного четкого представления о степени биологической обособленности салаки Рижского залива от салаки центральной Балтики.

О незаконченности формообразовательного процесса у балтийской сельди свидетельствует не только большое разнообразие нечетко обособленных биологических групп ее, но также наличие некоторых общих биологических свойств, отличающих все группы балтийских сельдей от сельдей Северного моря и Атлантики. Такими общими биологическими свойствами балтийских сельдей являются: приспособленность к существованию в воде с очень низкой соленостью, замедленный темп роста, ускоренное созревание, меньшая упитанность (жирность) в летне-осенний период, малая плодовитость.

По ряду важнейших биологических свойств все балтийские сельди распадаются на две большие сезонные группы: весеннерестующую и осеннерестующую [33].

Различия в сезонном ритме жизненного цикла этих групп имеют настолько большое значение, что разного рода неперIODические отклонения в режиме моря совершенно по-разному отражаются на существовании каждой из них. Это особенно наглядно проявляется на разном ритме хода колебаний их численности.

Колебания численности как весеннерестующей, так и осеннерестующей сельди (салаки) в Балтике очень четко проявились в последние четыре десятилетия. В тепловодный период 1918—1922 гг. численность осеннерестующей сельди была на подъеме, а весеннерестующей — падала. Преобладание осенней сельди в уловах особенно велико было с 1922 по 1927 г. По данным Гессле (1932), в 1925—1927 гг. по всей Балтике до Ботнического залива включительно в уловах сельди господствовала осенняя раса. В эти годы она составляла в уловах 1926 г. от 89,3% в Ботническом заливе до 98,3% в Борнхольмском районе в 1927 г. По мнению Гессле, высокая численность осенней сельди в этот период была обусловлена большой урожайностью ряда предшествующих поколений, из которых особенно выделялись поколения 1917 и 1918 гг. После 1924 г. сильных поколений не было (поколение 1924 г. было умеренным), и общая численность стада этой расы начала снижаться. С 1928 г. резко повысилась численность весенней сельди за счет очень сильного поколения 1925 г. и, по-видимому, довольно многочисленных поколений 1927—1928 гг.

В 1928—1931 гг. промысел в южной и средней Балтике базировался на весеннерестующей сельди.

Так, Андерсен в биологической характеристике шведского промысла сельди на Балтике указывал, что в 1931 г., как и в два предшествующих года, большую часть уловов составляет весеннерестующая сельдь, но поколение 1925 г. в них уже утратило свое значение.

С 1932 по 1933 г. численность осеннерестующей сельди в промысловом стаде начинает сильно повышаться, а весеннерестующей — понижаться. Этот перелом произошел еще во второй половине 1929 г., когда появилось многочисленное поколение осеннерестующей сельди, а численность стада весеннерестующей после 1925 г. многочисленными поколениями не пополнялась и к этому времени уже имело явно выраженную тенденцию сокращения.

Быстрое увеличение численности осеннерестующей сельди и сокращение весеннерестующей сельди наблюдалось до конца 1930-х годов. Во второй половине этого десятилетия и в первые годы следующего

(1940-е годы) осенненерестующая сельдь достигла наибольшей численности за последние 30 лет. Особенно многочисленными были поколения осенней сельди в конце 1930-х годов, из которых поколение 1937 г. выделяется, как самое мощное из наблюдавшихся до настоящего времени для балтийской осенней сельди. Поколение этого года преобладало в уловах сельди в южной Балтике до 1948—1949 гг. Так, Аландер [18] в биологической характеристике промысла в южной Балтике (район Борнхольма) за 1949 г. указывал, что поколение осенненерестующей сельди 1937 г. в 1949 г. все еще играло важную роль в уловах. Не менее 41% сельди в уловах 1949 г. было представлено поколением 1937 г.

В центральной и северной Балтике численность осенней сельди (салаки) в 1930-е годы также была на подъеме. Об этом свидетельствует значительный рост в эти годы латвийских уловов салаки у берегов открытого моря, где промысел базировался преимущественно на осенней сельди (салаке), и сокращение промысла в Рижском заливе, основу которого всегда составляют концентрации весенненерестующей салаки.

Таблица 1

Относительные изменения латвийских уловов салаки в море и в Рижском заливе с 1925 по 1950 г. в %

Годы	В море	В Рижском заливе	Годы	В море	В Рижском заливе
1925—1927	23	77	1935—1937	33	67
1926—1928	17	83	1936—1938	36	64
1927—1929	15	85	1937—1939	37	63
1928—1930	16	84	1938—1940	30	70
1929—1931	16	84	—	—	—
1930—1932	19	81	1945—1947	Около 15	Около 85
1931—1933	24	76	1946—1948	„ 12	„ 88
1932—1934	27	73	1947—1949	„ 12	„ 88
1933—1935	27	73	1948—1950	„ 0	„ 90
1934—1936	28	72			

Как видно из данных, приведенных в табл. 1, в 1927—1929 гг. у морского побережья Латвией добывалось 15—16% салаки; в 1933—1934 гг. — 27—28%, а в 1936—1937 гг. — 36—37%. Доля уловов в Рижском заливе соответственно снизилась с 84—85% в 1927—1929 гг. до 72—73% в 1933—1934 гг. и до 63—64% в 1936—1937 гг.; при этом величина общего улова по Латвии заметно не изменилась. Несмотря на то, что промысел салаки у морского побережья по техническим причинам более затруднен, чем в Рижском заливе, процент добычи салаки в море (преимущественно осенненерестующей) с 1927—1929 гг. по 1936—1937 гг. возрос более чем в 3 раза.

В 1940-е годы положение изменилось: численность осенней салаки стала снижаться, а весенней — повышаться. Хотя в уловах южной Балтики до 1944—1945 гг. преобладала еще осенняя сельдь, но это было лишь следствием необычайно многочисленного поколения 1937 г. и довольно мощного поколения 1938 г.

К концу 1940-х годов высокая численность весенней салаки проявилась уже и в составе уловов: в это время соотношение весенней и осенней сельди в уловах на юге Балтики (в районе Борнхольма) было обратным тому, что наблюдалось в 1930-х годах. Характерно, что падение

численности осенней сельди и повышение весенней в эти годы наблюдалось не только в Балтике, но и в датских проливах. Так, А. Иенсен [26], говоря об изменениях в осеннем промысле сельди в западной Балтике, указывает, что осенний промысел сельди в Бельтах и Зунде, а также в Балтике вдоль островов Зеландия, Мёэн, Фальстер и Борнхольм обычно базируется исключительно на осенней сельди. В последние годы в связи с малой численностью этой сельди осеннее рыболовство основывается главным образом на весеннерестующей сельди.

Попель (1950 г.) указывает, что уловы осенней салаки в Польше уменьшились с 334 т в 1945 г. до 66 т в 1948 г., уловы весенней салаки увеличились со 170 т в 1946 г. до 243 т в 1949 г.

Увеличение стада весеннерестующей салаки в 1940-е годы наблюдалось в центральной и северной Балтике; мощные концентрации ее в конце 1940-х и в начале 1950-х годов наблюдаются в Рижском и Финском заливах. В этот период в Балтике наблюдается серия высокоурожайных поколений весеннерестующей сельди: 1944, 1946, 1948 и 1949 гг. [10, 4 и др.]. В уловах салаки Латвийской ССР доля «морской» салаки в 1947—1950 гг. снизилась до 10—15%.

Одним из проявлений образования мощного стада весеннерестующей салаки в конце 1940-х и в начале 1950-х годов являются необычно большие заходы ее на нерест в Висленский залив. Уловы весеннерестующей салаки в Висленском заливе в 1950—1951 гг. более, чем в 100 раз превышали средние уловы ее немцами в бывшем Фришгафе.

В 1952—1955 гг. наблюдается некоторое понижение численности весенней и повышение осенней салаки. Хотя общие уловы весенней салаки продолжают расти (особенно советские уловы), но это достигается широким применением новых, более совершенных способов лова (ставные невода, тралы); уловы же на одно орудие или на одно судно не только не растут (несмотря на повышение квалификации рыбаков), но имеют тенденцию снижаться.

Так, в 1953—1955 гг. в Рижском заливе зимние концентрации салаки были значительно слабее, чем в 1951 г.; уловы ставными неводами по всему побережью снизились; уловы тральщиков, несмотря на приобретенный опыт рыбаков (ловить тралами начали в 1951 г.), не увеличились.

Снижение уловов на один ставной невод особенно резко выражено в Пярнуской бухте (табл. 2), причем это связано не только с тенден-

Таблица 2

Средний улов ставного невода в районе Пярнуского залива в 1947—1953 гг. в ц

(данные Л. А. Раннак)

Год	Количество ставных неводов в штуках	Общий улов ставных неводов		Средний улов на один ставной невод	
		в ц	в %	в ц	в %
1947	44	32208	100	732	100
1948	80	44800	136	560	77,7
1949	120	61200	190	510	69,6
1950	145	74385	231	513	70,0
1951	198	85162	264	430	58,7
1952	247	90896	282	368	50,3
1953	272	71808	223	264	36,0
1954	340	85000	264	250	34,1

цией снижения численности весенней салаки, но и с чрезмерной и все возрастающей плотностью расстановки неводов, на что справедливо обратили внимание Л. А. Раннак и другие ихтиологи.

Показательно уменьшение весенних нерестовых концентраций в районе Клайпеды, где впервые в 1951 г. были применены для облова салаки ставные невода, и в первый же год уловы были очень высокими; в последующие 4 года, несмотря на то, что рыбаки приобрели опыт эксплуатации этого орудия лова и лучше изучили особенности подхода салаки к берегу, уловы заметно снижались.

По-видимому, с уменьшением стада весенней сельди (салаки) за последние годы связано сильное падение уловов ее в Висленском заливе, где улов в 1953 г. был в два, а в 1955 г. в 5 раз меньше, чем в 1950 г.<sup>1</sup> По данным Субклева (1956), с 1951 г. наблюдается падение уловов весенненерестующей сельди также в районе острова Рюгена (табл. 3).

Таблица 3

Динамика уловов салаки в Висленском заливе и в районе острова Рюгена в послевоенный период<sup>2</sup>

Г о д	В тыс. ц		В % к 1950 г.	
	Висленский залив	Район Рюгена	Висленский залив	Район Рюгена
1948 . . . . .	—	11,5	—	30
1949 . . . . .	63,6	23,0	36	60
1950 . . . . .	177,3	38,8	100	100
1951 . . . . .	176,6	23,9	99	87
1952 . . . . .	138,9	31,3	78	80
1953 . . . . .	88,0	—	44	—
1954 . . . . .	106,2	—	60	—
1955 . . . . .	38,9	—	22	—
1956 . . . . .	19,3	—	11	—

Большой интерес представляют данные Н. П. Бирюкова о тенденции в изменении соотношений весенней и осенней салаки в промысловом стаде Гданьской бухты в период 1951—1955 гг. и его соображения о причинах резкого сокращения захода (весенненерестующей) салаки в Висленский залив в этот период. В промысловом стаде салаки в Гданьской бухте по анализам траловых уловов в 1951 г. было еще большое преобладание весенней расы (77,3%), но уже в 1953 г. она составляла лишь половину промыслового стада (50,3%) (табл. 4).

Таблица 4

Соотношение весенне-и осенненерестующей салаки в Гданьской бухте в % (по данным Бирюкова, 1955).

Салака	1951	1952	1953	1954	1955
Весенняя . . . . .	77,3	78,5	50,3	Данных нет	62,1
Осенняя . . . . .	22,7	21,5	49,7		37,9

<sup>1</sup> На сокращение заходов нерестовой салаки в Висленский залив в последние годы по-видимому также оказало влияние увеличение стока промышленных и бытовых вод в этот залив.

<sup>2</sup> Данные по району острова Рюгена (район Грейфсвальдербодден) относятся к весенненерестующей сельди и заимствованы из работы Субклева [39].

Н. П. Бирюков указывает на постоянное снижение уловов салаки в Висленском заливе, начиная с 1950 г., которое нельзя объяснить одними гидрометеорологическими причинами, складывающимися в период путины.

Многолетние колебания численности весенней и осенней салаки в Балтике в последние три десятилетия имели такую последовательность:

- 1925—1930/31 гг. — численность весеннерестующей сельди (салаки) растет, а осеннерестующей понижается;  
 1930/31—1938/39 гг. — численность весенней салаки понижается, а осенней растет;  
 1939/40—1950/51 гг. — численность весенней салаки растет, а осенней понижается;  
 1951/52—1955 гг. — численность весенней салаки понижается, а осенней растет.

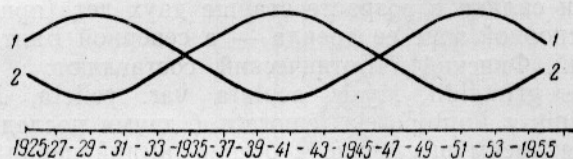


Рис. 1. Схема многолетних колебаний численности:  
 1—весенней и 2—осенней салаки в период 1925—1955 гг.

Схема этих изменений указана на рис. 1. Следует отметить, что указанные колебания численности балтийской сельди особенно четко выражены в южной Балтике.

#### ФАКТОРЫ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ БАЛТИЙСКОЙ СЕЛЬДИ (САЛАКИ)

Наиболее общим выводом при анализе динамики численности весенне- и осеннерестующей сельди (салаки) является разноритмичный ход многолетних колебаний численности этих двух групп: в годы повышения численности весеннерестующей сельди наблюдается снижение численности осеннерестующей и наоборот. Это свойство можно рассматривать как следствие глубоких различий в образе жизни биологических групп вида и связанного с этим разного отношения каждой из них к изменениям режима водоема.

Нам хорошо известно, что весенне- и осеннерестующие сельди Балтики отличаются временем нереста и связанным с этим сезонным ритмом физиологического состояния рыб и формированием поколений, экологией размножения, распределением в пределах моря (осеннерестующая размножается на банках и у открытых берегов; весеннерестующая — преимущественно в заливах моря, на меньших глубинах и в более опресненной воде). Осенняя сельдь Балтики экологически и по распространению является более морской, а весенняя — более солоноватоводная, в массе размножающаяся и распространенная в заливах моря.

В анализе колебаний численности двух основных групп балтийской сельди следует обратить особое внимание на колебания условий пищевой обеспеченности их, так как этот фактор чаще всего оказывает решающее влияние на колебания численности видов. Как весенняя, так и осенняя сельдь в молодом возрасте — до 1—1,5 года (до достижения 10—11 см) питаются только зоопланктоном.

#### Состав зоопланктона

в центральной Балтике

*Pseudocalanus elongatus*  
*Temora longicornis*  
*Acartia longiremis*  
*Acartia bifilosa*  
*Eurytemora hirundooides*  
*Bosmina maritima*  
*Evadne nordmanni*

в заливах Рижском, Финском  
 и Ботническом

*Limnocalanus grimaldii*  
*Eurytemora hirundooides*  
*Bosmina maritima*  
*Acartia bifilosa*  
*Evadne nordmanni*  
*Podon leuckarti*

Такой же состав питания имеет и балтийская килька. На этом основании мы можем заключить, что если бы колебания численности балтийской сельди (салаки) определялись пищевой обеспеченностью в раннем возрасте, то у обеих биологических групп этого вида ход колебаний численности должен был быть сходным с соответствующими колебаниями численности кильки. Однако динамика многолетних колебаний кильки, весенней и осенней сельди (салаки) не обнаруживает такого сходства<sup>1</sup>. Следовательно, пищевая обеспеченность влияет на колебания численности лишь взрослого состава популяции, так как основная пища сельди (салаки) в возрасте старше двух лет совершенно иная, чем у кильки.

Основу пищи салаки в возрасте старше двух лет (при размере более 11 см) в основной зоне ее ареала — в северной Балтике, включая заливы Рижский, Финский и Ботнический, составляют:

*Limnocalanus grimaldii*, *Mysis oculata* var. *relicta*, *Mysis mixta*, *Pontoporeia affinis* и *Pontoporeia femorata* (двумя последними видами салака питается преимущественно в осенне-зимний период).

Эти виды относятся к характерному для данного водоема холодноводному реликтовому комплексу арктического происхождения. Холодноводная природа этих видов сказывается как на вертикальном, так и горизонтальном их распределении. Так, четыре первых вида наиболее многочисленны в северной части моря, в том числе в Рижском, Финском и Ботническом заливах, причем два из них — *Mys. oculata* и *Limnocalanus* в центральной части моря встречаются редко, а в южной и западной спорадически и в питании рыб никакого значения не имеют. Три последних вида достигают значительной численности в центральной и даже в южной Балтике, но встречаются здесь только в зоне холодной воды, преимущественно глубже 50—60 м.

Следует отметить, что Балтика для всех видов арктического фаунистического комплекса представляет южный предел ареала распространения; даже в Северном и Норвежском морях эти виды или отсутствуют, или очень малочисленны.

В период гидрологической зимы и начала гидрологической весны, что в среднем продолжается в центральной и южной части моря с января по апрель, а в северной Балтике и в заливах Рижском, Финском и Ботническом — с декабря по май, значительная часть моря замерзает, а незамерзающие воды охлаждаются до 2—3° (только водные массы, подстилающие гомогалинный слой в Готландской котловине глубже 60—70 м, в течение всего года удерживают сравнительно постоянную температуру около 4—5°). В это время виды холодноводного комплекса имеют нормальные гидрологические условия арктического режима, если не во всей Балтике, то в северной части моря и особенно в заливах Рижском, Финском и Ботническом. Эти виды наиболее интенсивно размножаются зимой или весной и распространены в этот период на всех глубинах. Летом, в связи с прогревом верхнего слоя воды, они смещаются на средние и большие глубины, где температура воды не превышает 5—6°, а в некоторых местах бывает менее 2°.

Температурный режим Балтики в зимний период (как и в другие сезоны) подвергается большим колебаниям. Общая площадь покрытия Балтики льдом в очень мягкие зимы составляет 60—70 тыс., в среднесуровые — около 200 тыс. и в суровые — более 400 тыс. км<sup>2</sup>. В теплые зимы лед отсутствует во всем центральном бассейне моря, Рижском заливе, в западной части Финского и центральной части Ботнического заливов; в эти зимы лед образуется только в прибрежной части северного района центрального бассейна, в восточной половине Финского

<sup>1</sup> Автор не располагает достаточным материалом по этому вопросу и его мнение приводится в статье в дискуссионном порядке.

залива, вдоль всего Финского побережья, в северной части Ботнического залива и у островов; в умеренные зимы замерзают все заливы Балтики (не полностью замерзает только центральная часть Рижского залива) и лед образуется на значительном расстоянии от берегов в северной части центрального бассейна; в суровые зимы замерзает все Балтийское море, а также все датские проливы до Каттегата включительно (рис. 2).

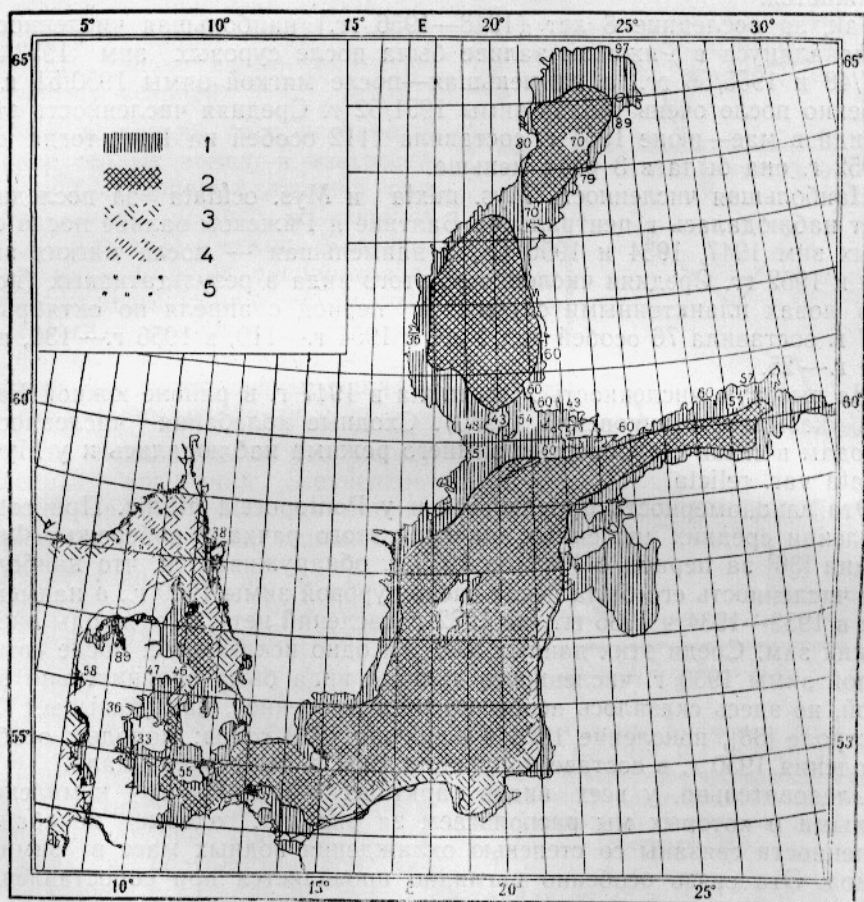


Рис. 2. Пример полного замерзания Балтики в феврале 1942 г. (по данным Палосу [36]):

1—5—различные плотности льда.

За последние 55 лет наиболее суровые зимы были в 1940, 1942, 1947, 1941, 1929, 1917 и 1956 гг., причем особенно суровы были зимы 1947, 1940, 1942 и 1929 гг. Очень теплые зимы были в 1949, 1944, 1939, 1938, 1930, 1925, 1910, 1906 и 1903 гг., из них самыми теплыми были первые 5 зим.

Суровые зимы отличаются от мягких не только большей площадью замерзаемости моря, но и продолжительностью зимнего режима и большей глубиной охлаждения водных масс Балтики. Если взять за показатель зимнего гидрологического режима Рижского залива температуру воды в средней его части менее  $2^{\circ}$ , то теплая гидрологическая зима длится в нем 2—2,5 месяца (с февраля до середины апреля), а суровая — 4—4,5 месяца (с начала января до конца апреля, или до первой половины мая).



Столь резкие колебания в зимнем гидрологическом режиме в разной степени и по-разному отражаются на жизни разных эколого-фаунистических и флористических комплексов Балтики. Выясняется, что зимний гидрологический режим непосредственно или через сопряженные с ним процессы оказывает настолько глубокое воздействие на существование арктических видов, что вызывает колебания их численности, причем после суровых зим численность их повышается, а после мягких — понижается.

Так, за последние 8 лет (1948—1956 гг.) наибольшая численность лимнокалянуса в Рижском заливе была после суровых зим 1953/54, 1947/48 и 1955/56 гг., а наименьшая—после мягкой зимы 1950/51 г. и особенно после очень теплой зимы 1951/52 г. Средняя численность этого вида в мае—июне 1956 г. составила 1112 особей на 1 м<sup>3</sup>, тогда как в 1952 г. она была в 3 раза меньше.

Наибольшая численность *Mys. mixta* и *Mys. oculata* за последние 9 лет наблюдалась в центральной Балтике и Рижском заливе после суровых зим 1947, 1954 и 1956 гг., а наименьшая — после мягких зим 1949 и 1952 гг. Средняя численность этого вида в результирующих (ночных) ловах планктонными сетями в период с апреля по октябрь в 1947 г. составила 76 особей под 1 м<sup>2</sup>, в 1954 г.—119, в 1956 г.—130, а в 1949 г.—25.

На высокую численность *Mys. mixta* в 1947 г. в районе южной Балтики указывает Манковский (1950). Сходные колебания численности по годам в связи с суровостью зимнего режима наблюдались и у *Mysis oculata* var. *relicta*.

Эта закономерность проявляется и у *Pontoporeia affinis*. При сопоставлении средних численных значений этого рачка у побережья Финляндии [36] за период с 1928 по 1935 г. обнаруживается, что наибольшая численность его была после очень суровой зимы 1929 г., а наименьшая в 1933—1934 и 1935 гг. (за 1932 г. сведений нет), т. е. в годы очень мягких зим. Среди этих данных имеется одно исключение: после самой теплой зимы 1930 г. численность данного вида была сравнительно высокой, но здесь сказалось необычно многочисленное, как указывает Сегерстрале [38], поколение 1928 и особенно 1929 годов; молодых особей поколения 1930 г. в составе популяции 1930 г. было очень мало.

Следовательно, у всех видов арктическо-балтийского комплекса, данными о которых мы располагаем за ряд лет, годовые колебания численности связаны со степенью охлаждения водных масс в зимний период. Эта связь особенно наглядно проявляется при сопоставлении численности указанных видов по годам с таким показателем относительной суровости зим для всей Балтики, как площадь покрытия моря льдом (рис. 3).

Таким образом, в годы с суровыми зимами кормовая обеспеченность взрослой салаки при прочих равных условиях (прежде всего при одинаковой численности ее стада) лучше, чем в годы с мягкими зимами, причем это должно особенно резко проявляться по отношению к весенненерестующей салаке в северной части моря, основу пищи которой составляют арктические виды. Следовательно, в многолетние периоды с более суровым гидрологическим режимом кормовые ресурсы обеспечивают пищей более многочисленное стадо взрослой салаки, чем в периоды с мягкими зимами.

Салака, как разновидность сельди, не относится по экологической природе к чисто арктическому виду и поэтому значительное понижение температуры воды зимой действует на нее отрицательно. При температуре менее 1° взрослая салака полностью перестает питаться. При этом особенно чувствительными к охлаждению вод должны быть ранние стадии салаки (личинки и мальки). Весенненерестующая салака значительно лучше приспособлена, чем осенненерестующая, так как пер-

вую зимовку поколение весенней сельди (салаки) проводит уже достаточно подросшей сформированной рыбкой, достигшей размера 7—8 см, а поколение осенней салаки — личинкой или очень малой величины малюком размером не более 3—4 см. По-видимому, этим объясняется, что обильные кормовые ресурсы пелагиали северных морей (северной Атлантики, Баренцева, Белого, Охотского и других морей) могут осваивать только весеннерестующие формы сельдей.

Осенние сельди распространены в более теплых водах, в частности из морей северной Атлантики они наиболее многочисленны в Северном море, Скагерраке и южной Балтике. По экологии и ареалу распространения осеннерестующие сельди можно отнести к типичному бореальному фаунистическому комплексу, в то время как весеннерестующие — к бореально-арктическому.

Очень показательно, что многочисленные поколения осеннерестующей салаки в Балтике наблюдаются только в годы теплых зим.

За последние 40 лет на Балтике зарегистрированы многочисленные поколения осенней салаки в следующие годы: 1903, 1910, 1913, 1924, 1929, 1937, 1943 и 1951 (все эти годы заканчивались теплой зимой). Положительные аномалии температуры воздуха по Вентспилсу (пункту, расположенному примерно против средней части Балтики) в соответствующие зимы за период с декабря по апрель составили от 1° в 1951/52 г. до 3,1° в 1924/25 г. (табл. 5).

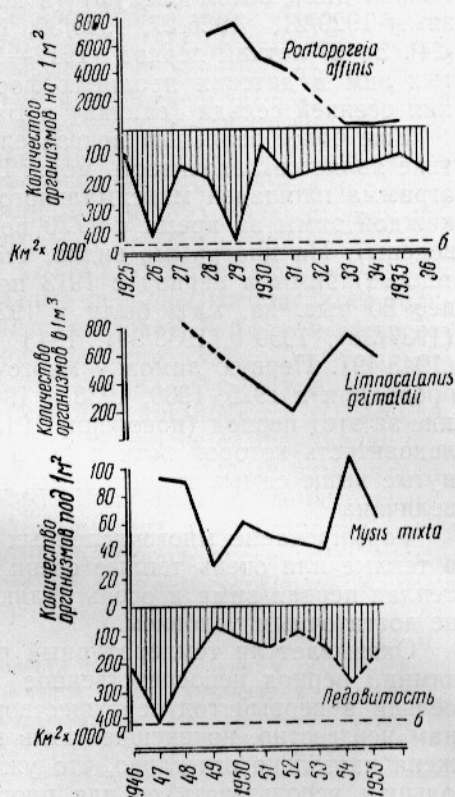


Рис. 3. Годовые изменения ледового покрова Балтики (по данным Паласу [36]) и колебание численности массовых видов ракообразных арктико-балтийского комплекса (по Сегерстрале [38]).

Таблица 5

Положительные аномалии температур воздуха по Вентспилсу в первую осень и первую зиму многочисленных поколений осеннерестующей сельди (салаки) Балтики

Год многочисленных поколений	Первая осень	Первая зима	Положительные отклонения от среднего многолетнего за период (в градусах)	
			октябрь—апрель	декабрь—апрель
1913	1913	1913/14	1,6	2,0
1924	1924	1924/25	2,7	3,1
1929	1929	1929/30	2,2	2,7
1937	1937	1937/38	1,1	1,9
1943	1943	1943/44	1,9	2,0
1951	1951	1951/52	—	1,0

По продолжительности ледового периода в датских проливах с 1912 по 1939 г. (за более позднее время данные не приведены) самая теплая зима наблюдалась в районе западной Балтики в 1924/25 г. (половина дня), затем следуют (в порядке увеличения ледового периода) зимы 1920/21, 1926/27, 1929/30, 1933/34, 1937/38 и 1913/14 (6 дней) [24]. За 27-летний период (1912—1938 гг.) в течение трех малоледовитых зим в датских проливах формировались многочисленные поколения осенней сельди (салаки) в Балтике.

Еще более реальным показателем суровости зимнего режима в Балтике является ледовитость моря. В работе Палосу [36] приводится диаграмма площадей максимального покрытия льдом Балтики в течение каждой зимы за время с 1770 по 1951 г. (численные данные не приведены). На диаграмме видно, что самые малоледовитые (т. е. самые теплые) зимы в период с 1913 по 1951 г. (с площадью покрытия менее 80 тыс. кв. км) были в 1925 (1924/25), 1930 (1929/30), 1938 (1937/38), 1939 (1938/39), 1943 (1942/43), 1944 (1943/44) и 1949 (1948/49). Первую зимовку многочисленные поколения осенней сельди проводили в 1925, 1930, 1938 и 1944 гг.; пятое многочисленное поколение за этот период (поколение 1913 г.) зимовало также в мягкую зиму, ледовитость которой хотя и была в 1,5—2 раза больше, чем в упомянутые выше самые теплые зимы, но все же ниже средней многолетней величины.

Формирование многочисленных поколений осенней сельди (салаки) в теплые или очень теплые осени и зимы свидетельствует о том, что теплая первая зима и осень являются бесспорно необходимым, но еще не достаточным условием.

Оказывает ли температурный режим (степень охлаждения воды) в зимний период непосредственное влияние на выживаемость осенней сельди в первый год ее существования или это влияние косвенное, нам неизвестно, но внешне связь этих двух природных явлений выражена настолько отчетливо, что уже теперь представляется вполне реальным использовать ее для прогнозирования относительной численности отдельных поколений осенней сельди (салаки) как одну из важнейших закономерностей. Для этой цели можно указать и более конкретные формы проявления этой зависимости. Так, очень суровые зимы (1940, 1942 и 1947 гг.) полностью исключают формирование поколения не только высокой, но даже средней численности. В умеренные зимы (1946, 1948 и 1918 гг.) более вероятно формирование малочисленного поколения. В очень теплые зимы (1930, 1949 и 1925 гг.) за редким исключением формировались самые многочисленные поколения; за последние 50 лет из 9 многочисленных поколений 7 формировались в очень теплые зимы и 2 поколения в умеренно теплые. Поколения особенно высокой численности (например, 1937 и 1930 гг.) формировались только в очень теплые зимы.

Несмотря на большую чувствительность к зимнему режиму, осенне-нерестующая сельдь в Балтике очень многочисленна. В южной части моря она, как правило, является даже более многочисленной, чем весенняя сельдь. Этот факт позволяет предполагать, что вредное влияние зимнего охлаждения вод (особенно в первый год жизни) компенсируется значительными выгодами для ее существования в другие сезоны. Размножение сельди в осенний период позволяет ей полнее использовать кормовые ресурсы пелагиали весной и летом (в период наибольшего развития планктона) по сравнению с сельдями, размножающимися весной и в начале лета, так как в период размножения питание как весенней, так и осенней сельди (салаки) резко сокращается.

Весенне-нерестующая сельдь по сроку размножения значительно лучше приспособлена к суровым зимним условиям Балтики, так как ее молодь успевает за лето и осень подрасти в достаточно большого и

окрепшего малька. Это важное биологическое свойство позволяет им хорошо использовать богатые кормовые ресурсы северной Балтики, в частности заливов Ботнического, Финского и Рижского, где развиваются в большом количестве крупные холодноводные ракообразные планктона и нектобентоса (лимнокалянус, мизис окулата, мизис микста, понтопорей фемората и понтопорей аффинис). Вследствие этого весенняя сельдь (салака) достигает огромной численности во всей северной Балтике, включая указанные заливы, а также район Аландского архипелага и почти все восточное побережье Швеции. На этом пространстве весенняя сельдь является более многочисленной, чем осенняя (салака) даже в наиболее тепловодные (по зимнему режиму) периоды, как например 1930-е годы. В периоды суровых зим весенняя сельдь (салака) занимает господствующее положение по всей Балтике, в то время как осенняя сельдь даже в самые тепловодные периоды господствует только в южной части моря. В общебалтийских уловах сельди на долю весенненерестующей приходится в среднем не менее 70%.

Поскольку кормовые ресурсы взрослой салаки за счет видов арктического комплекса в годы после суровых зим повышаются и весенненерестующая салака лучше приспособлена к низким температурам воды, чем осенненерестующая, то в периоды более суровых зим численность весенненерестующей салаки должна повышаться, а осенненерестующей (как менее приспособленной к низким температурам) — понижаться. В периоды с теплыми зимами, наоборот, численность весенненерестующей салаки должна падать, а осенненерестующей — расти (табл. 6).

Таблица 6

Естественные многолетние периоды суровости зимнего сезона и колебаний относительной численности весенней и осенней сельди (салаки) в Балтике

Периоды	Годы	Площадь максимальной замерзаемости Балтики в тыс. кв. км		Тенденции изменений относительной численности сельди	
		средняя (для периода)	колебания	весенней	осенней
Теплый . . . . .	1903—1915	140	81—235	Понижение	Повышение
Холодный . . . . .	1916—1929	237	89—400	Повышение	Понижение
Очень теплый . . . . .	1930—1939	117	58—175	Понижение	Повышение
Холодный . . . . .	1940—1947	263	64—420	Повышение	Понижение
Теплый . . . . .	1948—1955	153	62—272	Понижение	Повышение

Колебания численности этих двух групп салаки (и западнобалтийской сельди) в последние 50 лет были выражены очень резко, что находится в полном соответствии с резкими колебаниями температурного режима в соответствующий период зимнего сезона.

Если бы статистика промысла разделяла осеннюю и весеннюю салаку, то мы имели бы больше данных для доказательства разноритмичности колебаний численности двух главных сезонных биологических групп салаки и западнобалтийской сельди.

На соответствие колебаний уловов сельди в районе Борнхольма с суровостью температурного режима в зимние месяцы (январь, февраль, март) указывает А. Иенсен [26].

Весенненерестующая сельдь Балтики по жизненному циклу, размножению вблизи берегов, питанию наиболее крупными из массовых планктических ракообразных и по ряду других биологических особенностей очень близка к атлантическо-скандинавской сельди (от которой она и происходит). Это обстоятельство позволяет предполагать наличие некоторых общих свойств у данных сельдей и в динамике численности. В связи с этим были рассмотрены некоторые особенности колебаний

численности атлантическо-скандинавской сельди с той же теоретической позиции, с которой было проанализировано это явление и у балтийских сельдей (численность вида в основном определяется обеспеченностью пищей взрослых особей и выживаемостью молоди, причем первое зависит главным образом от годовых колебаний продуктивности массовых компонентов пищи, а выживаемость на ранних этапах развития — от жизнеспособности формирующегося организма и изменчивости режима). Очень важным свойством для выживаемости формирующегося поколения является жизнеспособность организмов на ранних стадиях развития (их способность противостоять вредным воздействиям среды) в разные годы. Эти различия должны быть связаны с условиями нагула производителей, следовательно, в первую очередь с обеспеченностью пищей взрослых (половозрелых) особей. Из этого следует, что если колебания численности весеннерестующей сельди в Балтике определяются в основном колебаниями продуктивности массовых и наиболее ценных компонентов пищи взрослого состава популяции этого вида — лимнокалянуса и мизид, то колебания численности атлантическо-скандинавской сельди должны определяться в первую очередь колебаниями численности калянуса.

Из гидрологических условий, оказывающих влияние на выживаемость формирующегося поколения весеннерестующих сельдей, особенно большое значение должна иметь интенсивность прогрева воды в первые недели и месяцы существования поколения, поскольку в условиях достаточной обеспеченности молоди кормом температурный режим среды определяет скорость развития организмов на самых ранних стадиях и тем самым скорость выхода их из-под влияния вредных воздействий среды, на которые подросшие особи реагируют слабее или от воздействия которых они в состоянии уходить в другую зону водоема.

#### **НЕКОТОРЫЕ СВОЙСТВА И ФАКТОРЫ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ АТЛАНТИЧЕСКО-СКАНДИНАВСКОЙ СЕЛЬДИ**

По исследованию биологии атлантическо-скандинавских сельдей имеется много опубликованных работ. Практика освоения промыслом богатейших запасов сельди на больших просторах северо-восточной Атлантики ставила перед наукой на первый план проблему распределения сельдей. Это и определило главное направление и основные результаты исследований.

Многие исследователи занимались изучением численности этой сельди, причем были применены разные методы выяснения основных закономерностей колебаний численности и высказаны разные теории о их причинах. Наиболее существенными результатами исследований является концепция Иорга о флюктуациях численности рыб.

О причинах колебаний численности достаточно обоснованных мнений не высказано. В новейшей сводке о биологии этой сельди, составленной Ю. Ю. Марти и опубликованной в сокращенном виде в 1956 г., о причинах колебаний численности сельди ничего не сказано. В связи с вопросом использования этих сельдей промыслом Ю. Ю. Марти [8] констатирует, что атлантическо-скандинавские сельди представляют собой наиболее многочисленное стадо среди всех сельдей мирового океана. Высокая численность их определяется чрезвычайно широким нагульным ареалом, охватывающим почти всю бореальную область северо-восточной Атлантики. Атлантическо-скандинавские сельди используют наиболее продуктивную зону этого бассейна — область полярного фронта, где в результате интенсивной вертикальной циркуляции водных масс создаются благоприятные условия для развития планктона. Но это не исключает того, что важнейшим фактором колебаний численности поколений и у нее, как и у других разновидностей этого вида, может быть неравномерная пищевая обеспеченность по годам, связанная в основ-

ном с разногодичными колебаниями продуктивности планктона в области северо-восточной Атлантики (включая придаточные водоемы) и даже в области собственно полярного фронта.

В настоящее время еще отсутствуют (по крайней мере в литературе) количественные данные по планктону какого-либо района северо-восточной Атлантики за достаточно большой непрерывный период времени (хотя бы за 15—20 лет), которые можно было бы подвергнуть непосредственному анализу в связи с проблемой колебаний численности сельди. Но те немногочисленные серии непрерывных количественных сведений, которые нам известны из литературы, указывают на большие колебания в продуктивности планктона по годам. Приведем некоторые из них.

По данным Б. П. Мантейфеля [7], в 1930—1938 гг. биомасса планктона в Баренцевом море имела большие годовые колебания. Так, в районе устья Мотовского залива наибольшие средние значения продукции планктона в июне (1934 и 1937 гг.) превышали наименьшие (1930, 1935) в 3 и более раз, а по отношению к показателю крайне бедного планктоном 1938 г.— в 80—90 раз.

Годы	Биомасса в мг/м <sup>3</sup>
1930	100
1931	300
1932	135
1933	Много
1934	350
1935	100
1936	320
1937	360
1938	4

На большие колебания в продуктивности планктона в водах у западного и северо-западного побережья Норвегии указывает К. Виборг [40], причем характерно, что годовые отклонения оказались однозначными для всей исследованной области (от южной до северной Норвегии). Во всех районах за период 1949—1951 гг. наименьшая продуктивность была в 1949 г., а наибольшая в 1951 г.

Средние показатели объема планктона в мл [40]

	Апрель	Август
1949	5,7	8,8
1950	11,3	33,2
1951	21,3	35,1

Автор указывает на большие годовые колебания в продуктивности планктона. Так, средняя биомасса в 1927—1939 гг. была значительно ниже, чем в 1949—1951 гг., что отражают показатели объемов вертикальных ловов сетью Нансена от дна до поверхности (табл. 7) в разные месяцы.

Таблица 7  
Колебания биомассы планктона по данным К. Виборга

Годы	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1927—1939 . . . . .	—	—	1,2	3,1	17,0	—	9,4	1,4	1,7	2,8	3,7	1,8
Число наблюдений . . . . .	—	—	4	4	1	—	6	2	1	3	1	1
1949—1951 . . . . .	1,3	1,2	1,1	5,0	38,4	33,5	50,2	13,1	7,6	6,1	2,6	3,4
Число наблюдений . . . . .	4	3	5	6	7	6	4	6	5	3	4	3

О значительных изменениях в продуктивности планктона по годам свидетельствуют и показатели колебаний жирности его. Так, по данным Уимпенни [41], в Северном море содержание жира в планктоне, собранном сетью Гензена в 1947—1952 гг., характеризовалось следующими показателями.

Год	Сырой вес планктона в мг/м <sup>3</sup>	Содержание жира в мг/м <sup>3</sup>
1947	55	15
1948	46	12
1949	44	9
1950	43	11
1951	43	8
1952	97	20

Большие колебания в продуктивности планктона по годам не могли не отразиться на условиях питания сельди. В связи с этим большой интерес представляют данные Б. П. Мантейфеля, изложенные в той же работе, и Г. В. Болдовского [2]. Как уже говорилось, по данным Б. П. Мантейфеля, в период с 1930 по 1938 г. самый бедный планктон в Баренцевом море был в 1930, 1935 и особенно в 1938 гг. В 1935 и 1938 г. (по 1930 г. сведения не приводятся) наблюдался и очень плохой откорм сельди. Планктон был очень обеднен и не мог полностью обеспечить потребность в питании колоссальных количеств сельди в южной части Баренцева моря.

Имеются указания, что осенью 1935 г. сельдь была значительно менее жирной, чем в 1934 г. Фактические данные о жирности сельди в этой работе приводятся за три года (1937—1939), причем, как и следовало ожидать, наибольшая жирность оказалась в год наиболее продуктивного планктона (1937), а наименьшая — в год (1938) самого бедного планктона (табл. 8).

Таблица 8

Средняя жирность сельди (мурманской) в процентах от сырого веса тела по размерам в августе и сентябре 1937—1939 гг.

Год	Месяц	Длина сельди в см							
		17	18	19	20	21	22	23	24
1937	Август . . . . .	11,28	—	18,06	—	—	22,62	—	25,26
	Сентябрь . . . . .	9,25	—	12,06	13,98	—	—	20,54	—
1938	Август . . . . .	—	—	—	11,67	14,06	17,39	—	19,20
	Сентябрь . . . . .	—	—	14,22	13,34	16,36	17,30	—	—
1939	Август . . . . .	14,85	16,95	—	—	20,46	18,50	—	20,42
	Сентябрь . . . . .	15,36	17,80	—	—	—	—	18,93	—

Поскольку прямых данных по показателям нагула (жирности) сельди и по условиям ее откорма (планктону) за большой период не имеется, мы лишены возможности непосредственно проанализировать влияние этого фактора на воспроизводство сельди и определить его роль в колебаниях численности последней. Поэтому пришлось прибегнуть к косвенному анализу. С этой целью мы обратились к факторам гидрологического режима, обуславливающим годовые колебания продуктивности планктона.

Не подлежит сомнению, что непосредственной причиной колебаний продуктивности планктона в водах северо-восточной Атлантики, как и в других водоемах, являются колебания в обогащении биогенами верхнего слоя воды (зоны фотосинтеза). Так как обилие биогенов в водах

северо-восточной Атлантики определяется более интенсивной, чем во многих других районах мирового океана, вертикальной циркуляцией воды, можно предполагать, что первопричиной колебаний продуктивности планктона должны быть годовые различия в интенсивности вертикального перемешивания вод. Учитывая, что обогащение верхних слоев биогенами сильнее всего выражено в зимний период и обусловлено наибольшей в этот сезон глубиной конвективного перемешивания вод, что связано с охлаждением поверхностных слоев и уменьшением градиента плотности по вертикали, можно считать, что годовые различия в обогащении продуктивного слоя моря биогенами в основном будут определяться разной степенью зимнего охлаждения воды, т. е. суровостью зим. Следовательно, и годовые колебания интенсивности развития планктона должны определяться глубиной зимнего конвективного перемешивания вод.

Следует отметить, что обогащение биогенами поверхностных слоев воды в глубоких водоемах умеренных и высоких широт в зимний период за счет конвективного перемешивания вод давно известно, но этому явлению не придавалось должного внимания в объяснении годовых колебаний биологической продуктивности водоемов. Физическая характеристика вертикальной зимней циркуляции морских вод (особенно северных водоемов) обстоятельно разработана Н. Н. Зубовым [6] еще в 1930-х годах.

Большая связь в обогащении верхних слоев воды биогенами с интенсивностью (глубиной) зимнего конвективного перемешивания вод может быть иллюстрирована рядом фактических данных.

Так, в работе Л. Купера [21] опубликованы колебания фосфатов зимой в Ламанше за 12 лет (1924—1937 с пропуском 1928 и 1930 гг.). Сопоставляя эти колебания с колебаниями средней ледовитости в немецких бухтах от Одера до Эмса за соответствующие годы, по данным Ф. Нуссера [34], можно наблюдать большое соответствие в изменчивости этих величин (рис. 4). В годы с суровыми зимами (1924, 1929 и 1926) содержание фосфатов зимой было больше средней величины, а в годы с мягкими зимами, кроме 1925 г., наоборот, — ниже средней. Купер [21] сопоставил эти колебания фосфатов с колебаниями численности личинок рыб и тоже обнаружил четкую корреляцию.

В. А. Егорова [5] обращает внимание на большое влияние зимневесеннего конвективного перемешивания вод Черного моря на динамику биогенов. Она указывает, что наиболее низкое содержание фосфатов на глубине 200 м в весеннее время наблюдалось в 1954 г., после наиболее суровой зимы, когда температура воды на глубине 75 м понижалась до 5,57°, в то время как минимальная температура в 1953 г.

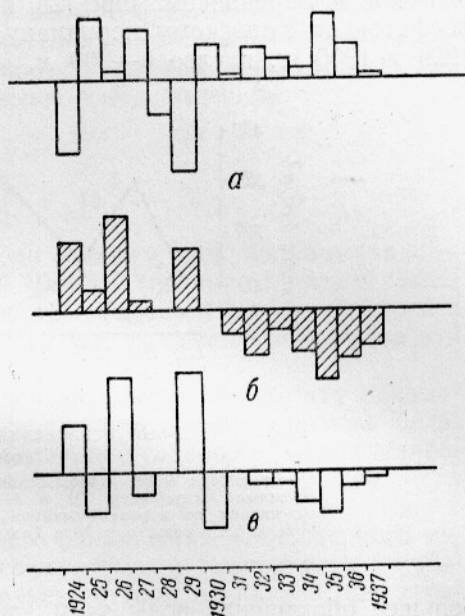


Рис. 4. Колебания в содержании фосфатов в воде Северного моря (район Ламанша) в зимы разной суровости в период 1924—1937 гг.:

а—средняя зимняя температура воды в районе Гельголанда в отклонениях от средней за 1924—1937 гг. (декабрь—апрель), по данным Гедке [22]; б—содержание фосфатов в отклонениях от средней величины за 1924—1937 гг. (по данным Купера [21]); в—максимальная ледовитость Балтики в соответствующие зимы в отклонениях от средней за 1924—1937 гг. (по данным Палосу [36]).



была  $6,85^\circ$ , а в 1952 г.  $7,14^\circ$ . По-видимому, характер вертикального распределения фосфатов в значительной мере зависит от интенсивности конвекционного перемешивания, наиболее резко выраженного в весенние месяцы (февраль — апрель), когда плотность поверхностного слоя воды наибольшая.

В классической работе Е. Крепса и Н. Вержбинской по содержанию биогенов в Баренцевом море [29] приводятся данные о распределении фосфатов по Кольскому меридиану в конце летнего сезона (сентябрь) 1929 и 1930 гг. в слое 0—200 м, которые указывают на значительно

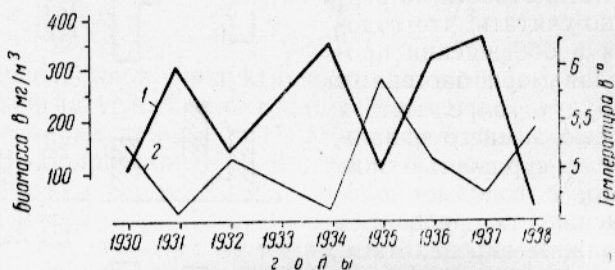


Рис. 5. Годовые отклонения средней биомассы планктона:

1—Баренцева моря (район устья Мотовского залива) в июле (данные Мантейфеля [7]) и 2—температуры в зимний период (с января по апрель + декабрь предшествующего года) у поверхности воды в районе Гельголанда (данные Геддеке [22]).

большее обогащение воды этим элементом в 1929 г. по сравнению с 1930 г. (на 30%). При этом следует отметить, что зима в 1929 г. была очень суровой.

Влияние зимнего режима на интенсивность обогащения биогенами поверхностных вод северо-восточной Атлантики и прилегающих морей может осуществляться и за счет выноса в эти водоемы очень насыщенных биогенами вод Арктического бассейна. По этой причине в суровые зимы следует ожидать большего пополнения биогенами вод северо-восточной Атлантики, чем в теплые. Эта гипотеза была высказана Хелланд-Хансеном и Нансеном еще в 1909 г. и ее разделяет Е. А. Павштикс (1956 г.) в объяснении причин годовых колебаний продуктивности планктона в Норвежском и Гренландском морях. В настоящее время трудно сказать, через какой механизм зимний режим Арктики и северо-восточной Атлантики оказывает решающее влияние на обогащение вод Норвежского, Северного и прилегающих водоемов — через вертикальное перемешивание или через вынос арктических вод, но для нас важен факт функциональной связи годовых колебаний насыщения вод этих водоемов биогенами с суровостью зимнего режима. Подтверждением такой связи являются факты биологического характера, например, интенсивность развития планктона в разные годы.

Не располагая гидрологическими данными, чтобы сопоставить колебания биомассы зоопланктона в Баренцевом море за 1930—38 гг. с температурным режимом в северо-восточной Атлантике и Баренцевым морем в зимний период, воспользуемся сведениями из работы Е. Геддеке [22] о температурном режиме зимнего периода (с декабря по апрель) Северного моря (по Гельголандскому рейду). Как показывает график (рис. 5), колебания биомассы планктона связаны с колебаниями температурного режима зимой, причем в годы с пониженной зимней температурой планктон обильнее, чем в годы с более теплой зимой.

Биомасса зоопланктона в Северном море, по данным Ж. Кэттли [20], в период с 1946 по 1953 г. также подвергалась колебаниям. Так, содержание зоопланктона в 1946 г. было примерно на среднем или несколько ниже среднего уровне; 1947 г. был самым продуктивным за весь ряд лет; в 1948 г. наблюдалось снижение в содержании зоопланктона; 1949 г. был самым малопродуктивным за весь ряд лет; в 1950 и 1951 гг. произошло повышение; в 1952 г. содержание планктона снизилось почти до уровня 1949 г. и в 1953 г. снова произошло повышение.

За 1947—1949 гг. приведены сравнительные данные не только по количеству зоопланктона, но и по его жирности, причем оказалось, что чем выше сырой вес зоопланктона, тем выше и его жирность,

	1947	1948	1949
Средний сырой вес . . . . .	55	46	44
Средняя жирность в % . . . . .	18	12	9

У западного побережья Норвегии, по Виборгу, как уже упоминалось, продуктивность зоопланктона в 1949—1951 гг. (по другим годам сведения не приведены) имела тот же характер годовых отклонений, что и в Северном море: самая низкая была в 1949 г., а самая высокая (за эти три года) — в 1951 г.

Это может служить еще одним доказательством того, что общегодовые отклонения в продуктивности планктона сходны на очень больших пространствах морей и что первопричиной годовых отклонений продуктивности планктона являются природные процессы, общие для весьма обширных акваторий.

Для характеристики степени зимнего охлаждения вод Северного моря мы приведем данные о средних температурах у поверхности в районе Гельголанда с декабря предшествующего года по апрель [22], среднюю продолжительность ледового периода (в днях) для 20 пунктов в бухтах немецкого побережья Северного моря и Балтики [34] и относительную суровость зимнего режима в Балтике [36]<sup>1</sup> (табл. 9).

Т а б л и ц а 9  
Ледовитость отдельных районов Северного моря и Балтики

Годы	Средняя температура за декабрь—апрель	Ледовитость немецких бухт в днях	Ледовитость Балтики (площадь, покрытая льдом, в тыс. км <sup>2</sup> )
1946	5,1	8,3	215
1947	2,04	88	420
			(все море покрыто льдом)
1948	5,24	6,7	201
1949	5,56	8,8	62
1950	5,68	—	113
1951	—	—	149
1952	—	2,85	120
1953	—	—	153

Из приведенных в табл. 9 показателей суровости зимнего гидрологического режима Северного моря и Балтики в 1946—1953 гг. можно вывести следующую сравнительную характеристику степени охлаждения вод

<sup>1</sup> Пользуемся случаем выразить благодарность доктору Палосу за предоставление данных о ледовитости Балтики.

Северного моря зимой по годам (в порядке уменьшения охлаждения): 1947, 1946, 1948, 1953, 1951, 1950, 1952, 1949.

Примерно в таком же порядке располагаются эти годы и по степени продуктивности планктона. Это соответствие в колебаниях биомассы планктона со степенью охлаждения вод зимой особенно четко выражается при совмещении тенденций изменений обеих величин из года в год (табл. 10).

Таблица 10

Степень охлаждения воды и биомассы планктона

Годы	Степень охлаждения воды (по ледовитости)	Продуктивность планктона
1946	Выше средней	Средняя
1947	Увеличение	Увеличение
1948	Уменьшение	Уменьшение
1949	"	"
1950	Увеличение	Увеличение
1951	" по Балтике	"
1952	Уменьшение " "	Уменьшение
1953	Увеличение " "	Увеличение

На основании изложенного можно заключить, что приведенные фактические данные хорошо подтверждают теоретические положения о взаимосвязи природных процессов, динамика которых свидетельствует о неравномерной обеспеченности сельди пищей по годам: степень зимнего охлаждения поверхности вод → глубина зимнего конвективного перемешивания → степень обогащения верхнего слоя биогенами → интенсивность развития фитопланктона (величина весенней вспышки) → интенсивность развития зоопланктона (величина весенне-летней вспышки) → обеспеченность сельди пищей.

В годовых колебаниях обеспеченности пищей сельди эти связи проявляются в том, что чем больше зимнее охлаждение воды, тем интенсивнее развитие планктона весной и летом, тем лучше обеспечена сельдь пищей<sup>1</sup>.

Основываясь на этой связи, можно попытаться определить влияние пищевой обеспеченности сельди на колебания ее численности, так как мы располагаем данными о зимнем температурном режиме и об относительной численности поколений сельди в одном из районов северо-восточной Атлантики за 50 лет. За первые три десятилетия численность сельди указывалась не так детально (в смысле характеристики относительной численности каждого поколения), как за последние 20 лет, но все же и в тот период выдающиеся по численности поколения были выявлены с достаточно большой достоверностью и их роль в уловах прослежена на протяжении многих лет.

Характеристику относительной численности поколений за последние 20 лет мы приводим по данным Ю. Ю. Марти [8] с дополнением таблицы поколениями высокой (1913, 1918 гг.) и выдающейся численности (1904, 1925 гг.) за предшествующий период по другим литературным данным. Характеристика суровости зим северо-восточной Атлантики приводится по показателям среднемесячных температур у по-

<sup>1</sup> В дополнение к приведенным фактическим данным можно указать на известный в литературе факт плохого нагула норвежской сельди в 1906 г. после очень теплой зимы 1905/06 г.

верхности воды на Гельголандском рейде [22] и по средней продолжительности ледового периода в 20 пунктах немецкого побережья [34], причем, по нашему мнению, фактор ледовитости более реально отражает степень сравнительного охлаждения вод в северо-восточной Атлантике, чем показатели температуры воды у Гельголанда.

При совмещении показателей относительной численности поколений с показателями охлаждения вод мы обнаруживаем следующие характерные свойства условий формирования поколений.

1. Очень многочисленные поколения повторяются не чаще, чем через 4 года, а в некоторых случаях через 9 лет.

2. Многочисленные поколения бывают только в годы с мягкими или очень мягкими зимами, но не во все эти зимы поколения многочисленны. Мягкая зима — условие необходимое, но недостаточное для формирования поколений высокой численности. Это убеждает нас в том, что формирование многочисленных поколений происходит в условиях пониженной продуктивности планктона, но при повышенной (по отношению к норме) температуре воды в зимний и ранневесенний период (до апреля включительно).

3. Многочисленные поколения формируются, как правило, на следующий год после холодноводного года (с суровой зимой), следовательно на следующий год или через год хорошего развития планктона. Исключение составляют 1934 и 1938 гг., однако и в эти годы многочисленные поколения сформировались после относительно холодных годов (1933 и 1937 гг.). Очень характерно, что три особенно многочисленных поколения сформировались в конце холодноводных многолетних периодов: поколение 1904 г. после окончания холодноводного периода 1892—1902 гг., поколение 1930 г. — сразу после окончания холодноводного 1922—1929 гг., поколение 1950 г. — по окончании холодноводного периода 1940—1948 гг.

4. Очень малочисленные поколения зарегистрированы как в годы мягких, так и суровых зим; за редким исключением, году малочисленного поколения предшествует год с более мягкой зимой.

5. Малочисленные поколения могут быть по 2—3 года подряд, тогда как многочисленные поколения обычно встречаются не более, чем по 2 года подряд.

Таким образом, мы приходим к выводу, что формирование многочисленного поколения обеспечивается в основном сочетанием условий благоприятного нагула стада производителей в предшествующий год и повышенной температуры в год формирования поколения (в зимне-весенний период). Противоположное этому сочетание условий, как правило, определяет малочисленное поколение.

Если сопоставить температурные условия зимнего времени в последние годы нагула производителей и в первые годы формирования поколений (от них), то средние отклонения температурных показателей от многолетней нормы для поколений разной численности будут очень показательны, особенно если их представить графически (рис. 6).

Насколько нам известно, литературные данные о влиянии температурного режима на колебание численности сельдей северо-восточной Атлантики и прилегающих морей отсутствуют. Для сельдей Тихого океана А. Н. Световидов [16, 17] привел факты, иллюстрирующие хорошо выраженную связь между изменениями ареала и колебаниями уловов южносахалинской сельди и динамикой температурного режима по годам.

Характерно, что особенно многочисленные поколения весеннерестующей сельди в Балтике, как правило, также бывают после суровых зим, причем значительная часть этих поколений совпадает во вре-

мени с многочисленными поколениями атлантическо-скандинавской сельди: 1913, 1918, 1925, 1930, 1943, 1948 гг. (рис. 7).

Все это приводит нас к выводу, что колебание пищевой обеспеченности сельди оказывает большое влияние на изменение ее численности, причем механизм воздействия этого фактора на численность не

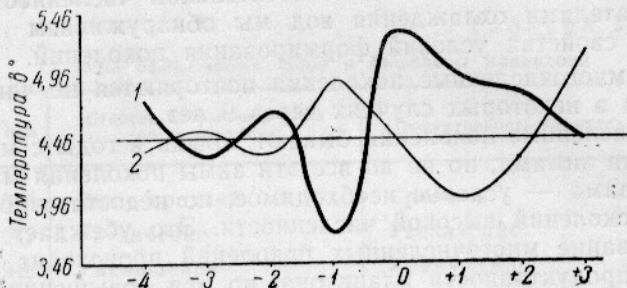


Рис. 6. Аномалии средних зимних температур (с января по апрель + декабрь предшествующего года) на поверхности воды у Гельголенда (данные Гедеке [22]) в годы формирования:

1—многочисленных и 2—малочисленных поколений атлантическо-скандинавской сельди: 0, +1, +2, +3, а также в годы, предшествующие им, -1, -2, -3, -4.

соответствует существующим представлениям ихтиологов; выживаемость формирующегося поколения определяется не столько колебаниями пищевой обеспеченности личинок и мальков (многочисленные

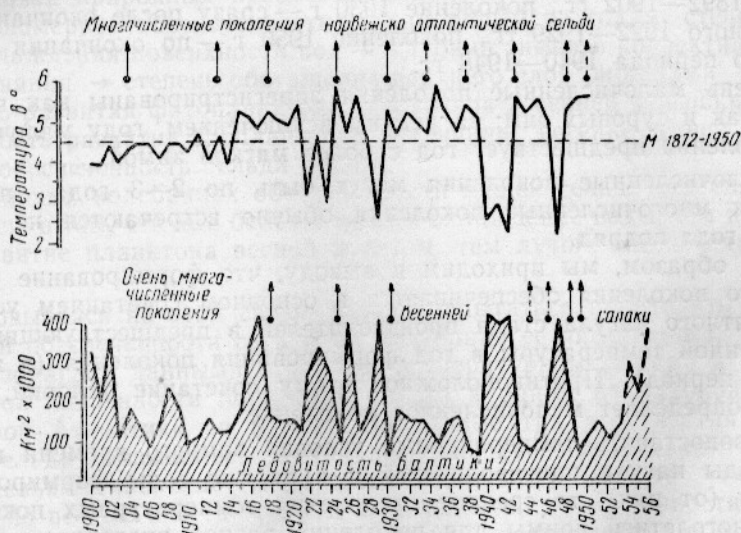


Рис. 7. Годы формирования многочисленных поколений весенней салаки и атлантическо-скандинавской сельди на фоне годовых колебаний температурного режима в зимний период.

поколения формируются в годы сравнительно слабого развития планктона), сколько жизнеспособностью и темпом развития их. Эти свойства (особенно первое) в основном связаны с пищевой обеспеченностью производителей в год, предшествующий формированию поколения.

Воспроизводительная способность весеннерестующих сельдей (как балтийской, так и норвежской) больше зависит от условий нагула производителей в предшествующий год, чем осенних. Последние в связи с размножением осенью имеют больше преимуществ в исполь-

зовании кормовых ресурсов (планктона) в весенне-летний период и их воспроизводительная способность значительно меньше лимитируется годовыми колебаниями в продуктивности планктона, но зато формирование поколения (жизнь молоди в первое полугодие) у осенних сельдей проходит в значительно более суровых (зимних) условиях, чем у весенних.

Режим Балтики (значительные понижения температуры воды зимой) весьма суров для существования осенней сельди и поэтому годовые колебания температурных условий в зимний период оказывают решающее влияние на выживаемость ее поколений, а многолетние температурные отклонения оказываются главной причиной многолетних колебаний численности всей этой расы.

Колебания численности весенней сельди, обусловленные в основном кормовой обеспеченностью производящего состава популяции вида, являются частным случаем очень широко распространенного в природе явления. Эта закономерность в колебании численности вида уже давно и очень подробно показана на многих наземных животных (на грызунах таежной зоны, песцах, лисах и т. д.). Обширная литература по этому вопросу приводится в известной сводке Формозова [15]; из более поздних работ можно указать доклады II и III Всесоюзных экологических конференций (1951, 1954).

Таким образом, в литературе о наземных животных приводится множество фактов о решающем влиянии на численность поколений обеспеченности пищей взрослых особей. Но имеется немало данных и такого рода, когда вид на всех стадиях развития располагает огромными неиспользованными кормовыми ресурсами (и в достаточной концентрации) и колебания продукции корма заметного влияния на численность вида не оказывают, так как выживаемость поколений лимитируется вредным влиянием одного или нескольких факторов внешней среды, не имеющих прямого отношения к продуцированию пищи.

Такое явление встречается и у рыб, в частности, как было показано в данной работе, численность осенней сельди (салаки) Балтики в основном лимитируется температурными условиями выживаемости поколения в зимний период на первом году жизни. Предполагается, что численность балтийской трески лимитируется в основном колебаниями солености воды.

Признавая это, мы в то же время не можем не отметить, что в проблеме колебаний численности рыб фактору кормовой обеспеченности вида (в частности, взрослых особей) до последнего времени должного внимания не уделялось.

## ВЫВОДЫ

1. Численность весенней и осенней салаки (балтийской сельди) колеблется в противоположных фазах, причем численность весенней салаки растет в холодноводные (по зимнему режиму) периоды—1926—1930 и 1940—1950 гг.—и понижается в тепловодные — 1931—1939 и 1951—1957, а численность осенней, наоборот, растет в тепловодные периоды и понижается в холодноводные. Это соответствует и географическому распространению данных групп и вообще весенних и осенних рас сельди: весенние сельди преобладают в субарктических водах Норвежского, Баренцева и Белого морей, а также в северной Балтике, осенние же — в бореальных водах Северного моря и в южной Балтике. Главная причина этих различий состоит в том, что биологическая специфика (особенно сезон размножения) позволяет весенним сельдям лучше использовать кормовые ресурсы более холодных, а осенним — более теплых вод.

2. Многочисленные поколения атлантическо-скандинавской сельди, как правило, формируются на следующий год или через год после суровых зим в северо-восточной Атлантике, т. е. на следующий год или через год после хорошего нагула маточного стада, так как в годы холодных зим в районе Норвежского и Баренцева морей развивается более обильный планктон. Поколения особенно высокой численности формируются сразу или через 1—2 года после холодноводного периода: 1904 г. — после холодноводного периода 1892—1902 гг., 1930 г. — после холодноводного периода 1922—1929 гг. и 1950 г. — после холодноводного периода 1940—1948 гг.

#### ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бокова Е. Н., Питание молоди промысловых рыб Балтийского моря, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
2. Болдовский Г. В., Пища и питание сельдей Баренцева моря, Труды ПИНРО, т. VII, Пищепромиздат, 1941.
3. Бэр К. К., Материалы для истории рыболовства в России и принадлежащих ей морях, Ученые записки Академии наук, вып. 4, 1854.
4. Дементьева Т. Ф., О состоянии запасов трески и салаки в Балтийском море, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
5. Егорова В. А., О динамике распределения фосфатов в прибрежном районе Черного моря, Доклады АН СССР, т. 102, № 5, 1955.
6. Зубов Н. Н., Морские воды и льды, Гидрометиздат, 1938.
7. Мантейфель Б. П., Планктон и сельдь Баренцева моря, Труды ПИНРО, т. VII, Пищепромиздат, 1941.
8. Марти Ю. Ю., Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавских сельдей, «Рыбное хозяйство», 1956.
9. Николаев И. И., О многолетних колебаниях численности балтийской кильки в связи с колебаниями продуктивности планктона (напечатано в этом сборнике).
10. Раняк Л. А., Нерестовые ареалы, нерест и оценка мощности поколений салаки в водах Эстонской ССР, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
11. Соколов Е. А., Охотничьи животные, вып. 1. Корма и питание промысловых зверей и птиц, М., 1949.
12. Суворов Е. К., К ихтиофауне Балтийского моря, Труды Балтийской экспедиции, вып. 2, Петербург, 1913.
13. Суворов Е. К., Работы Балтийской экспедиции, Труды Балтийской экспедиции, вып. 1, Петербург, 1910.
14. Сушкина А. П., Питание салаки Балтийского моря и Рижского залива, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
15. Формозов А. Н., Колебания численности промысловых животных, М.—Л., 1935.
16. Световидов А. Н., Колебание уловов южносахалинской сельди и его причины, «Зоологический журнал», т. XXXI, вып. 6, 1952.
17. Световидов А. Н., О некоторых факторах, обуславливающих численность сельдевых, Труды Всесоюзной Конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
18. Alander H., Baltic Herring, *Annal. Biolog.*, v. VI, 1950.
19. Andersson K. A., Fluctuations in the Abundance in the Stock of Herring in the Baltic and the Sound, *Rapp. Proc. Verb.*, LXXXI, 1932, Copenhagen.
20. Cattley J. C., Zoo- and Phytoplankton of the Flamborough Line 1946—49, *Annal. Biol.*, Vol. VI, 1950, 1950—53, *Annal. Biol.*, Vol. X., 1954, Copenhagen.
21. Cooper L. H., Chemical constituents of the English Channel., *Journ. Marit. Biol. Assoc.*, 18, № 3, 1938.
22. Gaedecke E., Das Verhalten der Oberflächentemperatur in der Deutschen Bucht während der Jahre 1872—1950 und der Zusammenhang mit dem der nordwest-europäischen Meere, *Berichte d. deutschen Wissensch. Kommiss. f. Meeresforsch.*, NF. Bd. 13, H. 1—2, 1952, Stuttgart.
23. Gisler N., Om Strömmings fiskets beskaffet i Norrbotten. *Kongl. Svensk. Vetenskaps Akademiens Handlingar för Ar 1748*, Vol. IX.
24. Hellevaara, Undersökningar rörande strömmingen i sydvestra Finland, *Finlands Fiskerier*, Bd. 1. Helsinki, 1912.
25. Hesse Chr., The Herrings along the Baltic Coast of Sweden, *Publ. d. Cirs.*, № 89, 1925.
26. Jensen A., The Influence of Hydrographical Factors on Fish Stocks and Fisheries in the Transition Area, especially on their Fluctuations from Year to Year., *Rapp. et Proc. Verb.*, 131, Copenhagen, 1952.

27. Jespersen, P., The food of the Herring in the Waters round Bornholm, Medd. f. Kommiss. for Danmark, Fiskeri og Havundersogsl., serie: Plankton, Bd. III Copenhagen, 1936.

28. Kändler, R., Über die Erneuerung der Heringsbestände und das Wachstum der Frühjahrs- und Herbstheringe in der westlichen Ostsee, Monatsch. f. Fisch., N. F. H. 2, 1942.

29. Krepš E. and Verjbinskaja N., The Consumption of Nutrient Salt in the Barents Sea, Journ. du Conseil, Vol. VII, № 1, Copenhagen, 1932.

30. Mankowski Wl., Badania planktonowe południowego Bałtyku w roku 1950. Prace Morsk. Inst. Rybac. w Gdyni. № 7, 1954.

31. Mankowski Wl., Makroplankton Bałtyku południowego w roku 1949, Prace Morsk. Inst. Ryb. w Gdyni, N 6, 1951.

32. Mankowski Wl., Makroplankton Zatoki Gdanskiej w 1947, Biuletyn Morskiego Instytutu Rybackiego w Gdyni, № 5, 1950.

33. Meyer P. F., Die Zeesenfischerei auf Hering und Sprott, ihre Entwicklung und Bedeutung für die Ostseefischerei und ihre Auswirkung auf den Blankfischbestand der Ostsee, Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 40, H. 4/5, 1942.

34. Nusser F., Die Eisverhältnisse des Winters 1949/50 an den deutschen Küsten zwischen Ems und Oder, Deutsche hydrograph. Zeitschrift, Bd. 3, Heft 5/6, 1950.

35. Nusser F., Die Eisverhältnisse des Winters 1951/52 an den deutschen Küsten zwischen Ems und Trave, Deutsche hydrograph. Zeitschrift, Bd. 6, H. 2, 1953.

36. Palosuo E., A Treatise on Service Ice Conditions in the Central Baltic, Fennia 77, 1953.

37. Popiel J., Skład stada sledzi wiosennych zatoki gdanskiej w latach 1946—1949, Biuletyn Morskiego Instytutu Rybackiego w Gdyni, № 5, 1950.

38. Segerströle Sven G., Studien über die Bodentierwelt in südfinländischen Küstengewässern III, Societ. Scient. Fennica. Comment. Biolog., VII, 1, 1937.

39. Subklew H. J., Der Greifswalder Bodden, fischereibiologisch und fischereiwirtschaftlich betrachtet, Zeitschrift für Fischerei, Bd. IV, NF № 7/8, 1956.

40. Wiborg K. F., Investigations on Zooplankton in Coastal and Offshore Waters of Western and Northwestern Norwa.—Fiskeridirektorates skrifter, Vol. XI, № 1, 1954.

41. Wimpenny R. S., The Dry-Weight and Fat Content of Plankton with Estimates from Flagellate Counts, Annal. Biol. v. IX, Copenhagen, 1953.

## SOME FACTORS DETERMINING FLUCTUATIONS IN THE ABUNDANCE OF BALTIC HERRING AND ATLANTO-SCANDIAN HERRING

I. I. NIKOLAEV

The abundances of the spring and autumn Baltic herrings seem to fluctuate within different ranges, the abundance of the spring herring increasing during cold-water periods (according to the winter regime) (1926—1930) and decreasing during warm-water periods (1931—1939 and 1951—1957), the abundance of the autumn herring, on the contrary, increasing during warm-water and decreasing during cold-water periods. This fact seems to agree with the geographical distribution of these particular herrings and of all spring and autumn herring races in general. The spring herrings prevail in the subarctic waters of the Norwegian, Barents and White Seas as well as in the Northern Baltic whereas the autumn herrings mostly occur in the boreal waters of the North Sea and in the southern Baltic. The main cause of these differences seems to lie in the fact that the biological peculiarities (particularly the spawning season) make for a better utilization of the feeding resources of colder waters by the spring herring and of warmer waters by the autumn herring.

The abundant broods of the Atlanto-Scandian herring usually form the following year or a year after severe winters in northeastern Atlantic, i. e. the following year or a year after the food supply for spawners has been particularly rich, for it is in years with severe winters that the abundance of plankton in the Norwegian and Barents Seas reaches its highest levels, Herring broods of the highest abundance seem to form shortly afterwards or 1—2 years after a cold water period; the rich generations of 1904, 1930 and 1950 after the cold-water periods of 1892—1902, 1922—1929 and 1940—1948 respectively.