

УДК 574.523

МЕЛКОМАСШТАБНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК СЕЛЬДИ (*CLUPEA PALLASII MARISALBI*) И СТРУКТУРА ВОД В РАЙОНАХ НЕРЕСТА В БЕЛОМ МОРЕ

© 2014 г. С. Г. Кобылянский, А. В. Дриц, А. В. Мишин, С. Г. Пояров, В. В. Кременецкий, С. А. Евсеенко, М. В. Флинт

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

e-mail: kobyliansky@ocean.ru

Поступила в редакцию 29.10.2013 г., после доработки 20.02.2014 г.

На основе материалов, полученных с 17 по 26 июня 2012 г. в трех нерестовых районах беломорской сельди, расположенных в Онежском (губа Ухта) и Кандалакшском (губы Чупа и Княжая) заливах Белого моря, исследованы мелкомасштабные особенности количественного распределения личинок сельди и структуры вод. Установлено, что средняя численность личинок варьирует от 1.8 до 2.5 экз/м² в районе Ухты, до 2.8–7.1 экз/м² в районе Чупы и возрастает до 59.6–162.9 экз/м² в районе Княжой. Показана четкая связь распределения личинок беломорской сельди с прибрежными биотопами, ядром которых являются структурные фронтальные зоны в устьевых частях нерестовых губ. Выявлена важная роль прибрежных фронтов в удержании личинок в пределах, благоприятных для развития акваторий и предотвращения их рассеивания. Пространственный масштаб областей удержания личинок в исследованных районах Белого моря составлял первые десятки км².

DOI: 10.7868/S0030157414060045

Беломорская сельдь *Clupea pallasii marisalbi* Berg относится к числу наиболее массовых пелагических видов рыб Белого моря, составляя здесь в отдельные годы основу рыбного промысла. В пределах данного подвида различают две экологические группировки (или расы) сельдей: 1) крупные сельди с длительным жизненным циклом, нерестящиеся в летнее время и обитающие в центральной части моря, а также в районе о. Шуерецкого, у Соловецких островов и в Кандалакшском заливе и 2) мелкие короткоцикловые сельди, нерестящиеся весной и отличающиеся от первых рядом ювенильных признаков. Мелкие сельди в свою очередь образуют ряд локальных форм (стад) с дифференцированными морфологическими и биологическими показателями, сроками и местами нереста в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах [1, 3, 14, 15, 16, 17]. Они наиболее многочисленны и традиционно являются основным объектом промысла в Белом море. Изучению биологии этих сельдей посвящено много работ, основная часть которых выполнена в 20-е–80-е годы прошлого столетия [2, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 18]. Анализ многолетних данных о промысле и размерно-возрастной структуре беломорской сельди свидетельствует о существовании резких межгодовых колебаниях ее численности [19]. Причины таких флуктуаций до сих пор окончательно не выяснены.

Известно, что одним из ключевых этапов в жизненном цикле рыб является период личиноч-

ной стадии развития от момента выклева до перехода к экзогенному питанию и метаморфозу в мальков [22, 27]. Согласно концепции “критического периода” [21] урожайность поколения определяется, главным образом, выживаемостью именно ранних наиболее уязвимых стадий цикла — предличинок и личинок. Исходя из этого, можно предположить, что существенную роль в многолетней популяционной динамике беломорской сельди играют факторы, определяющие условия развития и выживаемость личинок вида. С этой точки зрения, особенно важны исследования различных аспектов экологии личиночных стадий беломорской сельди и влияния абиотических и биотических параметров среды на характер распределения, численность и размерно-возрастную структуру личинок в местах их максимальной концентрации. В работах, выполненных в экспедициях Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН в 2004–2007 гг., было показано существование устойчивых скоплений личинок сельди, приуроченных к районам основных нерестилищ в заливах Белого моря, и рассмотрены возможные механизмы, препятствующие выносу личинок в открытые районы бассейна [7, 8]. Вместе с тем, причины приуроченности таких скоплений к строго определенным биотопам и роль различных факторов в их формировании до сих пор остаются предметом дискуссии.

Целью настоящей работы было исследование мелкомасштабного пространственного (1–3 ми-

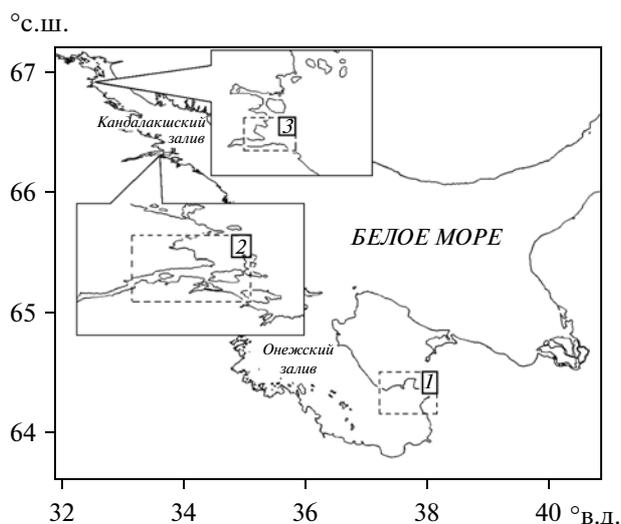


Рис. 1. Районы исследований 17–26.06.2012 г. 1 – губа Ухта, 2 – губа Чупа, 3 – губа Княжая.

ли) и вертикального (1–20 м) распределения личинок беломорской сельди в районах скоплений в связи с особенностями гидрофизической структуры вод в разных заливах Белого моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был получен с 17 по 26 июня 2012 г. в трех районах, расположенных в Онежском и Кандалакшском заливах Белого моря. В каждом из районов полный комплекс наблюдений был повторен через 5–6 дней (рис. 1). В Онежском заливе работы были выполнены в устьевой и центральной частях, а также в ктовой части – губе Ухта; в Кандалакшском заливе – в губах Чупа и Княжая и на прилежащих акваториях.

Отбор проб ихтиопланктона был выполнен методом горизонтальных косых и послонных ловов буксиримой планктонной сетью Бонго с диаметром входного отверстия 61 см и ячеей филь-

трующего конуса 500 мкм, оснащенной счетчиком профильтрованной воды и металлическим заглубителем-депрессором. Косые и послонные ловы проводились при скорости судна 2 узла. Диапазон глубин, на которых за время работ осуществлялись косые ловы, варьировал от 4 до 41 м. При проведении горизонтальных послонных ловов, во избежание заметного прилива ихтиопланктона из вышележащих слоев, сеть опускалась вертикально при полной остановке судна, при этом трос притравливался из расчета ее попадания на заданный горизонт. Подъем сети также осуществлялся вертикально при полной остановке судна. Время лова на данном горизонте составляло 5–10 мин. Послонные ловы осуществлялись во время выполнения суточных станций (станции 31 и 41) в устьевых частях губ Чупа и Княжая. На каждой суточной станции пробы отбирали примерно с 4-х часовым интервалом с 2–4 горизонтов в диапазоне глубин от 6 до 28 м. Истинная глубина лова сетью определялась при помощи тригонометрических расчетов, основанных на оценке угла и вытравленной длины буксиримого троса. Пробы ихтиопланктона фиксировали 4% раствором формалина. Подсчет числа личинок проводили на судне под биноклем методом прямого счета. Всего в рейсе на 56 станциях было отобрано 108 ихтиологических проб (65 с косых и 43 с послонных ловов). Объем собранного материала в обследованных районах приведен в табл. 1.

Информация о вертикальном распределении температуры, солености и плотности в толще вод была получена с помощью гидрофизического зонда SBE 19plus в режиме автономной записи данных на твердотельную внутреннюю память. Всего за период работ на 71 комплексной океанологической станции было произведено 80 зондирований, из которых 77 – с постановкой прибора на дно.

Для оценки степени гетерогенности распределения личинок сельди в скоплениях использовался коэффициент агрегированности (K), отражающий долю личинок, пойманных на станциях, где их ко-

Таблица 1. Объем материала, места и сроки проведения отборов

Район сбора	Дата сбора	Количество станций/проб	Диапазон глубин, м	Число личинок сельди, экз
Онежский залив – устьевая и открытая части	17–18.06.2012	12/13	8–31	18
Онежский залив – ктовая часть (губа Ухта)	18.06.2012	7/14	4–18	559
	23–24.06.2012	5/6	4–17	156
Кандалакшский залив – устьевая часть (губа Чупа)	19.06.2012	7/7	13–28	175
	25.06.2012	10/13	8–37	100
Губа Чупа – суточная станция	19–20.06.2012	1/23	6–28	1967
Кандалакшский залив – ктовая часть (губа Княжая)	21.06.2012	8/8	15–37	6491
	26.06.2012	5/5	16–41	1195
Губа Княжая – суточная станция	21–22.06.2012	1/19	6–21	10802

Таблица 2. Средняя численность личинок беломорской сельди в косых ловах в различных районах моря

Район сбора	Дата сбора	Средняя численность, экз/м ²	Пределы варьирования, экз/м ²
Онежский залив – кутовая часть (губа Ухта)	18.06.2012	1.8 ± 1.1	0.3–4.4
	23–24.06.2012	2.5 ± 1.0	0.2–4.7
Кандалакшский залив – устьевая часть (губа Чупа)	19.06.2012	7.1 ± 4.7	2.3–20.6
	25.06.2012	2.8 ± 1.4	0.4–4.9
Кандалакшский залив – кутовая часть (губа Княжая)	21.06.2012	162.9 ± 104.6	21.8–439.1
	26.06.2012	59.6 ± 44.1	9.5–175.9

личество (n_i) превышало среднее для данного района значение (\bar{n}) на величину стандартного отклонения (SD): $K = \sum n_i / N$, где N – общее число личинок, пойманных на всех станциях; $n_i \geq \bar{n} \pm SD$ [35].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные о средней численности личинок беломорской сельди, пойманных в разных районах приведены в табл. 2. На первом этапе работ (18–22 июня 2012 г.) наибольшая численность личинок (163 экз/м²) была отмечена в губе Княжая Кандалакшского залива, наименьшая (1.8 экз/м²) – в губе Ухта Онежского залива. На втором этапе (23–26 июня 2012 г.) средняя численность личинок сельди в губах Чупа и Княжая уменьшилась в 2–4 раза, в то время как в губе Ухта – оставалась практически неизменной.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ВОД И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК СЕЛЬДИ

Онежский залив. Распределение поверхностной температуры и солености в Онежском заливе 18 июня 2012 г. показано на рис. 2. В юго-восточной части залива температура поверхностных вод повышалась до >14°C, отражая отепляющее воздействие стока р. Онега, тогда как поверхностная соленость снижалась до <21 psu. Именно здесь, в юго-восточной части акватории залива, происходило взаимодействие относительно теплых и пресных речных онежских вод с холодными и солеными водами центральной части залива.

В кутовой части Онежского залива к юго-западу от м. Глубокий формировалась фронтальная зона – область наиболее высоких температурных контрастов. Ее ширина составляла около 1.5–2.0 миль, а перепад температуры в ней достигал ~3°C (рис. 2). В узкой полосе между границей приливной осушки и изобатой 5 м, лежали теплые (>17.5°C), распресненные (<18.5 psu) воды, поступающие с юга из района р. Онега. Эти воды заполняли губы Кяндскую, Нижмозерскую и Ухту, но не проникали к западу дальше м. Глубокий, “упираясь” здесь во фронтальную зону.

Особенности вертикальной стратификации вод в этой части акватории в период выполнения пер-

вой съемки 18 июня 2012 г. показаны на рис. 3а. В прибрежной области, ограниченной фронтом, квазиоднородный поверхностный слой расширялся от 1 м до 4.5 м у берега. Температура в этом слое повышалась по направлению к берегу с 15.0 до 17.3°C, соленость, соответственно, уменьшалась с 21.5 до 18.6 psu. Толщина градиентного слоя по направлению к берегу уменьшалась от 10 до 2 м, и его нижняя граница, практически упиралась в дно. Перепад температуры в термогалоклине составлял от 8 до 5°C, солености – 5–6 psu. Подстилающий придонный квазиоднородный слой в соответствии с уклоном дна утончался по направлению к берегу от 4.5 до 0.5 м.

Полученные данные позволяют, следуя ранее предложенной классификации [12], характеризовать высокоградиентную зону в юго-восточной части Онежского залива как **прибрежный структурный фронт**, который в летний период носит квазистационарный характер.

18 июня личинки сельди не были отмечены в центральной области Онежского залива (рис. 2). В прилежащей к устью р. Онега части залива их

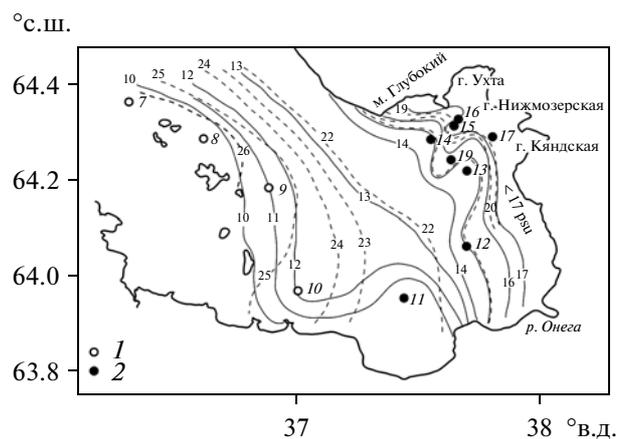


Рис. 2. Распределение поверхностной температуры (°C, сплошная линия), поверхностной солености (psu, пунктирная линия) в Онежском заливе по данным съемки 18.06.2012 г. Точками обозначено положение станций с отбором ихтиопланктона; 1 – станции, на которых личинки сельди отсутствовали; 2 – станции, на которых пойманы личинки.

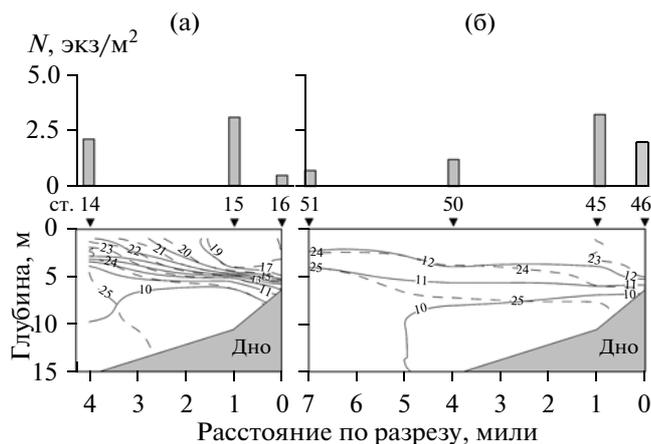


Рис. 3. Распределение температуры, °С (сплошная линия), солёности, psu (пунктирная линия) и численности личинок сельди, N , экз/м² (диаграмма) на разрезе в губе Ухта 18.06.2012 г. (а) и 24.06.2012 г. (б).

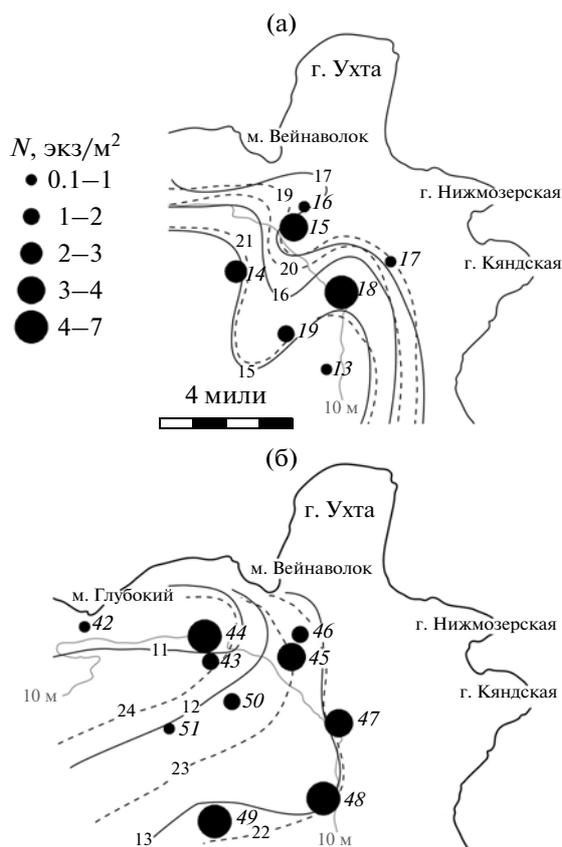


Рис. 4. Распределение поверхностной температуры, °С (сплошная линия), солёности, psu (пунктирная линия) и численности личинок сельди, N , экз/м² (черный кружок) в губе Ухта 18.06.2012 г. (а) и 24.06.2012 г. (б). Номера станций выделены курсивом.

количество было невелико и варьировало между 0.1 и 0.6 экз/м². Хорошо выраженные скопления личинок сельди были приурочены к району губы Ухта в кутовой части Онежского залива (рис. 2, 4).

Максимальные значения численности личинок (3.2 и 4.4 экз/м²) были отмечены на станциях 15 и 18, расположенных над изобатой 10–12 м в зоне фронтального раздела на границе между стратифицированными и перемешанными прибрежными водами (рис. 3, 4). На других станциях количество личинок заметно уменьшалось, и составляло от 0.5 до 2.1 экз/м², но в целом было выше, чем в открытых водах залива. Расчет коэффициента K по этим данным дает величину 0.5, что указывает на относительно невысокую степень агрегированности личинок. Практически все выловленные личинки сельди еще не перешли к экзогенному типу питания и имели отчетливо выраженный желточный мешок.

Повторная съемка юго-восточной части Онежского залива 24 июня 2012 г. выявила совершенно иную гидрофизическую ситуацию (рис. 4б). Адвекция с запада, из центральной части Онежского залива в прибрежную зону в районе губы Ухта холодных (10–11°C) и соленых (22–24 psu) вод привела не только к понижению поверхностной температуры на 3–5°C по сравнению с предыдущей съемкой, но и к перемещению вдоль берега выявленного ранее фронтального раздела примерно на 8 миль к востоку на траверз м. Вейнаволок. При этом более теплые и рассрешенные воды оказались “зажатыми” между зоной береговой осушки и изобатой 5 м. Характер вертикальной стратификации водной толщи на разрезе через прибрежную зону (станции 51–50–45–46, аналог разреза станции 14–15–16) показан на рис. 3б. Поверхностный квазиоднородный слой, также как и на разрезе от 18 июня расширялся в направлении к берегу от 2.5 до 4.5 м; температура в нем незначительно повышалась с 12.0 до 12.6°C, а солёность понижалась с 23.7 до 22.7 psu. Следует отметить существенно меньший перепад поверхностной солёности по сравнению с первой съемкой, когда он превосходил 3.0 psu. Уменьшение толщины градиентного слоя в направлении к берегу было также выражено в меньшей степени (от 6.5 до 3 м). Перепады свойств на вертикальных границах градиентного слоя уменьшались по сравнению с первой съемкой. Подстилающий придонный квазиоднородный слой утончался по разрезу с 7 до 1 м. Температура в нем, в отличие от предыдущей съемки, слабо уменьшалась в направлении к берегу с 10.4 до 9.5°C, а солёность, также как и ранее, падала с 25.4 до 24.8 psu (рис. 3б). Все эти особенности гидрофизической структуры подтверждают перемещение к берегу фронтального раздела в 6-дневный период между съемками.

Среднее количество личинок сельди в районе губы Ухта, по сравнению с предшествующими на-

блюдениями, изменилась мало (табл. 2). Повышенные значения их численности (3.2–4.7 экз/м²), зафиксированные на станциях 44, 45 и 47–49 на глубинами 10–13 м, были также приурочены к зоне фронтального раздела (рис. 36, 46). На других станциях количество личинок не превышало 1.9 экз/м². Коэффициент агрегированности K уменьшился до 0.36, что свидетельствует о происшедшем рассеивании личинок сельди в пределах исследуемого района. У большинства личинок, пойманных в этот период работ, также как и ранее присутствовал желточный мешок.

Кандалакшский залив. В устьевой части Кандалакшского залива работы проводились в губе Чупа и на прилегающей к ней акватории. В период первой съемки 19–20 июня 2012 г. поверхностный слой в прибрежной зоне в районе эстуарной системы Чупа–Кереть был занят водами с температурой более 13°C и соленостью до 24 psu (рис. 5а). Максимальный перепад солености в поверхностном слое внутри губы на обследованном 6-мильном участке составлял 1.3 psu. Соответствующие изменения температура поверхностных вод также были незначительными – от 13.3 до 12.8°C. Особенности вертикальной стратификации вод в губе Чупа в период проведения съемки 19–20 июня представлены на рис. 6а.

Поверхностный квазиоднородный слой, утолщался от 1 м на входе в губу со стороны залива (станции 32 и 26) до 2–2.5 м у о. Олений в южном мелководном проливе (станции 27 и 28). В глубокой протоке Оленья Салма (ст. 30) его толщина доходила до 3 м. Градиентный слой, занимал практически всю толщу вод на входе в губу (ст. 32), и в соответствии с донным рельефом постепенно утончался на подходе к о. Олений, и вновь расширялся в проливе Оленья Салма. Область максимальных градиентов гидрофизических параметров в пределах градиентного слоя лежала в диапазоне глубин 6–13 м на акватории губы вплоть до о. Олений и резко поднималась до 1–7 м в проливе Оленья Салма. Максимальные значения температурного градиента достигали 1.2–1.4°C/м. При этом перепады солености в халоклине увеличивались от входа в губу к ее куту с 1.0 до 3.4 psu, что отражает нарастающее распреснение поверхностного слоя по мере приближения к источникам речных вод.

Максимальная численность личинок (20.9 экз/м²) была отмечена на ст. 27, выполненной над островным склоном о. Олений (рис. 5а, 6а). По мере удаления от острова как к устью, так и в куттовую часть губы количество личинок уменьшается до 7–8 экз/м² (на станциях 29 и 26) и 2.3–3.4 экз/м² (на станциях 32 и 30), соответственно. Большинство из пойманных личинок сельди имело полностью резорбированный желточный мешок, что служит свидетельством их перехода к фазе экзогенного питания. Коэффициент агре-

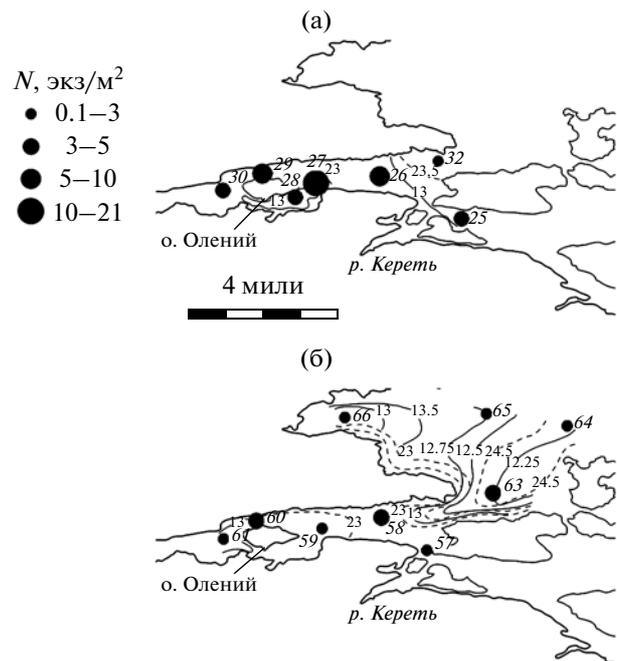


Рис. 5. Распределение поверхностной температуры, °С (сплошная линия), солености, psu (пунктирная линия) и численности личинок сельди, N , экз/м² (черный кружок) в губе Чупа 19.06.2012 г. (а) и 25.06.2012 г. (б). Номера станций выделены курсивом.

гированности личинок в это время в районе губы Чупа был равен 0.37.

Суточные изменения вертикального распределения личинок показаны на рис. 7. Их концентрация в поверхностном слое 0–8 м, независимо от времени суток, была незначительна и не превышала 0.2 экз/м³. Основная часть личинок сельди была поймана в пределах градиентного слоя непосредственно под зоной максимальных градиентов гидрофизических свойств на глубинах 11–17 м. Здесь их концентрация достигала 1–3 экз/м³. Приуроченность максимальных концентраций личинок к этой части водной толщи сохранялась в разное время суток и в независимости от фазы прилива. В ловах глубже 20 м, отобранных в 17.30 и в 21.30, концентрация личинок не превышала 0.5 экз/м³.

При повторной съемке 25 июня 2012 г. в поверхностном слое отмечен “надвиг” в губу Чупа относительно более холодных (12.3–12.7°C) и соленых (24.3–24.6 psu) вод из открытых районов Кандалакшского залива (рис. 5б). В отличие от предыдущей съемки, температура поверхностных вод на входе в губу уменьшилась до 12.3°C, оставаясь практически без изменений во внутренних частях губы. При этом максимальный перепад поверхностной солености в губе изменился незначительно – до 1.6 psu.

Особенности вертикальной стратификации вод в губе Чупа во время повторной съемки иссле-

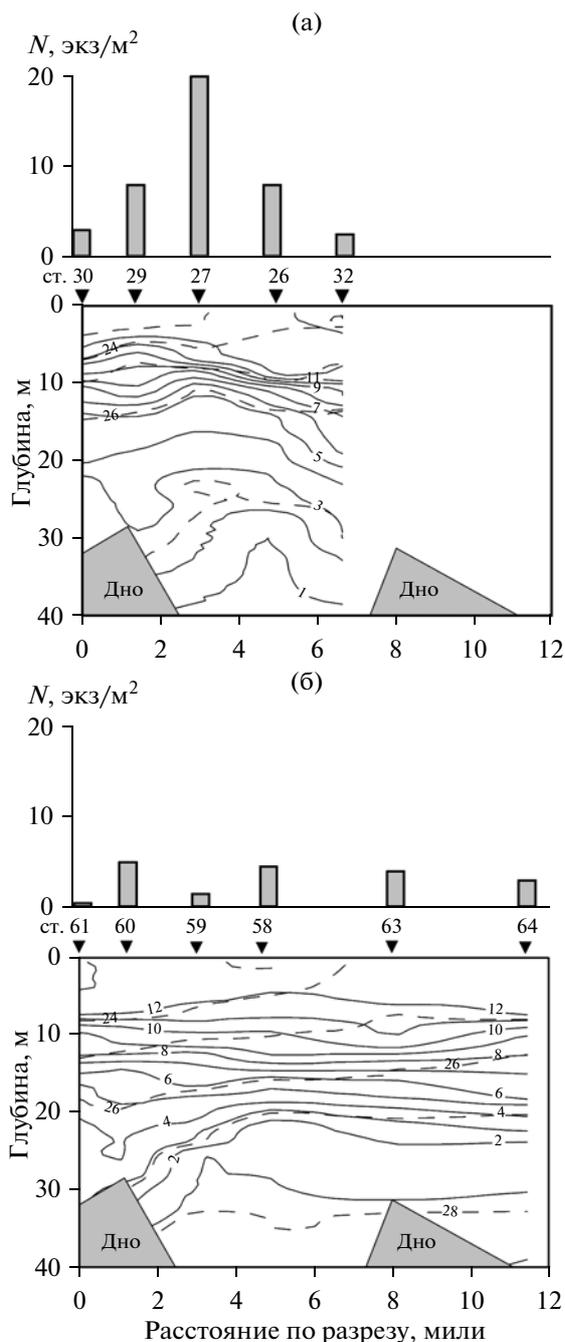


Рис. 6. Распределение температуры, °С (сплошная линия), солёности, psu (пунктирная линия) и численности личинок сельди, N , экз/м² (диаграмма) на разрезе в губе Чупа 19.06.2012 г. (а) и 25.06.2012 г. (б).

дованы на разрезе протяженностью более 8 миль (рис. 6б). Поверхностный квазиоднородный слой на входе в губу достигал толщины 6 м (ст. 63), во внешней части губы на ст. 58 он не был выражен, во внутренних областях губы он вновь формировался утолщаясь до 7.0 м непосредственно за о. Олений (ст. 61). Толщина градиентного слоя по разрезу варьировала от 20 до 23 м, при этом над

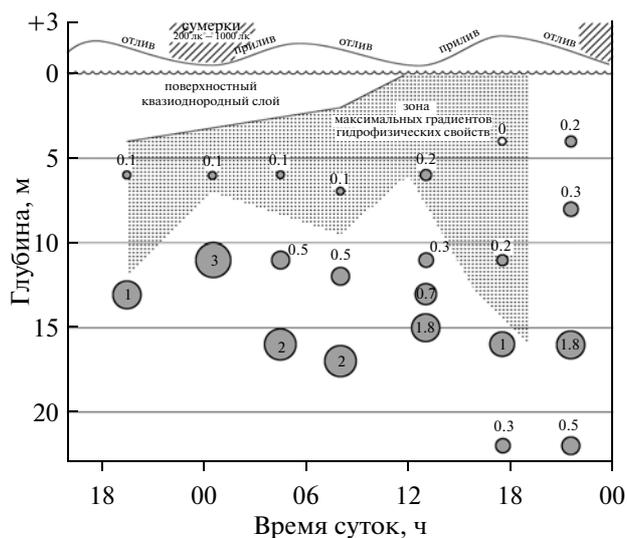


Рис. 7. Вертикальное распределение личинок в разное время суток на ст. 31 в губе Чупа 19–20.06.2012 г. Цифры, ассоциированные с кружками – концентрация личинок в экз/м³.

внешней котловиной (ст. 58) он выходил на поверхность, а на островном пороге (ст. 60) касался дна. Перепады значений термохалинных характеристик на его вертикальных границах на входе в губу уменьшились, по сравнению с предыдущей съемкой, в то время как в области внешней котловины они практически оставались неизменными. У о. Олений на глубинах от 6 до 13 м отмечались максимальные градиенты свойств – 0.7°C/м для температуры и 0.3 psu/м для солёности, которые, однако, оказались практически вдвое меньшими по сравнению с предыдущей съемкой. Таким образом, основным отличием стратификации вод в районе губы Чупа во время второй съемки были более “размытые” вертикальные градиенты свойств.

Во время повторной ихтиопланктонной съемки, выполненной в районе г. Чупа через 4 дня, численность личинок, в целом, заметно снизилась (0.4–4.9 экз/м²), они были распределены по акватории существенно более равномерно (рис. 5б, 6б). Очевидное увеличение численности личинок внутри губы не было обнаружено, а у острова Олений (ст. 59), где ранее была отмечена максимальная численность, она упала почти в 10 раз – до 1.5 экз/м². Равномерность распределения личинок сельди по акватории 26 июня подтверждается и значением коэффициента агрегированности K , который снизился до 0.24.

В кутовой части Кандалакшского залива была обследована губа Княжая с прилегающей к ней акваторией (рис. 1). Распределение поверхностной солёности в период проведения первой съемки 21 июня 2012 г. представлено на рис. 8. Оно свидетельствует об интенсивном взаимодействии

пресных и морских вод на входе в губу, что проявляется в резком обострении горизонтальных градиентов в этой области.

Специфика условий в районе губы Княжая определяется мощным потоком пресных вод, сбрасываемых через боковые створы ГЭС. При этом поверхностная соленость изменялась примерно с 10 psu в губе до ~22 psu на удалении 5 миль от берега (рис. 8а). Следует отметить, что в 1 миле от входного створа внутрь губы на поверхности была “точечно” зафиксирована соленость около 19 psu (ст. 40). Подобные значения наблюдались лишь на прилегающей акватории залива на расстоянии более 2 миль от губы. У входа в губу (ст. 39) соленость составляла менее 10 psu. Температура поверхностных вод на всей акватории варьировала незначительно и находилась в пределах 10.2–10.8°C. Пониженная соленость в поверхностном слое обусловила существование на входе в губу высокоградиентной зоны с перепадом солености в 8 psu на расстоянии 1.2 мили (рис. 8а).

Характер вертикальной стратификации вод в районе губы Княжая 21–22 июня представлен на рис. 9а. Поверхностный квазиоднородный слой имел толщину ~6 м на прилегающей акватории (станции 36, 35) и утончался до 2 м в губе (станции 39, 40) (рис. 9а). Толщина нижележащего градиентного слоя вне пределов губы варьировала от 17 до 29 м (станции 35–38). В самой губе градиентный слой занимал всю толщу вод, распространяясь до дна (20–22 м). Зона максимальных вертикальных градиентов в открытых водах была приурочена к глубинам от 6 до 13–17 м и сужалась до 3 м в губе (ст. 38, 39). На прилегающей акватории перепады температуры и солености в градиентном слое составляли 1–4°C и 3.8–5 psu, соответственно. При этом в губе они достигали 2–5°C и 6–12 psu. На ст. 39 в пределах градиентного слоя отмечалась вертикальная инверсия по температуре (до –1.7°C) и максимальный вертикальный градиент солености 3.5 psu/м в слое 2–6 м (рис. 9а).

В период проведения съемки 21 июня максимальная численность личинок (314–439 экз/м²) была отмечена у входа в губу на станциях 39, 40 в области обостренных горизонтальных и вертикальных градиентов солености, маркирующих фронтальную зону (рис. 8а, 9а). По мере удаления от губы в открытые воды, численность личинок сельди заметно снижалась и примерно в 4 милях от входа в губу была на порядок меньше (37 экз/м²). Коэффициент агрегированности личинок *K* в этот период был наибольшим по сравнению со всеми обследованными районами – 0.76.

Выполненная 21–22 июня суточная станция (ст. 41) показала, что в поверхностном квазиоднородном распресненном слое личинки сельди практически не встречались (рис. 10). На нижележащих горизонтах наблюдалась слабая тенденция изменения вертикального распределения личи-

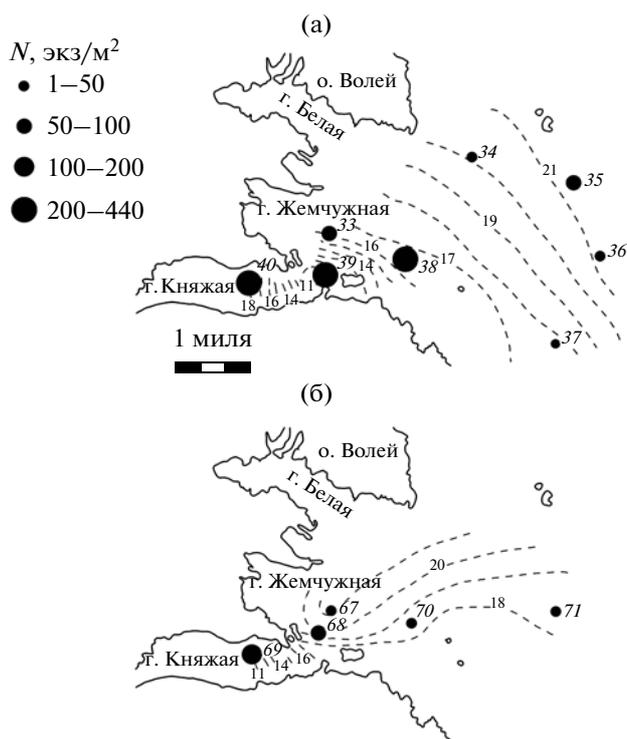


Рис. 8. Распределение поверхностной солености, psu (пунктирная линия) и численности личинок сельди, *N*, экз/м² (черный кружок) на акватории у губы Княжая 21.06.2012 г. (а) и 26.06.2012 г. (б). Номера станций выделены курсивом.

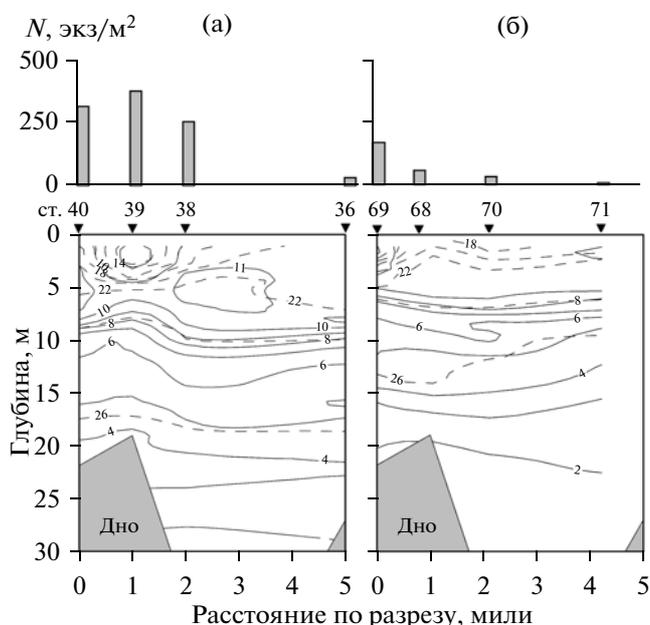


Рис. 9. Распределение температуры, °C (сплошная линия), солености, psu (пунктирная линия) и численности личинок сельди, *N*, экз/м² (диаграмма) на разрезе в районе губы Княжая 21.06.2012 г. (а) и 26.06.2012 г. (б).

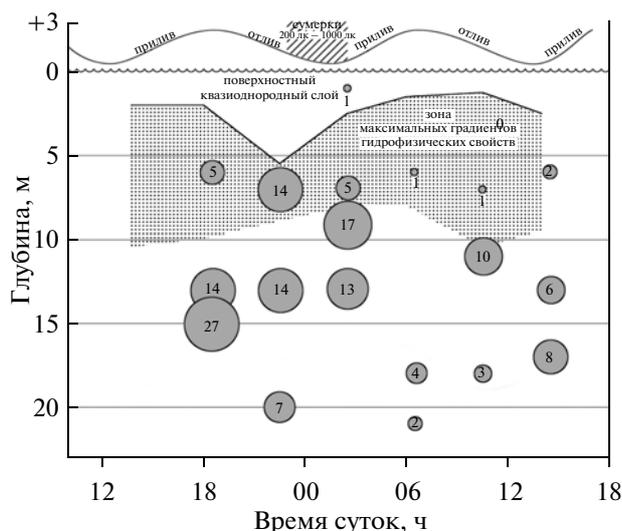


Рис. 10. Вертикальное распределение личинок в разное время суток на ст. 41 в районе губы Княжая. Цифры, ассоциированные с кружками — концентрация личинок в экз/м³.

нок в зависимости от времени суток. В сумеречное время с 21.30 до 3.00 высокая численность личинок (14–17 экз/м³) была отмечена в зоне максимальных вертикальных градиентов на глубинах 6–9 м (рис. 10). В светлое время суток численность здесь снижалась до 1–5 экз/м³. Глубже, на горизонтах 11–15 м, число пойманных личинок в светлое и темное время суток изменялось мало и составляло, соответственно, 13–14 экз/м³ и 6–27 экз/м³.

Спустя четыре дня — 26 июня, в районе губы Княжая, также как и в губе Чупа, была отмечена трансгрессия в поверхностном слое более холодных и соленых вод из открытых районов Кандакшского залива (рис. 86). Это привело к динамическому подпору пресных вод, выходящих из губы и сдвигу поверхностной фронтальной зоны вглубь губы более, чем на 1 милю. При этом перепад солености у выхода из губы достиг 9 psu; температура поверхностных вод возросла с 8.6°C до 10°C (станции 69, 68). Поверхностный квазиоднородный слой формировался лишь у входа в губу в пределах фронтальной зоны (ст. 68), где его толщина едва достигала 1 м и возрастала до 2 м в самой губе (рис. 96). Нижележащий градиентный слой менял толщину от 32 м на удалении более 4-х миль от берега до 20 м у входа в губу. Зона максимальных градиентов залегала от поверхности моря до глубины 10 м на прилегающей акватории (станции 70, 71), на входе в губу утончалась до 2 м. В самой губе она находилась в интервале глубин 2–18 м (ст. 69). Так же как и во время первой съемки у входа в губу в наиболее острой части градиентного слоя отмечались и вертикальная инверсия по температуре (до –0.28°C) и максимальный вертикальный градиент солености 1.35 psu/м (ст. 68). Сле-

дует отметить, что по сравнению с предыдущей съемкой, перепады температуры и солености по вертикали в пределах наиболее острой части градиентного слоя существенно возросли. На прилегающей акватории они составили 3.6–5.5°C и до 7.7–8.5 psu, в самой губе — 6.3°C и 15 psu. У дна температура и соленость в губе и за ее пределами мало различались и составляли 0.5–0.8°C и 27.4–28.1 psu.

Численность личинок сельди в районе губы Княжая 26 июня по сравнению с предыдущей съемкой уменьшилась в несколько раз до значений 10–50 экз/м². Существенно, что при этом максимальная численность (176 экз/м²) была также зафиксирована в пределах фронтальной зоны у входа в губу (ст. 69; рис. 86, 96). Коэффициент агрегированности *K* личинок на акватории снизился до 0.46.

ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние исследования ихтиопланктона Белого моря свидетельствуют, что распределение личинок весеннерестующей малоопозвоноквой сельди характеризуется выраженной мезомасштабной неоднородностью [8]. Согласно этим данным, в разных заливах Белого моря выделяются пространственно разобщенные области повышенных концентраций личинок, приуроченные к губам, где происходит массовый нерест сельди. При этом в открытых водах самих заливов и Бассейна личинки встречаются в значительно меньших количествах. Численность личинок сельди может существенно различаться, как в разных районах нереста в один и тот же период года, так и в конкретном нерестовом районе в разные годы.

Наши наблюдения также показали существенные различия в численности личинок сельди в трех обследованных нерестовых районах Белого моря (губы Ухта, Чупа и Княжая) в последней декаде июня 2012 г. При этом в пределах каждого из районов отмечена выраженная в разной степени пятнистость количественного распределения личинок. Численность личинок на станциях, расположенных на расстоянии 1–3 мили друг от друга часто различалась в несколько раз, а в ряде случаев (станции 15 и 16 в Онежском заливе, станции 38 и 35 в губе Княжая), различия достигали порядка величин. Сходные данные приведены в работе Парухиной [13], согласно которым концентрация личинок сельди на соседних станциях в кутовой части губы Чупа различалась в 5–400 раз. Причины таких различий до настоящего времени не имели объяснений.

Анализ наших данных о распределении личинок сельди на фоне мелкомасштабных особенностей гидрофизической структуры вод в каждом из обследованных районов свидетельствует о том, что образование скоплений личинок сельди тесно связано с областями повышенных градиентов

гидрофизических свойств среды. Формирование этих высокоградиентных областей — прибрежных структурных фронтальных зон, происходит, главным образом, под влиянием речного стока, ветрового нагона вод, особенностей рельефа дна, береговой орографии и прилива. В районах губ Ухта и Княжая прибрежные фронтальные зоны были хорошо выражены (рис. 4, 8) на протяжении всего периода наблюдений. Здесь общее распределение личинок характеризовалось относительно высокой степенью агрегированности (значения K составляли для Ухты 0.36 и 0.50, для Княжой 0.46 и 0.76), а их скопления в градиентных областях были более выражены и устойчивы во времени. Следует отметить, что самые высокие значения K были отмечены в районе губы Княжая в ситуации, когда наблюдались и максимальные градиенты солености в поверхностном фронте на входе в губу — 9 psu/милю. В губе Чупа при отсутствии прибрежной фронтальной зоны, мелкомасштабная пространственная неоднородность распределения личинок была менее выражена (значения K составляли 0.36 и 0.26). Выявленная относительно более высокая численность личинок у о. Олений в губе Чупа (ст. 27, рис. 6а) была, вероятно связана с короткоживущей локальной вихревой структурой, ассоциированной с островным поднятием. Уже спустя 4 суток нами было отмечено рассеивание личинок по акватории губы и/или их вынос в открытые воды залива.

Важная роль фронтальных зон в формировании скоплений личинок разных видов пелагических рыб и их развитии показана в ряде работ [32, 33]. Илс и Синклер [28] рассматривали гидрофизические процессы, ассоциированные с фронтальными зонами, как один из эффективных механизмов удержания личинок от рассеивания в пространстве и поддержания, таким образом, дискретности районов “ясельного развития” популяции. Они выдвинули гипотезу о существовании так называемых “retention area” (областей удержания личинок морских рыб), понимая под этим естественные районы со специфическими океанографическими условиями. Именно особенности гидрофизического режима в подобных районах и наличие барьерных фронтальных зон в значительной степени определяют выживаемость, темпы роста и смертность личинок рыб и, в конечном итоге, устойчивость их популяций на длинных временных отрезках. Это определяется следующими основными причинами. Во-первых, фронтальные зоны способствуют локализации личинок и препятствуют их выносу в прилегающие к нерестилищам открытые воды, имеющие иные свойства, что, по мнению [37], является одной из основных причин смертности на ранних стадиях онтогенеза рыб. Во-вторых, с фронтальными зонами, как правило, ассоциируются повышенные концентрации зоопланктона, то есть создаются благоприятные усло-

вия для питания и роста личинок [20, 24, 29]. Некоторые авторы предполагают, что интенсивная динамика вод во фронтальных зонах увеличивает вероятность встречи личинок с пищевыми объектами [31]. При этом время существования скопленных личинок в «областях удержания» ограничено и зависит, как от изменений локальных условий, генерирующих фронтальные зоны, так и от возрастания активности личинок по мере роста. Развиваясь, личинки приобретают способность к активным горизонтальным перемещениям и могут мигрировать в районы дальнейшего нагула и роста. При этом с возрастом они становятся менее чувствительными к изменениям внешних условий, что определяет их выживаемость при покидании “ясельного” биотопа.

В целом, полученные нами результаты, четко указывающие на связь распределения личинок беломорской сельди с прибрежными биотопами, ядром которых являются структурные прибрежные фронты, согласуются с изложенными выше гипотезами и данными из других морских регионов. Существенные различия состоят в масштабах, на которых проявляется регулирующая роль фронтальных процессов в распределении ихтиопланктона. В представленном выше классическом понимании площадь “областей удержания” может составлять десятки и сотни тысяч км², в то время как в Белом море пространственный масштаб таких областей по нашим данным существенно меньше (десятки км²). Таким образом, наши исследования устанавливают высокую роль гидрофизических процессов малого масштаба в функционировании морских экосистем и популяционных циклах массовых видов рыб.

Для объяснения механизмов удержания личинок морских пелагических рыб в ограниченных прибрежных биотопах, существует также гипотеза “селективного переноса”. Согласно этой гипотезе в эстуарных районах для удержания на определенной акватории личинки рыб используют приливно-отливные течения [23, 26, 34, 38]. Личинки совершают вертикальные миграции, синхронизированные с приливно-отливным циклом, поднимаясь в верхние слои воды во время прилива и опускаясь в нижние — во время отлива, что позволяет им постоянно удерживаться в прибрежной зоне [25, 36, 39]. Для Белого моря описан еще один механизм, обеспечивающий устойчивое существование скоплений личинок сельди в эстуарных районах (губах) и связанный с системой двухслойной циркуляции вод [7]. Этот механизм предполагает существенную роль трофического фактора. Личинки сельди, совершая вертикальные миграции вслед за перемещениями кормовых организмов в пределах верхнего 12-метрового слоя воды, последовательно попадают под воздействие разнонаправленных потоков — поверхностного стокового течения (от берега) и глубинного ком-

пенсационного противотечения (к берегу). Это способствует удержанию личинок в прибрежных районах вблизи нерестилищ и замедлению их выноса в открытое море.

Проведенные нами наблюдения за суточной динамикой вертикального распределения личинок беломорской сельди в губах Чупа и Княжая не показали зависимости между приливно-отливными циклами и вертикальными перемещениями личинок (рис. 7, 10). Прежде всего, личинки сельди практически отсутствовали в поверхностном квазиоднородном слое, где действует стоковое течение. Основная их масса, как во время прилива, так и во время отлива, была сосредоточена на глубинах 10–17 м непосредственно под зоной максимальных вертикальных градиентов солености и температуры, и не совершала при этом заметных вертикальных миграций. Постоянное пребывание личинок глубже зоны максимальных вертикальных градиентов гидрофизических свойств может быть объяснено тем, что они находят здесь сочетание условий, наиболее благоприятных для существования. Следует отметить, что в экспериментах, сделанных ранее с личинками близкого вида — тихоокеанской сельди было показано, что они избегают поверхностного слоя с пониженной соленостью и галоклина, предпочитая подстилающие воды [30]. Полученные нами результаты свидетельствуют также о том, что механизм удержания личинок сельди в эстуариях (губах), предложенный в работе [7], не имеет универсального характера для Белого моря.

Проведенные исследования распределения личинок беломорской сельди в связи с мелкомасштабной изменчивостью гидрофизических параметров среды позволяют предположить, что существование локальных скоплений личинок в районах нереста, определяется, главным образом, наличием прибрежных структурных фронтов. В тех районах, где фронтальные структуры хорошо выражены и устойчивы во времени (в нашем случае это губы Ухта и Княжая), условия для роста и развития личинок более благоприятны и шансы на их выживание и достижение стадии мальков выше. Если по тем или иным причинам в период массового выклева личинок из икры формирование фронтов как областей удержания не происходит (например, губа Чупа), вероятность выноса вылупившихся личинок в неблагоприятные для обитания открытые районы моря увеличивается и повышается их смертность. С этой точки зрения, наличие необходимого комплекса океанографических условий может быть одной из причин приуроченности нереста к определенным губам и заливам, многообразие которых в Белом море способствует поддержанию численности популяции сельди и ее устойчивости на продолжительных временных отрезках.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-05-00491_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аверинцев С.В.* Сельди Белого моря // Тр. Науч. ин-та рыб. хоз-ва. 1927. Т. 2. Вып. 1. С. 51–66.
2. *Алтухов К.А., Ерастова В.М.* Сравнительная характеристика биологических показателей сельди мелкой расы Кандалакшского и Онежского заливов // Исследования фауны морей. Т. 16 (24). Биология беломорской сельди. Л.: Наука, 1975. С. 26–37.
3. *Андреева А.П., Семенова А.В., Карнов А.К.* Некоторые подходы к вопросу расовой подразделенности беломорской сельди (*Clupea pallasii maris-albi* Berg) // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 39–42.
4. *Артемова К.Ф.* Об элементарных популяциях беломорской сельди // Исследования фауны морей. 1975. Т. 16 (24). Биология беломорской сельди. Л.: Наука, 1975. С. 38–52.
5. *Вильсон А.П.* Биология и промысел сельди Кандалакшского залива // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 103–116.
6. *Дмитриев Н.А.* Биология и промысел сельди в Белом море. М.: Пищепромиздат, 1946. 88 с.
7. *Евсеев С.А., Мишин А.В., Кожеурова Г.Л.* О пространственном распределении личинок беломорской сельди (*Clupea pallasii marisalbi*) в эстуариях Кандалакшского залива Белого моря // Вопр. ихтиол. 2009. Т. 49. № 6. С. 842–847.
8. *Евсеев С.А., Мишин А.В.* О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* // Вопр. ихтиол. 2011. Т. 51. № 6. С. 809–821.
9. *Марти Ю.Ю.* Семейство сельдевых — Clupeidae // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л.: Изд-во ПИНРО, 1952. С. 42–75.
10. *Мухомедияров Ф.Б.* О динамике и структуре локальных популяций сельдей в заливах Белого моря // Исследования фауны морей. Биология беломорской сельди. Л.: Наука, 1975. Т. 16. № 24. С. 38–52.
11. *Паленичко З.Г.* Итоги комплексных исследований в Онежском заливе Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 15–43.
12. *Пантюлин А.Н.* Динамика, структура и водные массы // Система Белого моря. Т. II. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. М.: Научный мир, 2012. С. 309–379.
13. *Парухина Л.В.* Состав и распределение весеннего ихтиопланктона в прибрежной части Белого моря в 2002 г. // Матер. отчет. сессии СевПИНРО по итогам НИР 2001–2002 гг. Архангельск: СевПИНРО, 2003. С. 42–56.
14. *Рабинерсон А.И.* О мелкой расе беломорской сельди // Тр. НИИ по изучению Севера. 1925. Вып. 25. 146 с.
15. *Рабинерсон А.И.* Материалы по исследованию беломорской сельди // Изв. Отд. прикл. ихтиологии. 1928. Т. VIII. С. 99–135.
16. *Семенова А.В., Андреева А.П., Карнов А.К. и др.* Генетическая изменчивость сельдей рода *Clupea* Белого

- моря // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 207–217.
17. Семенова А.В., Андреева А.П., Карнов А.К., Нови-ков Г.Г. Анализ аллозимной изменчивости у сель-дей *Clupea pallasii* Белого и Баренцева морей // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 354–371.
 18. Тамбовцев В.М. Сельди Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и оке-анографии. 1962. Вып. 14. С. 95–114.
 19. Тамбовцев В.М. Особенности распределения, раз-множения и состояния запаса мелкой кандалакш-ской сельди // Исследования фауны морей. Т. 16 (24). Биология беломорской сельди. Л.: Наука, 1975. С. 5–25.
 20. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др. Структура зоопланктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Обь // Океано-логия. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
 21. Blaxter J.H.S., Hempel G. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.) // J. cons. perm. mt. Explor. Met. 1963. V. 28(2). P. 211–240.
 22. Cushing, D.H. The natural regulation of fish popula-tions // Sea fisheries research. F. R. Harden-Jones (F.R.). New York.: John Wiley and Sons, 1974. P. 399–412.
 23. Epifanio C.E. Transport of invertebrate larvae between estuaries and the continental shelf // Amer. Fish Soc. Symp. 1988. V. 3. P. 104–114.
 24. Flint M.V., Sukhanova I.A., Kopylov A.I. et al. Plankton distribution associated with frontal zones in the vicinity of the Pribilof Islands // Deep-Sea Res. II. 2002. V. 49. № 26. P. 6069–6093.
 25. Forward R.B. Jr., Swanson J., Tankersely R.A., Welch J.M. Endogenous swimming rhythms of blue crab, *Callinectes sapidus*, megalopae: effects of offshore and estu-arine cues // Mar. Biol. 1997. V. 127. P. 621–628.
 26. Graham J.J. Retention of larval herring within Sheep-scot Estuary of Maine // Fish. Bull. U.S. 1972. V. 70. P. 299–305.
 27. Hjort 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: P. 1–228.
 28. Iles T.D., Sinkler M. Atlantic herring: Stock discreteness and abundance // Science. 1982. V. 215. P. 627–633.
 29. Laprise R., Pepin P. Factors influencing the spatio-tem-poral occurrence of fish eggs and larvae in a northern, physically dynamic coastal environment // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 122. P. 73–92
 30. Lougee L.A., Bollens S.M., Avent S.R. The effect of ha-loclines on the vertical distribution and migration of zooplankton // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. V. 278. P. 111–134.
 31. MacKenzie B.R., Miller J.T., Cyr S., Leggett W.C. Evi-dence for a dom-shaped relationship between turbule-bce and larval fish ingestion rates // Limnol. Oceanogr. 1994. V. 39. № 8. P. 1790–1799.
 32. Munk P., Larsson Per O., Danielssen D.S., Moksness E. Variability in frontal zone formation and distribution of gadoid fish larvae at the shelf break of the northeastern North Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1999. V. 177. P. 221–233.
 33. Richrdson K., Heath M.R., Pihl N.J. Studies of a larval herring (*Clupea harengus* L.) patch in the Buchan area. I. The distribution in relation to hydrographic features // Dana. 1986. V. 6. P. 1–10
 34. Rowe P.M., Epifanio C.E. Tidal stream transport of weakfish larvae in Delaware Bay, USA // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1994. V. 110. P. 105–114.
 35. Stabeno P.J., Schumacher J.D., Bailey K.M. et al. Observed patches of walleye Pollock eggs and larvae in Shelikof Strait, Alaska: their characteristics, formation and persistence // Fish. Oceanogr. 1996. V. 5. № 1. P. 81–91.
 36. Stephenson R.L., Power M.J. Semidiel vertical move-ments in Atlantic herring *Clupea harengus* larvae: a mechanism for larval retention? // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1988. V. 50. P. 3–11.
 37. Stevenson J.C. Distribution and Survival of Herring Larvae (*Clupea pallasii* Valenciennes) in British Colum-bia Waters // J. of the Fisheries Res. Board of Canada. 1962. V. 19. № 5. P. 735–810.
 38. Weinstein M.P., Weiss S.L., Hodson R.G., Gerr L.R. Retention of three taxa of postlarval fishes in an intens-ively flushed tidal estuary, Cape Fear River // Fish. Bull. U.S. 1980. V. 78. P. 419–436.
 39. Zeng C., Naylor E. Endogenous tidal rhythms of verti-cal migration in field collected zoea_1 larvae of the shore crab *Carcinus maenas*: implications for ebb tide offshore dis-persal // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. V. 132. P. 71–82.

Small-Scale Distribution of the White Sea Herring Larvae (*Clupea pallasii marsalbi*) in Relation to Hydrophysical Features

S. G. Kobylansky, A. V. Drits, A. V. Mishin, S. G. Poyarkov, V. V. Kremenetsky, S. A. Evseenko, M. V. Flint

The small-scale quantitative distribution of herring larvae and corresponding hydrophysical structure were investigated in three spawning areas of the White Sea in Onega Bay (Uchta inlet) and Kandalaksha Gulf (Chupa and Knyazhaya inlets) in June 2012. The mean number of herring larvae varied from 1.8 to 2.5 ind/m² in Uchta inlet, from 2.8 to 7.1 ind/m² in Chupa inlet and from 59.6 to 162.9 ind/m² in Knyazhaya inlet. Strongly pronounced association of herring larvae with coastal areas where hydrophysical fronts play a key role was found. The role of frontal zones in retention of herring larvae in favorable habitats and preventing their spreading was revealed. Spatial scale of larvae retention areas in the Wight Sea coastal zone can be esti-mated as fist tens of km².