Санкт-Петербургский Государственный университет

Смирнова Ксения Александровна

**Питание беломорской сельди *(Clupea pallasii marisalbi*) в Кандалакшском заливе Белого моря в летний период**

Выпускная квалификационная работа

По направлению подготовки биология

основная образовательная программа бакалавриата

Работа выполнена на кафедре ихтиологии и гидробиологии СПбГУ

(зав. каф. – д.б.н., проф. Николай Владимирович Максимович)

Научный руководитель: к.б.н. Лайус Дмитрий Людвигович

Санкт-Петербург

2019

Оглавление

[Введение 3](#_Toc9631885)

[Обзор литературы 3](#_Toc9631886)

[Физические условия обитания живых организмов в Белом море 3](#_Toc9631887)

[Характеристика зоопланктона 5](#_Toc9631888)

[Общая характеристика планктона открытых и прибрежных вод 5](#_Toc9631889)

[Биология видов планктона, играющих важную роль в питании сельди 7](#_Toc9631890)

[Биология сельди 8](#_Toc9631891)

[Систематика, распространение и образ жизни 8](#_Toc9631892)

[Размножение 11](#_Toc9631893)

[Питание 13](#_Toc9631894)

[Материалы и методы: 25](#_Toc9631895)

[Районы и способы сбора материала 25](#_Toc9631896)

[Сельдь 25](#_Toc9631897)

[Зоопланктон 26](#_Toc9631898)

[Статистический анализ 27](#_Toc9631899)

[Результаты 27](#_Toc9631900)

[Результаты по сельди: 27](#_Toc9631901)

[Численность и соотношение разных форм зоопланктона (июнь) 29](#_Toc9631902)

[Обсуждение: 30](#_Toc9631903)

[Выводы: 33](#_Toc9631904)

[Список литературы: 33](#_Toc9631905)

# Введение

Беломорская сельдь является массовым пелагическим видом, встречающимся в Белом море и прилегающих районах Баренцева. В Кандалакшском заливе обитают две расы беломорской сельди – егорьевская и ивановская, которые отличаются размерами, темпом роста и сроками нереста. Будучи одним из немногих планктофагов Белого моря, сельдь имеет огромное значение для экосистемы, поедая зоопланктон, личинок и мальков рыб и служа пищей другим рыбам, птицам и морским млекопитающим, таким образом осуществляя передачу энергии от нижних трофических уровней к высшим и образуя, вместе с трехиглой колюшкой так называемую “осиную талию” экосистемы (Bakun, 2006).

Прибрежные сообщества Белого моря, несмотря на многолетнюю историю исследований, изучены не так хорошо, как сообщества открытого моря, при этом сельдь проводит в прибрежье довольно значительное время в летний период. В  
 этот же период в прибрежную зону подходит на нерест трехиглая колюшка, которая в холодное время года обитает в открытых частях моря (Мухмедияров, 1966). Сейчас колюшка – наиболее многочисленная рыба водоема и пищевой конкурент сельди (Лайус и др. 2013).

Целью данной работы является изучение питания сельди в Белом море в летний период. В задачи работы входит анализ содержимого желудков сельди и определение видового состава и обилия зоопланктона в местах обитания сельди.

# Обзор литературы

## Физические условия обитания живых организмов в Белом море

Белое море – одно из наиболее изученных морей нашей страны. Это внутренне море, соединяющееся с Баренцевым. Оно отличается разнообразием экологических условий и различным происхождением организмов, его населяющих. Они делятся на бореальные виды, для которых Белое море является северной границей ареала, и у которых размножение и самое интенсивное развитие происходит в теплое время года, и арктические прибрежно-шельфовые виды, размножающиеся зимой и летом уходящие из прогретой прибрежной зоны в более холодные глубины. Для них Белое море – южная граница ареала (Герасимова, Подражанская, 1985).

Белое море разделяется по гидрологическим условиям на следующие районы: Воронка, Горло, Бассейн, Кандалакшский, Двинской и Онежский заливы. Кандалакшский залив является наиболее глубоководным из них, а самой исследованной акваторией Кандалакшского залива является губа Чупа. Огромный вклад в гидрологический режим Белого моря вносит речной сток, годовой объем которого достигает до 4% от общего объема моря, что объясняет распространенность и важность эстуарных районов для всей акватории. Опресненные водные массы выходят через Горло в Баренцево море вдоль восточного берега, в то время как вдоль западного берега в Белое море поступают более соленые воды Баренцева моря. В результате их взаимодействия в Белом море выделяются три водные массы: поверхностная – опресненная и хорошо прогретая, промежуточная и придонная с температурой примерно -1,4 °С и соленостью 30‰, максимально приближенная к характеристикам воды из Баренцева моря. Зимой водные массы из Горла трансформируются в промежуточную и придонную водные массы (Паленичко, 1957).

В Кандалакшском заливе глубины достигают 351м в восточной части залива, что делает его самым глубоководным, а в губе Чупа у острова Ярославля и мыса Картеш достигает 67 и 66 м соответственно. Кутовая и средняя часть губы отделены от устьевой части порогом глубиной 14м у острова Оленьего, из-за чего в кутовую часть губы не проникают холодные глубинные воды, а относительно теплые и соленые подповерхностные воды стекают в силу своей плотности в глубоководную впадину кутовой части губы (Адров, 1970).

Гидрологический режим Кандалакшского залива отличается высокой краткосрочной изменчивостью. Геоморфологическая структура залива такова, что изменения в синоптической обстановке быстро отражаются в водной толще. Сильные ветры сгонно-нагонного характера приводят к возникновению в заливе циркуляций, вызывающих поднятие или опускание холодных глубинно-промежуточных вод. Эти процессы бывают особенно заметны в начале лета, когда стратификация водной толщи еще невелика. В августе в губе Чупа и в большинстве районов Кандалакшского залива наблюдается очень четкая стратификация вод: теплые и опресненные поверхностные воды отделяются от холодных и соленых глубинно-промежуточных вод хорошо выраженным слоем гидрологического скачка с высокими градиентами температуры и солености. Слой скачка расположен чаще всего в области 10–25 м, но нередко он выходит за эти границы. Частые изменения в положении слоя гидрологического скачка зависят в большей степени от эпизодических перемещений водных масс по вертикали. В результате таких перемещений в слое 10–25 м наблюдается наибольшая изменчивость температуры и солености по сравнению с другими слоями (Беклемишев и др., 1980).

Одна из причин повышенной продуктивности прибрежных сообществ – биогенные элементы, которые приносятся в море реками. Под действием течений происходит перераспределение биогенных элементов, их накопление и задержка в районах конвергенций течений, что приводит к скоплению здесь планктона. На большое значение в жизни Белого моря таких участков указывал В.М. Надежин (1959, 1963).

Фитопланктон и мелкий зоопланктон, скапливающиеся на таких участках становятся доступными для представителей глубоководного зоопланктона, которые на прогретые и опресненные мелководья проникнуть не могут. Это, в свою очередь, ведет к повышению здесь биомассы кормового зоопланктона, что делает такие районы наиболее удобными для питания рыб-планктофагов (Герасимова, Подражанская, 1985).

Также, в губу Чупа впадает множество рек - таких как Кереть, Чупинка, Пулоньга и др., что обеспечивает свойственную Белому морю пониженную соленость и формирует зоны смешения речных и морских вод в устьях рек, имеющие определенные размеры, структуру, сезонные и приливные миграции границ (Паленичко, 1957).

Из-за географического положения Белого моря, в нем образуется характерный световой режим. Солнце не всходит с конца декабря до начала января, с начала января до начала мая и с начала августа до конца декабря соотношение дня и ночи сбалансированно. С середины июня до начала июля длится настоящий полярный день. С начала мая до середины июня и с начала июля до начала августа – сумеречная белая ночь.

## Характеристика зоопланктона

### Общая характеристика планктона открытых и прибрежных вод

Планктонные сообщества открытых частей Белого моря и прибрежья, в целом, сходны, и динамика появления прибрежных видов сходна с той, которая наблюдается на мелководье, ночисленность видов тепловодного комплекса в открытых частях моря невелика. С ранней весны до поздней осени там преобладают четыре вида холодноводного комплекса – копеподы *Calanus glacialis, Metridia longa, Pseudocalanus sp.* и *Parasaggita elegans*, представитель щетинкочелюстных.

В летний период в открытой и прибрежной частях доминируют виды с разным происхождением, а в прочие сезоны наблюдается большое сходство. В холодные периоды года основную массу зоопланктона составляет *Pseudocalanus elongatus*, а летом он отступает от берегов и остается только в нижних слоях воды и в открытых водах. В Белом море по биомассе и по числу видов преобладают Copepoda. Из-за влияния разнообразия условий на виды, имеющие разное происхождение в разное время при разных условиях будут доминировать разные виды, но наиболее заметно это для стенобионтых видов, то есть для арктических холодолюбивых организмов пик численности будет наблюдаться в холодные годы, а для теплолюбивых бореальных – в теплые.

В прибрежье формируется специфическое планктонное сообщество преимущественно теплолюбивых форм, способных переносить некоторое опреснение. Большую их часть составляют Copepoda, которые так же массово встречаются в поверхностных слоях более открытых частей Белого моря. Также, отмечены представители отряда Cladocera, личинки моллюсков классов Gastropoda и Bivalvia, коловратки, инфузории *Helicostomella subulata*. В благоприятные для их развития годы, биомасса этих видов может иметь высокие значения на глубинах до 10м. При таких условиях роль мелководий для биопродуктивности моря возрастает во вторую половину лета по сравнению с раннелетним периодом (Бек, 1988).

В марте-апреле, в конце гидрологической зимы, при минимальной температуре воды, зоопланктон мелководий представлен холоднолюбивыми видами и их личинками – арктическими и арктическо-бореальными. Происходит размножение *Metridia longa*, *Calanus glacialis* из арктических видов, и *Pseudocalanus sp.* и *Oncea borealis.* В апреле количество животных возрастает за счет за счет появления первых личинок донных животных, начинается размножение *Oithona similis*. В мае(начало гидрологической весны) после схода льда происходит вспышка численности фитопланктона, появляются личинки Cirripedia, Cladocera, больше личинок донных животных, медузы. В июне, после прогрева воды резко возрастает разнообразие зоопланктона – из спячки на дне водоема выходит молодь копепод, зимовавшая в иле в состоянии яиц – *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*, появляются личинки эуфазиид, полихет, десятиногих раков, двустворчатых моллюсков и гастропод, увеличивается численность нееретических теплолюбивых видов Cladocera и copepoda. Старшие стадии калянусов и псевдокалянусов сменяются их младшими стадиями. Биомасса в июне на мелководьях возрастает почти вдвое.

В июле исчезают все стадии развития арктических копепод (*Calanus glacialis* и *Metridia longa*), у *Pseudocalanus sp.* остаются только младшие стадии. Большинство личинок донных животных оседают из планктона на дно, но при этом начинается массовое развитие *Centropages hamatus, Temora longicornis* и *Acartia longiremis.* В августе иногда наблюдается второй пик биомассы (Перцова, 1970; Прыгункова 1970, 1987).

В сентябре вода начинает быстро остывать, к концу месяца полностью исчезают кладоцеры, но начинают массово размножаться метридии. В октябре резко снижается численность видов тепловодного комплекса, и зоопланктон начинает напоминать март по составу. В ноябре обычно происходит ледостав, и тепловодные гетеротропные виды копепод полностью исчезают (Кособокова, Перцова 2012).

### Биология видов планктона, играющих важную роль в питании сельди

#### Эуфазиида Thysanoessa inermis

Один из излюбленных обьектов питания сельди – эуфазииды *Thysanoessa inermis*. Размножение *Thysanoessa inermis* происходит в мае-июне, часто совпадает со вспышкой крупного диатомного фитопланктона и длится около двух месяцев, причем сроки для регионов субарктической Атлантики и Тихого океана похожи (Dalpadado and Skjoldal, 1991; Timofeev, 1996). Наивысшие численности (от 115 до 207 экз. м-2) и плотности (от 0.25 до 0.60 экз. м-3)данного вида были обнаружены на глубинах от 300 до 500 м к югу и юго-востоку от Шпицбергена. Высокие концентрации до 2 экз/м-3 также были обнаружены в более мелких районах вокруг Шпицбергена (Drobysheva 1979, Drobysheva&Panasenko 1984, Timofeev 1988).

Развитие личинок от вылупления до стадии фурцилии составляет приблизительно 50 дней в Баренцевом море (Pinchuk; 2006) и от 20 до 33 дней в Беринговом море. *Thysanoessa inermis* предпочитает атлантические и субарктические условия, и не переносит арктические условия. Наибольшую активность данный вид проявляет в темное время суток. Данный вид является в основном фитопланктофагом, но также может питаться микрозоопланктоном и взвешенным органическим веществом (Ponomareva, 1966; Bargu et al., 2003; Nakagawa et al., 2004). В пище молоди преобладает микрозоопланктон (до 83,0 %), у взрослых особей его количество снижается до 51,3 % (Park et al., 2011). Из растительноядных копепод в пище эвфаузиевых встречаются *Neocalanus cristatus, Pseudocalanus sp., Metridia pacifica* (Mauchline, 1966; Nemoto, 1968; Ito, 2002; Nakagawа et al., 2004; Park et al., 2011). Эуфазииды являются пищей для многих коммерчески значимых рыб, таких как многие виды лосося (e.g. Armstrongetal., 2005); сайды (e.g. Brodeur, 1998); сельди (e.g. Hart, 1973), а также морским птицам и усатым китам (Mauchline, 1980). Таким образом, эуфазииды являются важными элементами в цепи питания, перенося энергию с нижних трофических уровней на более высокие.

В Баренцевом море, резкое снижение численности и биомассы эуфазиид было отмечено во время резкого восстановления и повышения численности мойвы в 1991г. Это указывает на четкие отношения по типу хищник-жертва между планктофагом-мойвой и эуфазиидами в Баренцевом море, и предполагает, что популяции эуфазиид во многом контролируются хищниками.

Продолжительность жизни *T. inermis* – от 3 до 4 лет в Баренцевом море (Dalpadado, Skjoldal, 1996), для популяций у побережья Гренландии приводятся сходные данные. В северной части Тихого океана, включая дальневосточные моря, продолжительность жизненного цикла *Th. inermis* составляет около двух лет (Пономарева, 1963; Погодин 1980).

Размножение происходило при температуре воды около 5 градусов Цельсия. Вылупление молоди и линька не питающихся стадий проходит почти что синхронно и занимает от 3 до 12 часов, в зависимости от температуры инкубации.

Погодин (1980) сообщает, что развитие личинок *Thysanoessa spp.* от яйца до стадии С1 занимало 12-13 дней при температуры воды от 7 до 8,8°C в северной части Японского моря. Также *T. inermis* использует накопленный липидный запас в весеннем размножении. Таким образом, связь размножения *T. inermis* со вспышкой фитопланктона приносит дополнительное преимущество не взрослым особям, а первым питающимся стадиям, которые появляются в течение 10 дней после начала вспышки фитопланктона. Любопытно, что схожую стратегию имеют представители рода *Metridia* из Берингова моря. В то время как объем продуцирования яиц у *M. pacifica*, которая размножается с весны до поздней осени, был напрямую связан с концентрацией хлорофилла а, количество яиц у *M. okhotensis,* размножающаяся в апреле и мае во время цветения фитопланктона с концентрацией хлорофилла связано не было (Pogodin, 1980).

## Биология сельди

### Систематика, распространение и образ жизни

Морские сельди рода *Clupea* – пелагические стайные рыбы, обитающие в неглубоких умеренных водах северных частей Атлантического и Тихого океана. Существуют два вида морских сельдей – атлантическая (*Clupea harengus*) и тихоокеанская (*Clupea pallasii*). Наиболее важна для промысла атлантическая сельдь. На данный момент в год в мире добывается около 3 миллионов тонн атлантической сельди, причем сельдь играла большую роль в рыбных промыслах и раньше.

В Белом море массовая добыча сельди началась после основания Соловецкого монастыря. Большая часть добытой сельди там же и использовалась, лишь часть ее продавалась в другие регионы России (Lajus et al., 2007). На рис.1 показано распространение сельдей рода *Clupea* в северном полушарии.



*Рис.1 Распространение сельдей рода Clupea в Северном полушарии. Ареал атлантической сельди показан голубым цветом, тихоокеанской – розовым. Звездочками отмечены Россфиорд (Р), Балсфиорд (Б) и Кандалакша (К) (Стрелков и др, 2016).*

Для сельдей характерны сезонные миграции. Некоторые популяции сельди могут достигать огромных размеров, например норвежская весенняя сельдь – самая крупная популяция сельди в северном полушарии. После вылупления, личинки норвежской сельди (обычно в апреле) поднимаются в верхние слои воды(0-50м) и течением переносятся вдоль норвежского побережья на восток, в Баренцево море, где проводит 2-4 года распределившись по фьордам, после чего мигрирует и присоединяется ко взрослым особям в Норвежском море. Во время миграции личинки и молодь питаются зоопланктоном который в свою очередь питается фитопланктоном, численность которого возрастает в результате вспышки, примерно совпадающей с началом нереста (Cushing, 1967). Основные кормовые площади норвежской весенней сельди расположены в Норвежском море к северо-востоку от Восточного Исландского течения, между Исландией и Ян-Майеном и, в конце 1960х, также между Ян-Майеном и Медвежим островом (Dragesund et al., 1980). К осени кормовые площади сокращаются, а на зимовку сельдь мигрирует к южной границе Восточного Исландского течения. В январе перезимовавшая сельдь направляется к побережью Норвегии и распространяется от Линдеснеса до Лофотенских островов, причем наиболее важные места нереста расположены на побережье Мёре и к юго-западу от Бергена. После нереста сельдь направляется на кормовые площадки и цикл повторяется. Иногда атлантическая неполовозрелая сельдь заплывает в Белое море, но в нем не размножается. Пищевые миграции норвежской весенненерестящейся сельди изменились во время коллапса популяции в конце 1960х (Dragesund et al., 1997). Когда численность стада была низкой, зона питания была ограничена прибрежными водами северной Норвегии (Dragesund et al., 1997). С повышением численности стада с середины 1980х, сельдь вернулась на свои старые нагульные площади.

Экземпляры молоди атлантической (многопозвонковой) сельди были обнаружены в районах нагула беломорской и чешско-печорской сельди, но на их нерестилищах такие особи отмечены не были (Семенова и др., 2004). Это согласуется с данными многих исследователей о том, что в Белом море и юго-восточных районах Баренцева «чистая» атлантическая сельдь не размножается (Аверинцев, 1927; Тамбовцев, 1966). При этом размножение возможно в очень незначительной степени, о чем говорит присутствие в геноме беломорской сельди генома сельди атлантической (Laakkonen et al., 2015, Стрелков и др., 2016).

Для беломорской сельди также характерны пищевые миграции. Она совершает

нагульные миграции к Зимнему берегу (Гошева, 1967) – здесь отмечается концентрация зоопланктона в районе центрального антициклонического круговорота. В Восточной Соловецкой салме, где откармливается значительная часть популяции беломорской сельди, планктон скапливается в районе гидрологического фронта, формирующегося на границе между перемешанными водами Онежского залива и стратифицированными водами Бассейна (Кравец, 1985). В осенний период сельдь концентрируется у Зимнего берега Двинского залива, в районах от м. Керец до м. Куйский, и у Летнего берега от уч. Сюзьма до м. Лопшеньгский; в Онежском заливе в губах северо-западной части и в прибрежной зоне северо-восточной части, а также у Соловецких островов, в вершине Кандалакшского залива, а также у Терского берега Бассейна (Гошева и др., 1985)

В Кандалакшском заливе из-за особенностей гидрологического режима, обеспеченного стоком многочисленных малых рек и наличием желоба на дне, препятствующего нормальному водообмену глубинной водной массы в зоне контакта вод различного происхождения формируется стоковый фронт. В этом районе отмечается значительное повышение биомассы зоопланктона (Бабков, Прыгункова, 1985), чем и пользуется сельдь.У сельдей наблюдается хоминг – они возвращаются на места нереста, что способствует репродуктивной изоляции популяций (Hourston 1982).

Все виды сельди имеют типичную пелагическую окраску – темную сверху и серебристую снизу и с боков, причем серебристый цвет чешуи обеспечивается содержанием кристаллов нуклеинового основания гуанина в ней (Hourston, A.S. and C.W. Haegele, 1980).

Одним из уникальных признаков семейства является смена положения спинного плавника при развитии из личинки в более взрослую форму. При вылуплении, у сельдевых, как и у многих костистых рыб, передняя часть тела сильно удлинена, и плавники сдвинуты сильно назад по сравнению с их конечным положением. Спинной плавник тоже сдвинут назад и расположен между брюшными и анальным плавником, или вообще над анальным. После метаморфоза передняя часть тела укорачивается, и плавники перемещаются в свое конечное положение, и спинной плавник оказывается на уровне брюшных (Lebour, 1921; Ford, 1930).

Атлантическая и тихоокеанская сельди также различаются по числу позвонков, хотя значение этого признака может перекрываться (51-60 у атлантической и 47-57 у тихоокеанской) (Световидов, 1952).Тихоокеанская сельдь обитает и размножается в водах континентального шельфа запада и востока Северной Пацифики. Подвиды тихоокеанской сельди обитают в Белом море – беломорская сельдь *C. p. marisalbi* и в юго-восточных районах Баренцева моря – чешско-печорская сельдь – *C. p. suworowi* (Световидов 1952; Roger and Barnhart, 1988). В отличие от атлантической сельди, тихоокеанская сельдь не имеет чешуи на голове или жабрах. В исключительных случаях экземпляры данного вида могут достигать 45см в длину и весить до 550 грамм, однако более характерна длина взрослых особей не более 33 см. У данного вида нет зубов на челюстях, но есть зубы на сошнике. Также у тихоокеанской сельди особое строение сетчатки, позволяющее ей охотиться в условиях пониженной освещенности. Данный вид способен к быстрым вертикальным перемещениям благодаря сложной нервно-рецепторной системе соединенной с плавательным пузырем (Blaxter, 1985).

### Размножение

Атлантическая и тихоокеанская сельди различаются по условиям нереста. Атлантическая нерестится в глубине на гравии и может делать это в любое «удобное» время года (Световидов, 1952), а тихоокеанская – зимой и ранней весной и на литорали. Сельдь Балсфиорда (Северная Норвегия) нерестится на литорали, как тихоокеанская сельдь, хотя район ее обитания расположен в центре ареала атлантической сельди, примерно в 1000 км от известной западной границы распространения тихоокеанской сельди. Раньше предполагалось, что сельдь Балсфиорда – либо атлантическая сельдь, либо популяция, родственная тихоокеанской сельди, но сейчас стало ясно что это продукт гибридизации между тихоокеанской и атлантической сельдью. У нее соотношение тихоокеанских и атлантических аллелей примерно равна 4:1. У беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* тоже с небольшой частотой присутствуют атлантические аллели, при этом больше их у ивановской сельди – до 10%, нерест которой происходит в июне на глубине, а у егорьевской их минимальное количество – около 3%, и нерестится она на литорали весной. Все это – результат интрогрессивной гибридизации, явления при котором происходит обмен аллелями двух видов как напрямую, также и через гибридизацию между их гибридами (Laakkonen et al, 2015).

Тихоокеанская сельдь нерестится обычно в весенний период, причем сезон размножения начинается в более северных популяциях. Сельди обычно собираются у мест размножения за несколько недель до его начала, а иногда и за несколько месяцев. Температура – один из решающих факторов для начала размножения.

У атлантической сельди наблюдается половой диморфизм в процессе размножения. У них только самки взаимодействуют с субстратом. У тихоокеанской сельди представители обоих полов проводят физический контакт с субстратом для размножения, на который будут отложены клейкие яйца. Места размножения расположены в местах с сильной гидрологической активностью, либо у берега у сельди, размножающейся весной, либо в места с сильной приливной активностью для тех, кто размножается осенью. Большая часть икры откладывается на растительность на глубинах менее 6м (Haegele et al. 1979). Икра откладывается на морскую растительность, либо на субстрат дна, такой как гравий, где не бывает взмучивания. Икра может переносить температуры в промежутке 5-14°C и соленость в промежутке 3-33%. Отмирание икринок чаще всего происходит из-за недостатка кислорода при высоких плотностях кладок и при взмучивании воды, а также от стресса, вызванного попаданием на воздух и от потери икринок при сильном течении воды, когда их отрывает от субстрата.

На протяжении всего своего ареала, тихоокеанская сельдь выбирает места для нереста с довольно похожими условиями. Почти всегда размножение происходит не у открытой береговой линии, а в заливах, бухтах, губах и эстуариях, которые хотя бы немного защищены от океанической динамики вод. Выбор таких защищенных участков для нереста скорее всего является адаптацией чтобы уменьшить смертность эмбрионов. Волны, вызванные штормами могут вырывать растения на которые отложены икринки, а икринки могут быть выброшены на берег. Даже в защищенных акваториях смертность икры может быть весьма значительной (Hay and Miller 1982).

Плотность откладки яиц может отличаться значительно – от редких разбросанных по растению икринок до более чем 20 слоев. Количество икринок отложенных одной рыбой может быть от 105/м2 до 106/м2 (C. W. Haegele and J. F. Schweigert 1985). Предпочтения одних типов растительности другим отмечено не было. В Британской Колумбии, у островов Хайда-Гуай, 30% икринок были отложены на *Zostera sp*., 10% на *Fucus sp.*, 28% на ламинарию и другие бурые водоросли, и 48% на красных водорослях, в основном нитчатого типа.

Беломорская сельдь представлена в кандалакшском заливе двумя формами – ивановской и егорьевской. Они отличаются процентным содержанием атлантических аллелей в геноме – у ивановской сельди их до 10%, а у егорьевской – до 3%, а также условиями нереста. Егорьевская сельдь нерестится на литорали подо льдом, а ивановская по открытой воде. В Кандалакшском заливе размножение егорьевской сельди происходит в апреле, а ивановской – в июне, после потепления воды до 8-12°С, но нерестовые периоды этих двух форм могут перекрываться (Лайус 1989b). Губа Чупа – место наиболее интенсивного нереста беломорской сельди (Алтухов, 1958). В более южных частях Белого моря – Онежском и Двинском заливах, нерестовый период длится с середины мая до конца июня. В северо-восточной части моря вся сельдь нерестится в июне (Лайус, 1995).

### Питание

#### Атлантическая сельдь

Атлантическая сельдь – активный планктофаг, питается разными зоопланктонными организмами, в диете в основном преобладают ракообразные (каляноиды, амфиподы, эуфазииды), иногда встречается рыба. Отмечены различия в питании сельди из разных регионов и в разные сезоны. Криль (*Thysanoessa inermis* и *Meganyctiphanes norvegica*) был основной пищей сельди из Мёре в феврале-марте, в мае в Лофотенах и Вестеролене основой рациона сельди были аппендикулярии, копеподы и амфиподы.Last(1989) не нашел никаких различий в питании у маленьких и больших экземпляров сельди(10-34см), Dalpadado (1993) тоже не нашла достоверных различий в рационе сельди размером 10-34 см.

В Балтийском море, в темное время суток сельдь находилась преимущественно в узком водном слое у термоклина, в то время как в светлое время суток рыба распределялась на большее разнообразие глубин, и в большом количестве находилась на глубинах 5-10 метров, где освещенность была наибольшей. В Балтийском море зоопланктон представлен морскими, солоноватоводными и пресноводными группами. Таким образом, соленость является ключевым фактором, регулирующим видовой состав(Viitasalo et al., 1995).

Многие работы 1980 – 1990х гг показали важность копепод, особенно *Pseudocalanus elongates* и *Temora longicornis* в питании сельди (*Clupea harengus*) в южном и центральном Балтийском море (Szypula, 1985; Patokina and Feldman, 1998; Möllmann and Köster, 1999). Кладоцеры (например *Bosmina longispina maritima*, *Evadne nordmannii*, и *Pleopsis polyphemoides*) также обнаружены в питании сельди, особенно летом (Möllmann and Köster, 1999). Также сельдь может питаться нектобентосом и зообентосом, но наибольшее его содержание в желудках отмечено осенью и зимой (Szypula, 1985; Raid and Lankov, 1995; Lankov, 2002).

Вертикальные миграции сельди могут быть адаптациями для избегания хищников, питания или сохранения энергии (Cardinale et al., 2003). Возможно, что в течение дня, вертикальное распределение рыбы контролируется питанием, в то время как агрегация рыб у термоклина по ночам помогает оптимизировать траты энергии. По ночам средняя наполненность желудков была ниже, чем днем, что может доказывать это предположение. В период нереста интенсивность питания снижается. В местах, где места обитания взрослых рыб и молоди перекрываются, отмечается каннибализм (Holst 1992).

Копеподы рода *Calanus*, особенно *C. finmarchicus,* эуфазииды *Thysanoessa inermis* и *Meganyctiphanes norvegica* и амфиподы *Themisto spp*. составляют основу питания сельди (Harding and Nichols, 1987; Last, 1989; Dalpadado, 1993). До 82% содержимого желудка составляли *Thysanoessa inermis* и *Meganyctiphanes norvegica.*Также, в желудках атлантической сельди в открытом океане в большом количестве отмечены аппендикулярии.

Сельдь - активный планктофаг, питается активно используя зрение, были проведены опыты по снижению освещенности в аквариуме, в котором содержалась сельдь. В результате были отмечены два типа пищевого поведения – фильтрование (filtering) и выедание отдельных частиц (particle biting). В светлое время суток сельдь использует обе эти стратегии: фильтрование при высокой концентрации добычи, а выедание - при низкой, причем выедаются сначала самые крупные объекты), а темноте - только фильтрование. В зависимости от освещенности различаются и другие характеристики поведения. В светлое время суток сельдь плавает стаями и питается двумя способами, а в темноте стая распадается, рыбы плавают медленнее небольшим и кругами, и питаются только фильтрованием. В темноте питающиеся рыбы плавали быстрее(0,11 м/сек-1) чем не питающиеся(0,07 м/сек-1). На свету разницы в скорости рыб отмечено не было(0,34 м/сек-1)(Batty et al., 1986). Несмотря на зависимость питания сельди от ее зрения, наибольшую эффективность добычи пищи сельдь показывает в слегка взмученных условиях, которые чаще всего встречаются в эстуариях. Скорее всего, в таких условиях возникает визуальный контраст добычи с частицами в воде. Во всех экспериментах наибольшую эффективность охоты сельдь показывала при уровнях взмученности от 500мг1-1 до 1000мг1-1 . При более высоких концентрациях частиц эффективность питания снижалась. В то же время, мутная вода снижает видимость самой сельди для хищников (Boehlert and Morgan; 1985).

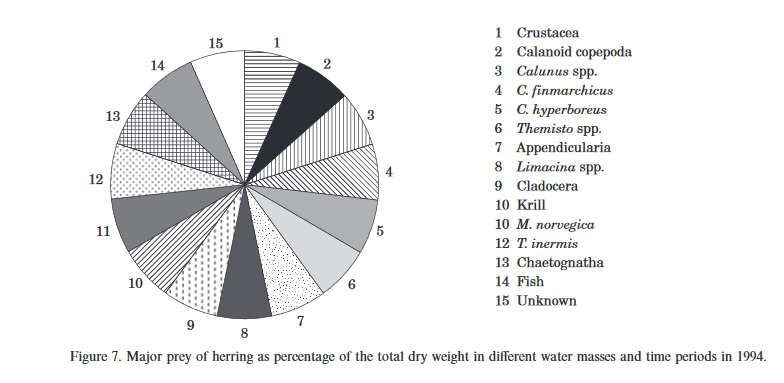
Во время миграций, весенненерестящаяся атлантическая сельдь, по данным Мизунд и со-авторов (Misund et al.1998), ищет пищу на больших участках, чтобы накопить запасы энергии для нереста и зимовки. Также эти авторы считают, что увеличенная длина пищевых миграций старых сельдей в 1996 означает повышение пищевой конкуренции из-за сильного увеличения численности стада в последние годы.

У сельдей, пойманных в марте 1995 и 1996 на побережье Мёре и на шельфе к северу было 32% и 43% пустых желудков, соответственно. В марте 1995, однако, большая часть сельдей (64%, по сравнению с 47% в 1996) уже отнерестились и, судя по всему, начали питаться. Средний вес пищевых комков в 1995 г был выше, чем в 1996. В смешанных прибрежно-атлантических водах и в открытых атлантических водах в марте 1995 сельдь питалась почти исключительно крилем (эуфазиидами), которые составляли более 90% общего веса пищи. Основными видами эуфазиид в пищевых комках были *Thysanoessa inermis* и *Meganyctiphanes norvegica*. В марте 1996, криль составлял 75% массы пищевых комков в желудках сельди из прибрежных атлантических вод, в то время как в открытых атлантических водах, в питании доминировали каляноидные копеподы, составляя 80% и 62% общего веса пищи в желудках рыб длиной <30 см и>30 см соответственно. В открытых водах Атлантики, криль (26%) и щетинкочелюстные (7%) также были важными объектами питания, особенно у крупной сельди.

Количество пустых желудков сократилось почти на 40% с марта по апрель в 1995 и 1996. Средний вес пищевого комка у сельдей которые мигрировали из прибрежных районов в смешанные арктические/атлантические воды был 306 мг и 241мг в 1995 и 1996, соответственно. В 1995, копеподы преобладали в питании сельдей в арктических и атлантических водах, составляя 43% и 59% веса пищевых комков, соответственно. Однако, в арктических водах *C. hyperboreus* был самой многочисленной копеподой в желудках, в то время как в атлантических водах встречался только *C. finmarchicus.* Вдобавок к копеподам, рыба *Maurolicus muelleri* была важным объектом питания сельди в арктических водах, также как и криль, *M. norvegica* и хетогнаты *Sagitta spp.* для самых больших сельдей (>30 см). В 1996 в атлантических водах каляноидные копеподы(88%) были основной пищей для сельди длиной меньше 30 см, в то время как хетогнаты (36%)и каляноидные копеподы(24%) доминировали в питании более крупных сельдей. В смешанных атлантическо-арктических водах, каляноидные копеподы составляли большую часть питания, и хетогнаты занимали второе место. В атлантических водах, *C.finmarchicus* доминировал среди определенных каляноидных копепод, в то время как в смешанных атлантическо-арктических водах были обнаружены и *C.finmarchicus* и *C.hyperboreus.*

К маю-июню, питающаяся сельдь занимала большие районы норвежских морей. Количества пустых желудков на протяжении всех лет исследования в мае и июне были ниже 15%. В этот период средняя масса пищевого комка была больше, чем в любое другое время года, что скорее всего означает высокую пищевую активность. В июне 1994 каляноидные копеподы доминировали в питании по весу в прибрежных, атлантических и смешанных атлантическо-арктических водах, однако по сравнению с открытыми водами, в прибрежье было съедено меньше копепод в общем. В большинстве проанализированных точек *Calanus spp*. был представлен зимующими стадиями (IV–VI). Анализ содержимого желудков, собранных в июне 1995 в прибрежных водах Лофотенских островов/Вестеролена показал, что около половины веса пищевых комков составляли аппендикулярии. В атлантических водах в это время сельдь питалась почти исключительно *C.finmarchicus*. В мае 1996, каляноидные копеподы были основной пищей сельди в смешанных атлантическо-арктических водах, смешанных прибрежно-атлантических, атлантических и арктических водах, составляя 50–99% массы пищевого комка. В смешанных прибрежно-атлантических и атлантических водах эуфазииды составляли значительную часть питания, особенно у крупных сельдей, составляя 42% и 20% общей массы пищевых комков, соответственно. Амфиподы составляли до 11% общей массы пищевых комков смешанных прибрежно-атлантических, атлантических и смешанных атлантическо-арктических водах.

В конце июля и в августе сельдь начинает мигрировать на восток к прибрежным районам Норвегии. У рыб в среднем была меньше масса пищевого комка чем в мае и июне, но при этом наибольшее разнообразие пищевых объектов. В июле и августе 1995 в прибрежных и смешанных прибрежно-атлантических водах каляноидные копеподы, *Limacina spp*. и кладоцеры доминировали в питании. В атлантических водах в июле 1995 сельдь питалась почти исключительно амфиподами, в то время как в августе в питании доминировали копеподы (53%) и аппендикулярии (30%). *T. abyssorum*(3–7 мм) был доминирующим видом амфипод, а *C.finmarchicus* был доминирующим видом копепод. В августе 1996 в смешанных прибрежно-атлантических водах основной пищей был криль, составляя 38% от общего веса пищи. Вдобавок к этому, каляноидные копеподы и рыбы были важной пищей для всех размерных классов сельдей. В атлантических водах у сельдей меньше 30 см длиной в желудках были обнаружены каляноидные копеподы (44%), амфиподы (34%), криль (2.4%), и щетинкочелюстные (4.4%). Более крупные сельди питались каляноидными копеподами (37%), *Limacina spp*. (31.6%), крилем (9%), и хетогнатами (4%)

Также было отмечено, что сельдь выедала представителей самых крупных доступных копеподитных стадий *C. finmarchicus* и *C. hyperboreus*, например в августе самые маленькие копеподитные стадии CI–CIV преобладали (23–25%) в пробах зоопланктона, а в желудках стадия CI отсутствовала полостью, и стадии CII и CIII были обнаружены в очень маленьких количествах. Взрослые самки, которые составляли только 2% от всех *C. finmarchicus* в пробах зоопланктона, преобладали (53%) в желудках сельди. Более крупная добыча, такая как криль или амфиподы, поедалась вне зависимости от размера. Средний вес пищи в желудках был в основном выше в смешанных атлантическо-арктических водах, которые также характеризует высокая биомасса зоопланктона (Dalpadado et al., 2000). В данном исследовании наиболее детально прослежена пространственно-временная изменчивость питания самого крупного стада атлантической сельди на всем протяжении ее миграций. Для всех размерных классов сельдей важную часть рациона во все сезоны составляли каляноидные копеподы, и в зависимости от доступности криль, рыба, хетогнаты, гиперииды, аппендикулярии и др. На рисунке 2 показан видовой состав пищи сельди за 1994 год.

*Рис.2: Состав пищевого комка сельди в 1994 году (Dalpadado et al. 2000).*

Личинки сельди выбирают пищу и по размеру, и по типу, что подтверждается лабораторными экспериментами. Тип и размер выбранной пищи зависел от размера и возраста самих личинок. Науплии копепод и копеподиты предпочитались личинками всех возрастов. Среди копеподитов, *Pseudocalanus sp.* и *Oithona sp*. предпочитались маленькими и крупными личинками соответственно, в то время как *Acartia sp.* редко поедалась, даже когда подходила по размеру. Велигеры моллюсков составляли значительную часть питания молодых (от 4 до 24 дней) личинок, но активно игнорировались более взрослыми личинками даже когда подходили по размеру. Личинки предпочитали объекты меньше максимального допустимого размера, что нетипично для хищных позвоночных (Checkley 1982).

Существует гипотеза, связывающая питание ранних стадий рыб и их численности(match/mismatch hypothesis). Оригинальная гипотеза состоит из двух частей: первая – что рыбы в умеренных водах размножаются в фиксированное время и вторая – что личинки появляются во время весенней или осенней вспышки фитопланктона. Эта гипотеза была основана на двух наблюдениях. Первое – что весенненерестящиеся и осенненерестящиеся стада атлантической сельди (*Clupea harengus* L.) в северо-восточной Атлантике на самом деле нерестились так, чтобы их личинки росли во время пика осенней и весенней вспышки планктона (Cushing, 1967). Уровень соответствия во времени появления личинок и появления их пищи был предложен как объяснение разной численности стада (Cushing, 1974, 1975, 1982).

Hjort (1914) предположил, что увеличение численности за год определяется сразу после резорбции желтка, когда личинки еще не полностью развили свои способности к питанию и наиболее уязвимы к голоданию. Недостаток подходящей пищи в этот критический период развития приведет к высокой смертности. Численность яиц и науплий копепод (основной пищи для молоди рыб, только начинающей питаться) часто связано с ростом диатомовых водорослей (Kirboe 1991; Fortier et al. 1992).

Таким образом, гипотеза соответствия/несоответствия предполагает, что различия в ежегодном приросте численности взрослой популяции заключается в фиксированности времени нереста по отношению к варьирующему времени вспышки фитопланктона.Так как триггером для начала нереста сельди, так и для вспышки фитопланктона являются усредненные оптимальные условия (фотопериод и/или температура), то любые отклонения того или другого от средних значений приведет к несовпадению пика появления личинок и пика кормового зоопланктона и, соответственно, к высокой смертности молоди. Кроме этого, несоответствие размера ротового отверстия личинки и средней длины цефалоторакса ее копеподной добычи снизит эффективность питания не только в начале питания, но и на протяжении всего развития молодых рыб и их добычи (Jones, 1973).

Замедленный рост из-за плохого питания приводит к удлинению периода уязвимости личинок рыб для хищников, таким образом увеличивая общую смертность в первые месяцы жизни(Cushing & Harris 1973). Время появления личинок рыб и их добычи может быть особенно критичным в арктических и субарктических областях, где сезон биологической продуктивности короче из-за сезонного влияния ледяного покрова (Cushing 1975).

#### Тихоокеанская сельдь

Питание молоди тихоокеанской сельди из четырех заливов на Аляске различалось пространственно и по сезонам. В заливе Зейкоф, в котором пробы брались каждый сезон, наполненность желудков была наибольшей в мае и сильно снижалась в течение зимы. Разнообразие видового состава было максимальным в июне, после весенней вспышки фитопланктона. В октябре в питании доминировали представители рода *Oikopleura* (класс Appendicularia) во всех заливах. В марте доминирующей добычей была икра рыб, науплии Cirripedia, маленькие Calanoida, и крупные Calanoida в заливах Игл, Симпсон, Уол и Зейкоф, соответственно.

Энергетическая ценность корма была максимальной в мае, подчеркивая важность высоколипидных видов копепод в заливе Зейкоф (Foy and Norcross; 1999).

Никольс и Хардинг (Nichols and Harding, 1987) предлагают гипотезу, согласно которой пелагические рыбы являются важными «хищниками» для икры и личинок рыб. Их исследования показали, что диета сельди(3-24 см) состоит на 0,3% из икры рыб, на 17,8% из личинок и на 6,2% из мальков. В Баренцевом море была отмечена негативная корреляция между численностью молоди сельди и мойвы, и в связи с этим была предложена гипотеза о том, что сельдь является регулятором численности таких рыб как мойва. В пробах желудков сельди 1992 и 1993 год процент встречаемости мальков мойвы был 5,6% и 3,0% соответственно, причем сельдь предпочитала выедать самых крупных мальков мойвы (Huse and Toresen, 2000).

Из-за того, что смертность у мальков выше на ранних стадиях, то что сельдь выедала самых крупных мальков означает, что популяции наносится больший ущерб чем может показаться на первый взгляд. Кроме того, количество съеденных мальков может быть недооценено, так как скорость переваривания пищи в желудке сельди равна приблизительно 40 минутам. Также отмечена способность сельди поглощать большое количество мальков за маленький промежуток времени. Сходную стратегию показывают многие рыбы, например песчанка *Ammodytes marinus* когда поедает мальков сельди (Christensen 1983). При виде мальков сельди, скорость песчанки увеличивалась в 4 раза по сравнению со скоростью при виде копепод, что увеличивало частоту встреч с мальками. Формируя «поисковый образ» (“search image”, Dawkins 1971) мальков сельди, песчанка начинала увеличивая их поедание, минимизируя траты энергии. При этом, она значительно уменьшала шанс того, что будут выбраны другие объекты. Стая сельди может использовать этот же механизм чтобы быстро поглотить стаю мальков мойвы, или например эуфазиид, или мальков колюшки полностью и за короткое время. Если пробы сельди взяты не во время питания или сразу после него, то полный масштаб выедания будет невозможно увидеть. Отмечены также случаи выедания тихоокеанской сельдью мальков чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) и горбуши(*O. gorbuscha*). В эстуарии реки в Британской Колумбии были пойманы 2 особи сельди длиной 226 и 221мм, и в их желудках находились 16 и 18 мальков чавычи соответственно. Длины мальков составляли от 33 до 43мм (Ito and Parker, 1971). Похожий случай описан в эстуарии реки на Аляске (Thorsteinson 1962).

Существуют данные, что сельдь предпочитает выбирать планктон наибольшего размера (Hrbáèek et al. 1961; Brooks and Dodson, 1965). Мальки балтийской сельди питаются небольшим зоопланктоном, таким как маленькие копеподы и кладоцеры (Raid 1985; Rudstam et al. 1992; Mehner 1993; Arrhenius 1996), в то время как более крупная молодь питается крупными видами каляноидов, когда они доступны (Pearcy et al. 1979; Sandstrom 1980). Каляноидные копеподы, личинки десятиногих раков и хетогнаты доминируют в питании молоди тихоокеанской сельди с побережья Вашингтона и Британской Колумбии (Boldt 1997).

В заливе Око на Аляске, сельдь питается крупными копеподам весной, и небольшими копеподами и науплиями Cirripedia в мае-июне. В Принс Уильям Саунд, пища молодых тихоокеанских сельдей состоит в основном из представителей класса Larvacea осенью (Boldt 1997).

Также, в питании личинок сельди большую роль играют протисты. В экспериментах, когда личинкам сельди был предложен микропланктона (10–200нм), состоящий из протистов (диатомеи, динофлагелляты, панцирные и беспанцирные ресничные инфузории) и многоклеточные (трохофоры, личинки двустворчатых моллюсков, коловратки, науплии копепод и личинки гастропод), личинки сельди выбирали объекты размером 73–200 нм, и протисты и многоклеточные поедались в равной степени.

Данных по скорости переваривания сельдью пищевых объектов немного, и недавние работы показывают, что личинки рыб перевариваются быстрее планктонных ракообразных (Godiksen et al., в печати). В результате эксперимента с кормлением сельди личинками мойвы было показано, что 50% вероятность узнавания переваренной личинки в желудке была достигнута в районе 2 часов 19 минут с момента поедания. При этом *Calanus finnmarchicus* которые были скормлены сельди одновременно с мойвой, были почти не переварены.

#### Беломорская сельдь

В Кандалакшском заливе Белого моря в желудках сельди по данным за 1988-1996 года было обнаружено 15 групп организмов, в Двинском и Онежском – по 12, и 5 групп в Воронке.

Питание кандалакшской сельди отличается от онежской (Чаянова 1939; Маргулис 1963). Интенсивность питания сельди повышается в мае, а особенно в июне – июле. К осени, с конца августа начинают появляться особи с пустыми желудками, а в октябре уже 40% сельдей имеют пустые желудки. Наиболее интенсивно питается молодая сельдь и посленерестовая, менее интенсивно – нерестовая. Интенсивность питания в мелководной части залива выше, чем в глубоководной.

Также существуют данные по питанию сельди в губах Кандалакшского залива – Чупа и Палкина. В желудках сельди из этих губ было обнаружено 8 и 12 типов организмов, соответственно. В губе Палкина основными объектами питания сельди были мизиды и хетогнаты (до 40% по массе) и копеподы (17%), а в губе Чупа – в основном копеподы (69%) и хетогнаты (28%). Также довольно часто встречались гиперииды (43% встречаемости), икра рыб (46% и 31%, соответственно), реже – эуфазииды (4% и 11%) и личинки десятиногих раков (1% и 4%).

Молодь рыб была обнаружена только в желудках крупной сельди (26,7-29,1 см), составляла до 98,1% по массе и была представлена молодью колюшки, бычков, мойвы, а также песчанками (Тарвердиева, 2000).

В 1932 году в питании сельди в Кандалакшском заливе из копепод преобладали *Calanus glacialis* и *Metridia longa* (Чаянова, 1939). В 1961 году в юго-восточной части залива в апреле были *Calanus glacialis* и *Sagitta elegans*, в мае – *Themisto sp.*и Mysidacea, в июне, июле и сентябре – мелкие копеподы (*Pseudocalanus sp., Centropages hamatus, Acartia longiremis* и др.), Mysidacea, личинки (зоеа) крабов), в октябре – Cumacea, Amphipoda (Маргулис, 1963).

В 1990 году в разных районах Белого моря (Кандалакшском Онежском и Двинском заливах и Воронке) были проведены исследования питания сельди средних размеров (средняя длина по районам – от 14,5 до 18,9 см). В Кандалакшском и Двинском заливах основным объектом питания были эуфазииды, в частности представители рода *Thysanoessa* (63,9 и 69,7 % по весу, соответственно); в Кандалакшском заливе значительную роль в питании играли щетинкочелюстные (*Eukronia hamata* - 20,7%), а в Двинском - копеподы (10,3 %, главным образом, *Metridia longa*), аппендикулярии (7,6 %) и гиперииды (6,5 %). В Воронке основной пищей сельди были мелкие копеподы (57,8 %) и эуфаузииды (42,0 %), а в Онежском заливе – в основном копеподы (82,6 %, в основном, *Calanus glacialis* а также хетогнаты (16,1%).

Размерная изменчивость в питании сельди хорошо выражена в Кандалакшском заливе. Основу питания мелкой (12,8 см) и средней (18,9 см) сельди составляют здесь эуфаузииды (78,1 и 63,9% по весу); мелкой - также копеподы (15,4 %), средней – хетогнаты (20,7 %). Крупная сельдь (26,7 см) питается мойвой, песчанкой и колюшкой. Более широкий спектр питания характерен для сельди средних и крупных размеров. В Двинском заливе между питанием мелкой (11,5 см) и средней (16,0 см) достоверных различий не обнаружено.

Судя по степени наполнения желудков, наиболее благоприятные условия для откорма сельди наблюдались в районах, где основой ее питания были эуфаузииды – Кандалакшский (средний индекс наполнения желудков у рыб разных размеров колебался от 109,8 до 244,7‱) и Двинской залив (индекс наполнения желудка – 168,0 – 169,9). В Воронке, где роль эуфаузиид в питании сельди была ниже, средний индекс наполнения желудков также был заметно ниже - 69,9‱. И, наконец, в Онежском заливе, где скопления эуфаузиид не наблюдаются и сельдь питается копеподами, был отмечен самый низкий средний индекс наполнения желудков - 34,7‱ (Тарвердиева, Подражанская 2000).

Существуют данные по питанию сельди средних размеров в летний период (конец июня-июль) в губе Чаваньга Кандалакшского залива и губе Конюхова Онежского залива в разные годы - 1988, 1989 и 1990 гг. В обеих губах отмечена годовая изменчивость в питании сельди. Так, в губе Чаваньга в 1988 г. сельдь питалась, главным образом, крылоногими моллюсками - 71,2 % по весу; эуфаузииды составляли 20,5 %. В 1989 и 1990 гг. основой питания сельди были эуфаузииды - 83,5 и 93,3 % соответственно; в 1989 г. заметную роль играли также щетинкочелюстные - 111 %.

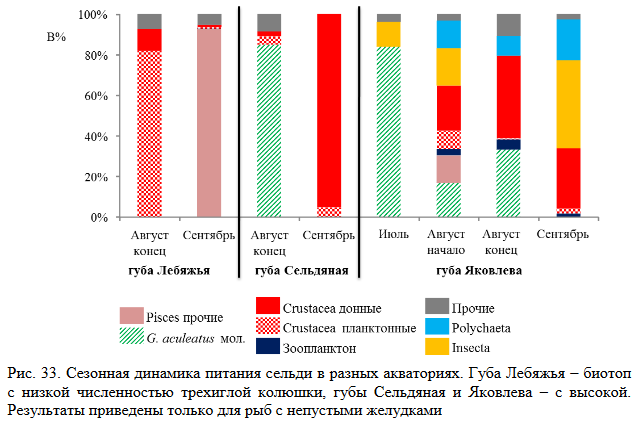
В губе Конюхова в 1988 т., по сравнению с другими годами, состав пищи сельди был наиболее разнообразен: сельдь питалась копеподами (51,3 %), щетинкочелюстными (26,7%) и гипериидами (19,3 %). В 1989 и 1990 гг. основу питания сельди здесь составили, главным образом, копеподы (83,9 и 70,6 %), а также щетинкочелюстные (10,3 и 21,3%) (Тарвердиева, Подражанская 2000).

По данным 2015 года в июле в районе с высокой численностью колюшки (губа Яковлева, расположенная в Керетском архипелаге) (Бахвалова, 2017) еѐ мальки доминируют в пищевом спектре сельди, составляя 85% массы пищевого комка, при этом частота встречаемости молоди колюшки в желудках составляет 85% (см. Рис. 3). В губе Сельдяная доля мальков колюшки в пищевом комке сельди достоверно больше, чем в губе Яковлева, а также встречаемость мальков колюшки в желудках сельди из губы Сельдяная больше, чем таковая из губы Яковлева (52% и 42% соответственно). В начале августа в губе Яковлева пищевой спектр сельди преимущественно состоит из ракообразных Hyperiida, Copepoda и Cladocera, в то время как доля мальков колюшки в питании достоверно снижается (частота встречаемости в желудках –36%). В конце августа в районах с высокой численностью молоди колюшки питание сельди состоит в основном из нее (см. Рис. 3). В начале августа в губе Яковлева у 9%рыб в желудках были обнаружены полихеты и другие рыбы (у одной особи сельди в желудке были обнаружена одна полихета, а у другой – одна особь песчанки).В конце августа большую часть спектра питания сельди составляют представители таксонов Copepoda, Gammaridae, Annelida.

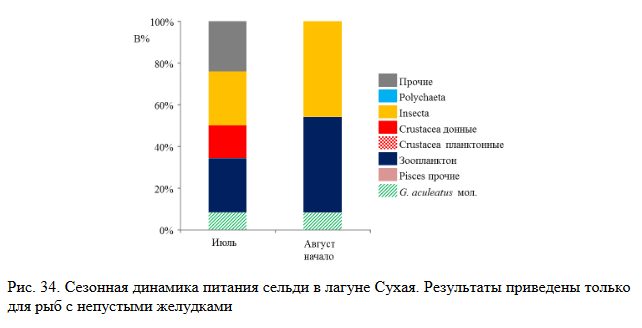
В районе с низкой численностью колюшки, таком как губа Лебяжья (Керетский архипелаг), ее молодь в питании практически отсутствует, и их роль занимают эуфазиевые раки в спектре питания, которые были обнаружены в желудках всех исследуемых рыб и составляли до 92% доли пищевого комка (см. Рис. 3). В других точках эуфазииды в значимых количествах обнаружены не были. В сентябре в губе Лебяжья помимо беспозвоночных у 10% рыб наблюдалась большая доля рыбы (песчанки) в питании (см. Рис. 3).

В сентябре сельдь в губах Сельдяная и Яковлева питалась, в основном, представителями таксонов Crustacea, Insecta и Annelida, причем в губе Сельдяная сельдь поедает исключительно ракообразных (бентосных амфипод), а в губе Яковлева сельдь, в основном, питается ракообразными и полихетами.

В губе Яковлева в сентябре в желудках рыб встречаются куколки и имаго двукрылых насекомых с частотами 3%, составляя наибольший процент массы пищевого комка. В Колюшковой лагуне в июне двукрылые насекомые составляют 10%массы пищевого комка. В августе в лагуне двукрылые являются одним из преобладающих объектов питания (см. рис.4).



*Рис. 3. Сезонная динамика питания сельди в разных акваториях. Губа Лебяжья – биотоп с низкой численностью трехиглой колюшки, губы Сельдяная и Яковлева – с высокой. Результаты приведены только для рыб с непустыми желудками (Бахвалова 2017)*



*Рис. 4. Сезонная динамика питания сельди в лагуне Колюшковая. Результаты приведены только для рыб с непустыми желудками*

В лагуне Колюшковая сельдь поедает достоверно меньше мальков, чем в губах Сельдяная и Яковлева. Здесь в спектре питания в июне и в августе преобладают планктонные рачки *Acartia longiremis*. В августе доля мальков колюшки в пищевом комке сельди сохраняется (см. рис.4) (Бахвалова, 2017).

# Материалы и методы:

## Районы и способы сбора материала

Материал был собран в летний период 2018 и 2019г на учебно-научной базе СПбГУ «Беломорская». Сельдь была поймана, в основном, в губе Сельдяная и в лагуне Колюшковая, а также в губе Яковлева, Сухой Салме и в губе Лебяжьей в июне и в августе жаберными сетями с ячеей 16 и 20 мм, длина и высота которых равна 30 и 1,5м, соответственно. Сети устанавливали на ночь, в среднем на 12 часов. Выбор орудия лова обоснован размером исследуемого объекта. Данные станции характеризуются затишными условиями, зарослями фитобентоса и глубинами, не превышающими 8м. Такие условия являются благоприятными для размножения колюшки, численность которой в данных акваториях была высока.

Губа Лебяжья – относительно изолированная опресненная акватория (соленость –18-20‰. Данная станция характеризуется зарослями фукусов, которые как, и заросли зостеры являются нерестилищами для колюшки. Губы Сельдяная и Яковлева более открыты, и соленость в них почти не отличается от солености на поверхности в открытых частях Белого моря и составляет 22-23‰. Для данных станций характерны обильные заросли морской травы, а также высокие плотности трехиглой колюшки (Ivanova et al., 2016). Лагуна Колюшковая –характерный пример полуизолированной акватории, в ней практически отсутствуют хищники, но и сельдь практически не может покинуть данную акваторию и попасть в нее может только по высокой воде весной во время нереста, когда она подходит к берегам. Соленость в лагуне Колюшковая ниже, чем в море, и составляет 16-18‰ (Rybkina et al., 2017; Иванова Т.С., Лайус Д.Л., Иванов М.В., неопубликованные данные).

## Сельдь

У рыб была измерена длина, взята чешуя на определение возраста, определен пол, а также вес без внутренностей. Желудки были изъяты и зафиксированы 4% раствором формальдегида. Был проведен анализ содержимого желудков: организмы в них были определены до минимального возможного таксона, подсушены и взвешены. Параллельный сбор зоопланктона не проводили, однако по составу сообществ зоопланктона в августе имеются данные и пробы прошлых лет, собранные на этих же местообитаниях.

## Зоопланктон

Для ознакомления с возможными пищевыми объектами обработаны пробы зоопланктона, взятые 2, 15 и 30 июня,в прибрежной части в губе Сельдяная и лагуне Колюшковая, а также в проливе Сухая Салма- трех местообитаниях разной степени изоляции от моря, являющимися местами обитания сельди и отличающихся температурным, солёностным и гидродинамическим режимом друг от друга и от открытых участков моря. На большей части этих губ развивается фитобентос, преимущественно в виде зарослей взморника морского(*Zosteramarina*).Губа Сельдяная и лагуна Колюшковая описаны выше, пролив Сухая Салма - достаточно открытый участок побережья, обычно характеризующийся наиболее бедным качественным и количественным составом зоопланктона. Отбор проб зоопланктона с мест сбора проб сельди был осуществлен по стандартной методике, путем процеживания100л воды с поверхности через сеть Апштейнас последующей фиксацией 4% раствором формальдегида в июне 2018 г. Все организмы определены до наименьшего возможного таксона и посчитаны.

* По формуле **(масса пищевого комка/масса рыбы без внутренностей)\*1000(‰ массы тела)** был посчитан индекс наполнения желудка.
* Роль отдельных кормовых объектов в питании молоди мы рассматривали, используя их частоту встречаемости в желудке (F) и долю в пищевом комке (Ii) (Hyslop, 1980). Частоту встречаемости рассчитывали по формуле:  
  **F=100NiN-1,**   
  где Ni– количество рыб, в пищевом комке которых был встречен кормовой объект; N– суммарное количество рыб
* Долю в пищевом комке оценивали по формуле:  
  **Ii=100SiSt-1,**

где Si – масса кормового объекта в пищевом комке St– суммарная масса пищевого комка.

При определении организмов в желудках и в пробах зоопланктона были измерены их длины, с их помощью была подсчитана средняя длина организма в данном желудке и определен вес организмов по данным формулам (Перцова, 1967):

Зависимость между весом и длиной тела у массовых видов копепод Белого моря:

|  |  |
| --- | --- |
| Вид | Вес тела (W), мг |
| *Calanus glacialis*  *Pseudocalanus elongatus*  *Metridia longa*  *Centropages hamatus*  *Temora longicornis*  *Acartia longiremis* | (0,324 *l* – 0,0258)3  (0,300 *l* + 0,0372)3  (0,269 *l* + 0,0620)3  (0,334 *l* + 0,0142)3  (0,334 *l* + 0,0181)3  (0,190 *l* + 0,0997)3 |

Примечание: *l –* длина тела, мм

## Статистический анализ

Для оценки статистической достоверности различий был использован t-критерий Стъюдента, статистически достоверными считались различия при p<0.05 или p<0.1. Данные характеризовались или с помощью средних значений, или с помощью средних ± ошибка среднего.

# Результаты

## Результаты по сельди:

За 2017 год было собрано и обработано 33 особи сельди, все пойманы в августе, за 2018 – 19 за август и 13 за июнь.

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
|  | авг.17 | июн.18 | авг.18 |
| пустые желудки | 6(18%) | 2(15%) | 4(21%) |
| содержащие мальков колюшки | 14(44%) | 0 | 5(26%) |
| содержащие эуфазиид | 9(27%) | 5(38%) | 0 |

*Табл.1. общее содержание проанализированных желудков.*



*Табл. 2. массы пищевых комков и наиболее тяжелых и частовстречающихся объектов.*

В августе 2018 было 4 рыбы с пустыми желудками(21,05%), в июне 2018 – 2 (15,38%), за август 2017 года – 6(18,18%).  
В августе 2018 было 5 сельдей с желудками, содержащими мальков колюшки(26,32% от общего количества за август 2018) (Табл. 1)., все они были из Сельдяной, и средняя масса мальков колюшки в желудках была 2,904г(40,8%), при среднем весе пищевых комков 7,118 г (Табл.2). Можно отметить, что кроме мальков колюшки во всех этих желудках, кроме одного не было обнаружено ни одного представителя других таксонов.

В августе 2017 было изучено 14 желудков, содержащих мальков колюшки(43,75%)(Табл. 1), при этом 4 из них не содержали представителей других таксонов, а 2 из них содержали организмы, которые могли быть случайно захваченными сельдью, пытающейся съесть наибольшее количество мальков – *Littorina sp.* c размером раковины 5мм в одном желудке, и 2 представителя отряда Caprellidae в другом. Общий вес всех мальков колюшки во всех желудках составлял 13,7597г (44,26%), а общий вес всех пищевых комков - 31,08735г(Табл.2).   
В желудках 9 особей сельди, пойманной в августа 2017 года(27,27%) и 5 желудках июня 2018 года (38,46%) находились преимущественно эуфазииды *Thysanoessa inermis*(Табл.1). Их вес в пищевых комках составлял 1,58г(45,51%) в 2017 году и 0,429г в июне 2018 (70,35%) (Табл.2). В августе 2017 почти все эти желудки были взяты у рыб, пойманных в губе Лебяжьей. Помимо эуфазиид в желудках присутствовали переваренные остатки полихет(щетинки), которые могли быть съедены до того, как сельдь наткнулась на скопление эуфазиид, и единично гаммарииды которые могли быть захвачены случайно. В июне 2018 эуфазииды обнаружены в желудках из губы Сельдяной в единичном количестве.

Всего было обнаружено 22 таксона организмов, 17 в 2017 году и 11 в 2018.

Средний уровень наполнения желудков составлял в августе 2017г 26,1±5,68 ‰, в июне 2018 г – 10,8±0,98‰, и в августе 2018 г – 6,9±2,12‰. При этом, в силу значительной изменчивости данного показателя, достоверными (p<0,05, t-критерий Стьюдента) оказались только различия между августом 2017 г и августом 2018, а также между выборкой 2017 г и объединенной выборкой 2018 г.

Если говорить об отдельных объектах питания, то можно отметить статистически более высокое потребление сельдью колюшки (p<0,1, t-критерий) в августе 2018 г по сравнению с июнем этого же года (когда колюшки в желудках не было вообще), а также в отношении питания эуфаузиидами между августом 2017 и 2018 г, и между июнем и августом 2018 г (при том, что в августе 2018 г питание эуфаузиидами не наблюдалось). В отношение всех остальных объектов питания (они были объединены), различий в индексе наполнения между разными годами и сезонами не отмечено.

Кроме этого, мы оценили связь индекса наполнения желудка с объектами питания на объединенной выборке. В том случае, если в желудках присутствовала колюшка, средний индекс наполнения составлял 22,7 ± 4,57‰ (n=18), в случае присутствии в желудке эуфаузиид несколько выше - 35,9±10,32‰ (n=15), и в случае остальных объектов питания – 25,5±5,90‰ (n=28). Достоверных различий между этими выборками не отмечено. Никакой связи на индивидуальном уровне на объединенной выборке не отмечено между питанием разными объектами (анализировалась масса колюшки, эуфаузиид и остальных объектов питания в желудке).

## Численность и соотношение разных форм зоопланктона (июнь)

В начале лета в прибрежье формируется способное переносить некоторое опреснение специфическое планктонное сообщество преимущественно теплолюбивых видов, включающее 25 таксонов. Большую их часть составляют Copepoda, которые так же массово встречаются в поверхностных слоях более открытых частей Белого моря. Также, отмечены представители отряда Cladocera, личинки моллюсков классов Gastropoda и Bivalvia, коловратки (*Epiphanes sp.* и *Synchaeta sp.)*, инфузории *Helicostomella subulata*. В незначительных количествах встречены типично пресноводные формы – *Bosmina sp*. и *Kellicotia longispina*, которые могли попасть в море с континентальным стоком из близлежащих озёр. При сравнении с результатами предыдущих лет, когда наблюдения проводили или на протяжении всего лета, или только во второй его половине, в июне 2018 г в составе зоопланктона отмечены коловратки *Epiphanes sp.* и *Synchaeta sp.*, а также высокие количества ракообразных на личиночных стадиях, составляющих обычно более 20% численности. А также молодь (младшие копеподитные стадии) веслоногих рачков *Pseudocalanus* и *Calanus,* которые являются холодолюбивыми формами и летом обычно отсутствуют как в прибрежных сообществах, так и в поверхностных слоях открытых вод.

Если сравнивать тенденции развития зоопланктона в течение лета на разных станциях в разные годы, то они, в целом, сходны. В губе Сельдяной было отмечено наибольшее видовое разнообразие планктона (21 таксон в июне 2018 г). Здесь преобладали ракообразные *Oithona similis, Triconia borealis,* молодь копепод*,* инфузории *H. subulata* и коловратки *Synchaeta sp.* Общая численность планктона достигала 12тыс экз/м3.

В Сухой Салме в июне 2018 г здесь было отмечено 15 видов планктона. Преобладали ракообразные *Microsetella norvegica, Harpacticoida indet.* науплии копепод и личинки брюхоногих моллюсков. Численность в конце июня достигла 30 тыс.зкз/м3 за счёт массового развития науплиев.

В Лагуне Колюшковой обычно в массе развивается *Acartia longiremis,* личинки моллюсков *Gastropoda*. Прочие виды обычно присутствуют в пробах в небольших количествах во время прилива. В июне мы наблюдали увеличение численности сообщества как раз за счёт развития различных онтогенетических стадий *A.longiremis*. Кроме неё, в достаточных количествах отмечены ракообразные *Harpacticoida* и коловратки *Epiphanes sp.* и *Synchaeta sp.*

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Место | Дата | | | Всего таксонов |
| 02.05.2018 | 16.06.2018 | 30.06.2018 |
| Лагуна Колюшковая | 11 | 8 | 9 | 14 |
| Пролив Сухая Салма | 11 | 11 | 7 | 17 |
| Губа Сельдяная | 12 | 14 | 19 | 21 |

*Табл. 3. Таксономический состав зоопланктона на разных станциях.*

# Обсуждение:

Результаты данного исследования показали, что преобладающими объектами питания оказались мальки колюшки (44% массы пищевых комков в августе 2017 и 41% в августе 2018), и эуфазииды (46% массы комков в августе 2017 и 70% в июне 2018). Остальные таксоны не оказывали такого влияния по массе, но по встречаемости разница была менее заметна.

Видовой состав организмов в желудках оказался сходным с описанным в работе 2015 года (Бахвалова, 2015), но существенно отличался от описанного в работах прошлых лет (Чаянова 1939; Маргулис 1963; Тарвердиева 2000). Это может объясняться тем, что наше исследование было проведено на тех же станциях, что и исследование А.Е. Бахваловой 2015 года. Необходимо отметить, в нашей работе, для сбора проб сельди использованы только относительно крупноячейные жаберные сети, поэтому более мелкие особи оказались недоучтенными, что также может объяснять разницу с литературными результатами.

То что некоторые желудки были буквально забиты представителями одного вида (например мальками колюшки или эуфазиидами) можно объяснить поведенческой теорией «образа поиска» (“search image”, Dawkins 1971). Данная модель была описана у птиц, но наблюдалась и у других таксонов, в том числе и у рыб (Christensen 1983). Приобретая «образ поиска» определенного вида добычи, сельдь увеличить поглощение определенного вида пищи минимизируя траты энергии в процессе и увеличивая частоту поглощения мальков, но значительно уменьшая шанс того что будут выбраны другие объекты. Это хорошо укладывается в теорию оптимального фуражирования, согласно которой выбор пищи животными зависит от времени, затраченного на поиск пищи, и времени, требуемого на поимку и употребление пищи. Иначе говоря, животные выбирают ту стратегию, которая обеспечит максимальную скорость потребления энергии (MacArthur, Pianka, 1966; Werner, Hall, 1974). При этом, по нашим данным не удалось обнаружить достоверные различия между индексом наполнения желудка для сельдей, потребляющих разные объекты (молодь колюшки, эуфаузиид и остальных), что, по-видимому, объясняется высокой межиндивидуальной изменчивостью этого показателя.

*Thysanoessa inermis* была обнаружена в желудках в большом количестве, но в пробах планктона полностью отсутствовала. Это можно объяснить либо тем, что в данных местах она отсутствует, и сельдь, будучи подвижной рыбой, поедала ее где-то в другом месте, либо тем что использованное нами орудие лова(сеть Джеди) не позволяло вылавливать подвижных крупных объектов. Интересно, что в июньских пробах планктона личинки эуфазиид тоже отсутствовали, хотя их размер и степень подвижности близок к размеру взрослых особей калянуса, которые в наших пробах присутствуют. Это может свидетельствовать о том, что сельди потребляли их в местах, отличных от тех, которые использовали мы для сбора планктона.

Данных по скорости переваривания сельдью пищевых объектов немного, но недавние работы показывают, что личинки рыб перевариваются быстрее ракообразного зоопланктона (Godiksen et al., в печати). В результате экспериментов показано, что 50% вероятность узнавания переваренной личинки в желудке была достигнута в районе 2 часов 19 минут с момента поедания. При этом ракообразные *Calanus finnmarchicus,* которые были скормлены сельди одновременно с личинками мойвы, были почти не переварены (Haallfredsson et al.; 2007). В наших пробах большинство объектов имело непереваренный вид. Несмотря на то, что скорость переваривания зависит от температуры, это может значить, что с момента поедания сельдью рыб прошло около часа, а в случае с ракообразными и больше времени. За это время сельдь могла преодолеть большое расстояние. Кроме того, это может говорить о том, что роль ракообразных в питании по нашим анализам содержания желудков может быть ниже, чем на самом деле, а рыб, соответственно, выше.

В результате нашего исследования зоопланктона было описано типичное для июня планктонное сообщество преимущественно теплолюбивых видов, включающее 25 таксонов и представленное в основном бореальными копеподами, такими как *Acartia longiremis*, *Oithona similis* и др, представителями отряда Cladocera такими как *Evadne nordmanni* и *Podon leuckarti,* а также личинками моллюсков классов Gastropoda и Bivalvia, коловратки, инфузории *Helicostomella subulata*. В незначительных количествах встречены типично пресноводные формы – *Bosmina sp*. и *Kellicotia longispina*, которые могли попасть в море с континентальным стоком из близлежащих озёр. При сравнении с результатами предыдущих лет, когда наблюдения проводили или на протяжении всего лета, или только во второй его половине, в июне 2018 г в составе зоопланктона отмечены коловратки *Epiphanes sp.* и *Synchaeta sp.*, а также высокие количества ракообразных на личиночных стадиях, составляющих обычно около 20% численности. Также присутствует молодь (младшие копеподитные стадии) веслоногих рачков *Pseudocalanus* и *Calanus,* которые являются холодолюбивыми формами и летом обычно встречаются в планктоне прибрежных вод в меньшем количестве. Таким образом, можно заключить, что наши результаты по исследованию зоопланктона, в целом, сходны с результатами работ других исследователей (Кособокова, Перцова 2012).

# Выводы:

# В желудках сельди в Белом море были встречены представители таксонов Crustacea, Mollusca, Pisces, Annelida, Rotifera и Protozoa.

1. Часть организмов из желудков сельди, пойманной в прибрежье, является формами, обычно обитающими вдали от берегов или на глубине, например *Thysanoessa inermis*, *Calanus glacialis*, представители семейств Caprellidae и Hyperiidae, что показывает, что сельдь - подвижная рыба, и место ее поимки может быть удалено от места ее питания.
2. Преобладание в желудках сельди таких объектов, как мальки трехиглой колюшки*Gasterosteus aculeatus*или эуфазиевые рачки *Thysanoessa inermis*, которые были отмечены в пробах планктона в малых количествах или не были отмечены вообще, говорит о том, что это предпочитаемые объекты питания.

# Список литературы:

1. Bakun, A. (2006). Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: Navigating the “predator pit” topographies. Progress in Oceanography 68: 271-288
2. Batty R. S. et al. (1986). "Herring (*Clupea harengus*) filter-feeding in the dark." Marine Biology 91: 371-375.
3. Batty R.S. et al. (1990). "Light intensity and the feeding behaviour of herring, *Clupea harengus* " Marine Biology 107: 383-388.
4. Blaxter, J. H. S. (1964). "Spectral sensitivity of the herring, *Clupea harengus* L." J. Exp. Biol. 41: 155-162.
5. Blaxter, J. H. S. (1985). "The Herring: A Successful species?" Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 21-30.
6. Boehlert G.W., Morgan J.B. (1985). "Turbidity enhances feeding abilities of larval Pacific herring, *Clupea harenguspallasii* " Hydrobiologia 123: 161-170.
7. Checkley, David M. J. (1982). "Selective Feeding by Atlantic Herring (*Clupea harengus*) Larvae on Zooplankton in Natural Assemblages " MARINE ECOLOGY - PROGRESS SERIES 9: 245-253.
8. Cushing, D. H. (1967). The grouping of herring populations. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 41, 193-208.
9. Cushing, D. H. and Harris, J. G. K. (1973). Stock and recruitment and the problem of density dependence. Rapports et Proces- Verbaux des RPunions, Conseil International pour 1’E.xploration de la Mer 164, 142-155.
10. Cushing, D. H. (1974). The natural regulation of fish populations. In “Sea Fisheries Research” (F. R. Harden Jones, ed.), pp. 399-412.
11. Cushing, D. H. (1975). “Marine Ecology and Fisheries”. Cambridge University Press, Cambridge.
12. Cushing, D. H. (1982). “Climate and Fisheries”. Academic Press, London
13. Cushing D. H. (1990). Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations: an Update of the Match/ Mismatch Hypothesis. ADVANCES IN MARINE BIOLOGY. V.26
14. Dalpadado, P. (1993). "Some OBSERVATIONS ON THE FEEDING ECOLOGY OF NORWEGIAN SPRING SPAWNING HERRING CLUPEA HARENGUS ALONG THE COAST OF NORWAY." ICES STATUTORY MEETING 47.
15. Dalpadado P., Ellertsen B., W. Melle, and A. Dommasnes (2000). "Food and feeding conditions of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) through its feeding migrations." ICES Journal of Marine Science 57: 843–857.
16. Dalpadado P., Ellertsen B., W. Melle, and A. Dommasnes (2000). "Food and feeding conditions of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) through its feeding migrations." ICES Journal of Marine Science (57): 843–857.
17. Dawkins M. (1971). Perceptual changes in chicks: Another look at the ‘search image’ concept. Animal Behaviour. Volume 19, Issue 3, August 1971, Pages 566-574
18. De Silva, S. (1973). "Food and Feeding Habits of the Herring *Clupea harengus* and the Sprat C. sprattus in Inshore Waters of the West Coast of Scotland " Marine Biology 20: 282-290.
19. Dragesund, O., Hamre J. &Ulltang Ø. (1980). Biology and population dynamics of the Norwegian spring spawning herring. Rapports et Procès-verbaux des Réunions Conseil International pour l’Exploration de la Mer 177:43-71
20. Dragesund O. et al. (1997). Variation in migration and abundance of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.).Sarsia North Atlantic Marine Science 82(2): 97-105
21. Fortier L., Ponton D., Gilbert M. (1995). "The match/mismatch hypothesis and the feeding success of fish larvae in ice-covered southeastern Hudson Bay." MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES 120: 11-27.
22. Friedenberg L. E. et al. (2012). "Feeding dynamics of larval Pacific herring (*Clupea pallasii*) on natural prey assemblages: the importance of protists." FISHERIES OCEANOGRAPHY 21(2-3): 95–108.
23. Geffen, A. J. (2007). "Advances in herring biology: from simple to complex, copingwith plasticity and adaptability." CES Journal of Marine Science 66: 000–000.
24. Haegele W. C. and J. Schweigert (2011). Distribution and Characteristics of Herring Spawning Grounds and Description of Spawning Behavior. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol. 42: 39-55.
25. Haegele C. W. and Schweigert J. F.(1985). Distribution and Characteristics Herring Spawning Grounds and Description of Spawning behavior. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 (Suppl. I): 39-55.
26. Hallfredsson E. H. et al. (2007). "Estimation of digestion rates for herring *Clupea harengus* L. feeding on fish larvae." Journal of Fish Biology 70: 638–643.
27. Harding, D., Nichols, J.H. (1987). Plankton surveys off the north-east coast of England in 1976: an introductory report and summary of the results. Fish. Res. Tech. Rep., MAFF Direct. Fish. Res., Lowestoft, (86): 56pp.
28. Holst, J. C. (1992). Cannibalism as a factor regulating year class strength in the Norwegian spring-spawning herring stock. ICES CM 1992. H:14, 10 pp.
29. Hourston A.S. et al. (1981). "Capacity of Juvenile Pacific Herring (*Clupea harengus pallasii*) to Feed on Larvae of Their Own Species." Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences(1044).
30. Huse, G. and Toresen R. (1996). A Comparative Study of the Feeding Habits of Herring (*Clupea harengus*, Clupeidae, L.) and Capelin (*Mallotus villosus*, Osmeridae, Müller) in the Barents Sea.
31. Jun Ito (1971). "A Record of Pacific Herring (*Clupea harengu spallasii*) Feeding on Juvenile Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in a British Columbia Estuary." J. Fish. Res. Bd. Can. 28: 1921-1921.
32. Ki*ø*rboe T., Munk. P. (1985). "Feeding behaviour and swimming activity of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to density of copepod nauplii " MARINE ECOLOGY - PROGRESS SERIES 24: 15-21.
33. Lajus, D. L. (2001). Variation patterns of bilateral characters: variation among characters and among populations in the White Sea herring, *Clupea pallasi marisalbi* (Berg) (Clupeidae, Teleosti). Biological Journal of the Linnean Society, 74: 237–253.
34. Lajus, D. L. (2002). "Long-term discussion on the stocks of the White Sea herring:historical perspective and present state." ICES Marine Science Symposia 215: 315–322.
35. Last, J. M. (1989). "The food of herring, *Clupea harengus*, in the North Sea, 1983-1 986." J. Fish Biol. 34: 489-501
36. Misund, O. A. et al. (1998). Distribution, migration and abundance of Norwegian spring spawning herring in relation to the temperature and zooplankton biomass in the Norwegian Sea as recorded by coordinated surveys in spring and summer 1996. Sarsia 83: 117-127.
37. Norcross B. L., Foy R. J. (1999). "Feeding Behavior of Herring(Clupea pallasi) Associated with Zooplankton Availability in Prince William Sound, Alaska." Ecosystem Approaches for Fisheries Management.
38. Norcross B. L., Foy R. J. (1999). "Spatial and temporal variability in the diet of juvenile Pacific herring (*Clupea pallasii*) in Prince William Sound, Alaska." Can. J. Zool. (77): 697-706.
39. Pinchuk A. I. (2006). "Egg production and early development of *Thysanoessa inermis* and *Euphausia pacifica* (Crustacea: Euphausiacea)in the northern Gulf of Alaska." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 332: 206–215.
40. Pitcher et al. (1989). "Hunger motivation as a promoter of different behaviours within a shoal of herring: selection for homogeneity in fish shoal?" J. Fish Biol. (35): 459-460.
41. Robinson, C. J. (1994). "Food competition in a shoal of herring: The role of hunger." Marine Behaviour and Physiology 24(4): 237-242.
42. Rottingen, I. (1992). "RECENT MIGRATION ROUTES OF NORWEGIAN SPRING SPAWNING HERRING." ICES CM 18.
43. Rybkina et al., (2017). Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in wild eelgrass. Journal of the Marine Biological Association of the UK, 1-9.
44. Schmidt, T. C. d. S. (2017). Reproductive traits across the Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) stock complex. Department of Biology, University of Bergen. philosophiae doctor (PhD).
45. Slotte, A. (2003). "Size dependency in the migrations and distribution of Norwegian spring spawning herring " ICES CM 1.
46. Stacey N. E., Hourston A. S. (1982). "Spawning and Feeding Behavior of Captive Pacific Herring, *Clupea harengus pallasi*." Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 489 -498.
47. Stacey, N. and A. S. Hourston (2011). Spawning and Feeding Behavior of Captive Pacific Herring, *Clupea harengus pallasii*.
48. Sturdevant, M., et al. (2001). Feeding habits, prey fields, and potential competition of young-of-the-year walleye pollock (*Theragra chalogramma*) and Pacific herring (*Clupea pallasi*) in Prince William Sound, Alaska, 1994-1995.
49. TIMOFEEV, S. F. (2000). "DISCOVERY OF EGGS AND LARVAE OF THYSANOESSA RASCHII (M . SARS, 1846) (EUPHAUSIACEA) IN THE LAPTEV SEA: PROOF OF EUPHAUSIIDS SPAWNING ON THE SHELF OF THE ARCTIC OCEAN." Crustaceana 73(9): 1089-1094.
50. Toresen, G. H. R. (2000). "Juvenile herring prey on Barents Sea capelin larvae." Sarsia 85(5-6): 385-391.
51. Viitasalo et al. (1995). Seasonal and long-term variations in the body size of planktonic copepods in the northern Baltic Sea. Marine Biology 123(2).
52. Watters, D., et al. (2004). Pacific Herring Spawning Grounds in San Francisco Bay: 1973–2000.American Fisheries Society Symposium 39:3–14
53. Аверинцев С.В. (1927). Сельди Белого моря. Тр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 2. Вып. 1. С. 41–47.
54. Адров М.М. (1970). К гидрологии Кандалакшской впадины. Труды ПИНРО. Вып. 27: с. 101-113.
55. Бабков А.И., Прыгункова Р.В. (1985). Структура температурного поля и распределение зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря в связи с особенностями динамики вод. Иссл. фауны морей. Т.31/39. С.89-93.
56. Бахвалова А.Е. (2015). Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatu s*L.как объект питания рыб Белого моря. Выпускная квалификационная работа магистра(магистерская диссертация).
57. Бек Т.А. (1988). Прибрежная зона приливного моря как объект для исследования детритной трофической структуры. ДАН СССР, т.299, №3, с. 762-765.
58. Герасимова О.В., Подражанская С. Г.(1985). Условия питания и особенности трофических связей промысловых рыб Белого моря. Биотопические основы распределения промысловых и кормовых животных. с. 116-125
59. Горбатенко М. (2013). Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море. Известия ТИНРО. 173. 164-183.
60. Гошева Т.Д. (1967). О миграциях сельди в заливах Белого моря. Рыбное хозяйство. №3, с.10-14.
61. Дворецкий В. Г. (2015). "Особенности распределения зимнего зоопланктона в Печорском море". Вестник Кольского научного центра РАН 3/2015(22).
62. Ивлев, В. С. (1955). Экспериментальная экология питания рыб, ПИЩЕПРОМИЗДАТ.
63. Kособокова К.Н. и Перцова, Н.М. (2012). Зоопланктон Белого моря: структура, динамика и экология сообществ: 640-674.
64. Лайус Д.Л. (19896). Особенности экологической и популяционной структуры сельди Белого моря. Автореф. диссер. на соискан уч. степ канд. биол. наук. Л. 18с.
65. Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е.В., Иванов М. В. (2013). «Волны жизни» беломорской колюшки. Природа, №4. с. 43-52
66. Лайус Д.Л. (1995). О популяционной структуре беломорской сельди. Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Мат. докл. Л. С. 25- 27.
67. Маргулис Р. Я. (1963). Некоторые данные о сезонных изменениях в питании беломорской сельди. Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып.1. с.104-107.
68. Мухомедияров Ф. Б. (1966).Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) Кандалакшского залива Белого моря. Вопр. ихтиол., Т. 6. Вып. 3 (40). с. 454-467.
69. Надежин В.М. (1959). Влияние гидрологических и метеорологических условий на концентрацию кандалакшских и онежских сельдей. Зоологический журнал. Т.38, вып. 2. С 228-242.
70. Надежин В.М. (1963). Значение течений в жизни беломорский сельди. Вопросы ихтиологии. Т.3, вып.4. С. 618-624.
71. Паленичко З.Г.(1957). Основные закономерности развития беломорской ихтиофауны. Вопросы ихтиологии. Вып.9 – с. 19-28
72. Перцова М. Н. (1967). "Cредние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря." Океанология 2(2): 309–313.
73. Перцова Н.М. (1970) Зоопланктон Кандалакшского залива Белого моря. В кн.: Биология Белого моря. Изд-во МГУ, М., p 34-45
74. Подражанская С.Г. (1996). Питание взрослой сельди Белого моря. Гидробиологическое общество РАН; съезд 7, материалы том 1.
75. Пономарева М. (1963). Эвфаузиды северной половины Тихого океана, их распространение и экология массовых видов. Л. А. - 125-140 с
76. Примаков И. М., Кузнецова Е. А., Чернова Е. Н. (2010). "ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ PSEUDOCALANUS MINUTUS И CALANUS GLACIALIS В КАНДАЛАКШСКОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОРЯ." ВЕСТНИК САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА(2): 47-54.
77. Савоськин М.Ю. (1969). Основные черты гидролого-гидрохимического режима губы Чупа Белого моря: Отчет о гидрол. работах в губе Чупа Белого моря за 1957–1967 гг., Фонды Зоологического института АН СССР (Беломорская биостанция).
78. Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К. и др. (2004). Генетическая изменчивость сельдей рода *Clupea* Белого моря. Вопр. ихтиологии. Т. 44. (2). С. 207–217.
79. СТАСЕНКОВА, Н. И. (2005). "О ЗАХОДАХ БЕЛОМОРСКОЙ СЕЛЬДИ (*Clupea pallasii marisalbi* Berg, 1923) В ЮГО-ВОСТОЧНЫЕ РАЙОНЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ ПО МАТЕРИАЛАМ 2002-2003 гг." Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря, материалы IX международной конференции: 297-300.
80. Стрелков П.П., Лайус Д.Л., Вайнола Р.О. (2016). В погоне за гибридной сельдью. Природа 10: 51-59
81. Тамбовцев В.М. (1966). О заходах атлантической сельди (*Clupea harengus harengus*) в Белое море. Тр. Поляр.НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 17. С. 223–236.
82. Тарвердиева М.И. и др. (2000). Питание сельди (*Clupea harengus maris-albi* Berg) в разных районах Белого моря. Морские гидробиологические исследования
83. Чаянова Л.А. (1939). Питание беломорской сельди. Сборник, посвященный научной деятельности Почетного академика Н.М. Книповича. с.279-299.