

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

УДК 597.562.574.34

**ТЕМПЕРАТУРНЫЙ РЕЖИМ И ДРУГИЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ
УРОЖАЙНОСТЬ ПОКОЛЕНИЙ МОЙВЫ *MALLOTUS VILLOSUS* В
БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ**

© 2012 г. В.М. Борисов, М.А. Богданов, И.В. Тарантова

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и
океанографии, Москва 107140*

Поступила в редакцию 20.06.2010 г.

Окончательный вариант 14.02.2012 г.

На основе спутниковых SST-данных выявлена связь между температурой воды и урожайностью поколений мойвы. Более продолжительные сезоны охлаждения вместе с дефицитом мелкого зоопланктона и потреблением личинок мойвы сельдью создают «узкое» место в воспроизводстве запаса. Достоверная отрицательная корреляция численности 0-группы мойвы с длительностью сезонов охлаждения и сроками его начала позволяет прогнозировать численность новых поколений с заблаговременностью 8-9 месяцев.

Ключевые слова: мойва, личинки, урожайность, молодь сельди, поверхностная температура моря, прогноз.

ВВЕДЕНИЕ

Научный мониторинг состояния запаса мойвы в Баренцевом море ведется с 1972 г., когда по результатам гидроакустической съемки впервые была получена более или менее определенная оценка промысловой биомассы этого вида (Gjosæter, 2011). Ежегодно получаемые таким образом оценки дают возможность увидеть как общую картину развития запаса мойвы на протяжении почти четырех десятилетий, так и некоторые особенности его динамики по годам за этот период.

Обращает на себя внимание, в частности, повторяющаяся с середины 80-х годов 8-9-летняя периодичность спадов и подъемов запаса. За 3-4 года он падал от 3-7 млн. т (1984, 1991 гг.) до 0,1-0,2 млн. т (1987 г., 1994 г.), что вынуждало Смешанную Российско-Норвежскую комиссию по рыболовству (СРНК) уже трижды за последние 25 лет вводить запрет на промысел мойвы.

Важность мойвы в экосистеме Баренцева моря несомненна. Она является основным компонентом в питании ряда хищных рыб, морских птиц и млекопитающих, которые нередко обязаны ей процветанием либо, наоборот, угнетением своих запасов. С другой стороны, мойва сама зависима как от численности ее потребителей, так и от гидролого-климатических условий в море, которые определяют успешность переста и инкубации икры, продолжительность и направление дрейфа личинок, наличие достаточного количества микро- и макрзоопланктона, который бы удовлетворял пищевые потребности мойвы на разных стадиях ее развития.

С учетом сказанного, а также большого значения мойвы для норвежского и российского рыбного промысла в Баренцевом море, вполне понятен повышенный интерес к поиску причин наблюдаемых колебаний мойвенного запаса. Обилие научных исследований, касающихся выявления особенностей биологии мойвы и воздействия различных факторов среды на динамику ее запаса, до сих пор не дает однозначности в том, какие факторы следует считать первостепенными.

Несмотря на широкое распределение мойвы по акватории Баренцева моря и принадлежность ее к высокочисленным популяциям с коротким жизненным циклом, она, в силу массовой посленерестовой смертности, относительно низкой плодовитости – 4,5-22 тыс. икринок (Поздняков, 1957) и стремления держаться в плотных стаях даже при минимальной численности (Prokhorov, 1968) оказывается достаточно уязвимой для интенсивного промысла. Перелов мойвы расценивается как одна из причин наблюдаемых коллапсов ее запаса (Hjermann et al., 2004a), поскольку большое изъятие нерестовиков значительно снижает численность личинок (Hjermann et al., 2010). Сообразуясь с важностью фактора промысла для успешного воспроизводства мойвы, СРНК ежегодно с 1979 г. назначает такой объем ОДУ, который бы не оказывал негативного влияния на ее запасы (Hamre, 1985).

Негативное воздействие перелова по-видимому усиливается в годы, когда к нему добавляется повышенная смертность личинок мойвы, за счет их истребления молодью сельди (Hjermann et al., 2004b). Рабочая гипотеза J. Hamre (1994, 2003) о тесном взаимодействии численностей мойвы, сельди и трески нашла немало последователей, особенно в отношении негативного воздействия молоди сельди, которая, откармливаясь на личинках мойвы, в некоторые годы превращает ее исходно богатые поколения в бедные (Gjøsæter, Bogstad, 1998; Huse, Tøresen, 2000; Godiksen et al., 2006; Hallfredsson, Pedersen, 2009; Wiedman, 2010).

P. Fossum (1992), анализируя успешность пополнения запаса в 1983-1985 гг., в зависимости от темпов смертности личинок в начальный период питания, не обнаружил ожидаемой обратной связи. Однако такая связь имеется с численностью молоди сельди, откармливающейся на личинках мойвы. Моделируя сценарий пространственно-временного совмещения ареалов молоди сельди и личинок мойвы, Pederson et al. (2009) показали, что только за две недели хищник может потреблять 20-50% первоначальной численности жертвы.

Среди других факторов, ощутимо снижающих запасы мойвы, несомненно, важную роль играет треска, в рационе которой основным компонентом нередко является мойва (Bogstad, Gjøsæter, 2001). Не случайно широко известен термин «мойвенная треска» или *loddetorsk*, характеризующий особый период пагула (зимне-весенний), когда неполовозрелая треска следует за скоплениями мойвы и питается исключительно ею (Бойцов и др., 2003). Кроме того, пелагическая молодь трески 0-группы, интенсивно питаясь личинками мойвы в годы совпадения их ареалов, может снижать численность личинок до 1,5% в день (Hallfredson et al., 2007), что, несомненно, сказывается на пополнении запасов мойвы.

В экосистеме Баренцева моря мойва, несомненно, занимает лидирующее положение среди других планктофагов (Prokhorov, 1968; Panasenko, 1984; Hamre, 1994; Gjøsæter, 1998). В связи с этим, состояние ее запасов во многом определяется количеством подходящего корма. Своевременное наличие в районе распределения мойвы необходимого по составу и биомассе кормового зоопланктона справедливо расценивается как фактор, лимитирующий ее численность и биомассу. От наличия мелких фракций планктона зависят рост и выживание молоди, а темп роста взрослой мойвы хорошо коррелирует с численностью крупного зоопланктона (Gjøsæter et al., 2002). Наиболее избирательны в отношении корма личинки, особенно в начальный период их активного питания. При размере менее 35 мм они способны захватывать только мелкий фито- и зоопланктон, имея меньшее ротовое отверстие, чем, например, у личинок сельди и трески такого же размера (Pedersen, Fosshelm, 2008).

После рассасывания желточного мешка личинки мойвы имеют минимальные энергетические запасы, поэтому даже кратковременный дефицит мелких кормовых организмов (науплии и яйца *Copepoda*, копеподиты *Acartia* spp., *Temora longicornis*, личинки других беспозвоночных, велигеры *Bivalvia*), предпочитаемых личинками мойвы (Карамушко, Карамушко, 1995; Fossheim et al., 2006), может приводить к их высокой смертности.

Не умаляя важности выше перечисленных факторов на многолетнюю динамику запасов мойвы, мы все же склонны в каждом из них видеть определяющее участие гидрологических условий. Эти условия, складывающиеся в море в каждом конкретном году, сказываются как непосредственно на самой мойве, так и на ее корме, и на ее хищниках, что в свою очередь в большей или меньшей степени влияет на запасы мойвы. Наиболее удобным показателем, регистрирующим годовые и сезонные изменения, является температура воды в море и в том числе ее поверхностного слоя.

В настоящей статье авторы, используя данные спутникового мониторинга поверхностной температуры воды (SST) норвежско-баренцево-морского региона, попытались выяснить влияние продолжительности сезонов прогрева и охлаждения моря на успешность выживания мойвы на первом году жизни. Параллельно выявленная связь между сроками начала этих сезонов и их продолжительностью обеспечивает возможность заблаговременного прогнозирования урожайности поколений мойвы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В методическом плане это исследование строилось так, чтобы последовательно анализируя основные этапы жизненного цикла популяции мойвы Баренцева моря, выявить те из них, которые наиболее чувствительны к изменяющимся условиям среды. Схема анализа в некоторой степени была похожей на ту, которую использовали A.C. Gundersen и H.Gjøsæter (1998) при сравнении численностей мойвы на стадиях личинки, 0-группы и 1-группы для поколений 1981-1994 гг. В нашем случае временной ряд включал также поколения 1995-2010 гг. (Anonymous, 2010). Кроме того, дополнительно использованы данные по биомассе перестового запаса мойвы за 1980-2010 гг. и численности возрастных групп «2+» и «3+», а также биомассе молоди сельди, нагуливающейся в Баренцевом море (Anonymous, 2010).

При анализе численностей разновозрастных групп выяснилось, что по ряду поколений численность более старших возрастных групп оказывалась близкой и даже большей, чем у младших. Причины отмечаемого несоответствия численности поколения по возрастам связаны прежде всего с относительно большим просеиванием мелкой рыбы через учетное орудие лова либо с тем, что часть районов распределения молоди не охватывается учетной сеткой станций. И в том, и в другом случае происходит недоучет, что отмечается и для других объектов. Применительно к мойве попытки корректировки результатов учетных съемок уже предпринимались (Ушаков, Галкин, 1983; Eriksen et al., 2009).

Вполне приемлемым подходом для корректировки представляется использование среднего процента годовой убыли, найденного для поколений, численность которых от возраста к возрасту снижается достаточно реально. Такой подход позволяет по численности поколения в возрасте «i» восстановить его численность в возрасте «i-1» (табл. 1).

Таблица 1. Численность поколений по возрастам и годовая смертность мойвы Баренцева моря.
Table 1. Number by age and year mortality of the Barents Sea capelin.

Покоче- ния	Численность «0+» (10 ⁹ экз.)			Численность «1+» (10 ⁹ экз.)			Численность «2+» (10 ⁹ экз.)			Числен- ность «3+» (10 ⁹ экз.) данные съепок
	данные съепок	корр. данные	годовая убыль %	данные съепок	корр. данные	годовая убыль %	данные съепок	корр. данные	годовая убыль %	
1980	740		45,5	403		63,3	148		74,3	38
1981	<i>477*</i> ?	1035	49,0	528		62,1	200		76,0	48
1982	600		14,2	515		63,7	187		88,8	21
1983	340		54,4	155		69,0	48		93,7	3
1984	275		85,8	39		87,7	5		100,0	0
1985	64		90,6	6		66,7	2		100,0	0
1986	<i>42</i> ?	143	49,0	<i>38</i> ?	73	60,1	29		89,7	3
1987	<i>4</i> ?	382	49,0	<i>21</i> ?	195	60,1	<i>18</i> ?	78	79,4	16
1988	<i>65</i> ?	875	49,0	<i>189</i> ?	446	60,1	178		81,5	33
1989	<i>862</i> ?	2851	49,0	<i>700</i> ?	1454	60,1	580		77,8	129
1990	<i>116</i> ?	788	49,0	402		51,2	196		91,3	17
1991	<i>169</i> ?	688	49,0	351		84,9	53		92,5	4
1992	<i>2</i> ?	49	49,0	<i>2</i> ?	25	60,1	<i>3</i> ?	10	79,4	2
1993	<i>1</i> ?	39	49,0	20		60,0	8		75,0	2
1994	<i>14</i> ?	59	49,0	<i>7</i> ?	30	60,1	12		83,3	2
1995	<i>3</i> ?	161	49,0	82		52,4	39		71,8	11
1996	137		27,7	99		26,2	73		63,0	27
1997	189		5,3	179		43,6	101		66,3	34
1998	<i>113</i> ?	306	49,0	156		28,8	111		72,1	31
1999	<i>288</i> ?	880	49,0	449		51,2	219		77,2	50
2000	<i>141</i> ?	447	49,0	<i>114</i> ?	228,1	60,1	91		87,9	11
2001	90		33,3	60		83,3	10		40,0	6
2002	<i>67</i> ?	161	49,0	82		69,5	25		92,0	2
2003	341		85,0	51		74,5	13		53,8	6
2004	<i>54</i> ?	108	49,0	<i>27</i> ?	55	60,1	22		81,8	4
2005	<i>148</i> ?	271	49,0	<i>60</i> ?	138	60,1	55		54,5	25
2006	<i>516</i> ?	1135	49,0	<i>277</i> ?	579	60,1	231		73,6	61
2007	480		34,8	313		47,0	166		63,2	61
2008	<i>995</i> ?	629	49,0	<i>124</i> ?	321	60,1	128			
2009	673		63,0	248						
2010	319									
Mean mortality %			49,0			60,1			79,4	

Примечание: * Сомнительные или ошибочные данные съепок выделены курсивом.

Note: * The doubtful or erroneous survey data are show in italics.

Без проделанной корректировки трудно судить об успешности выживания личинок мойвы в летний период, заведомо зная о недоучете 0-группы осенью. Для оценки степени влияния молоди сельди, питающейся личинками мойвы на их

численность в разные годы, также необходимы, хотя бы приближенные к реальным, оценки численности 0-группы мойвы по всем поколениям.

На рисунке 1 представлена сравнительная динамика численности поколений по съемочным и скорректированным данным для возрастных групп «0+» и «1+».

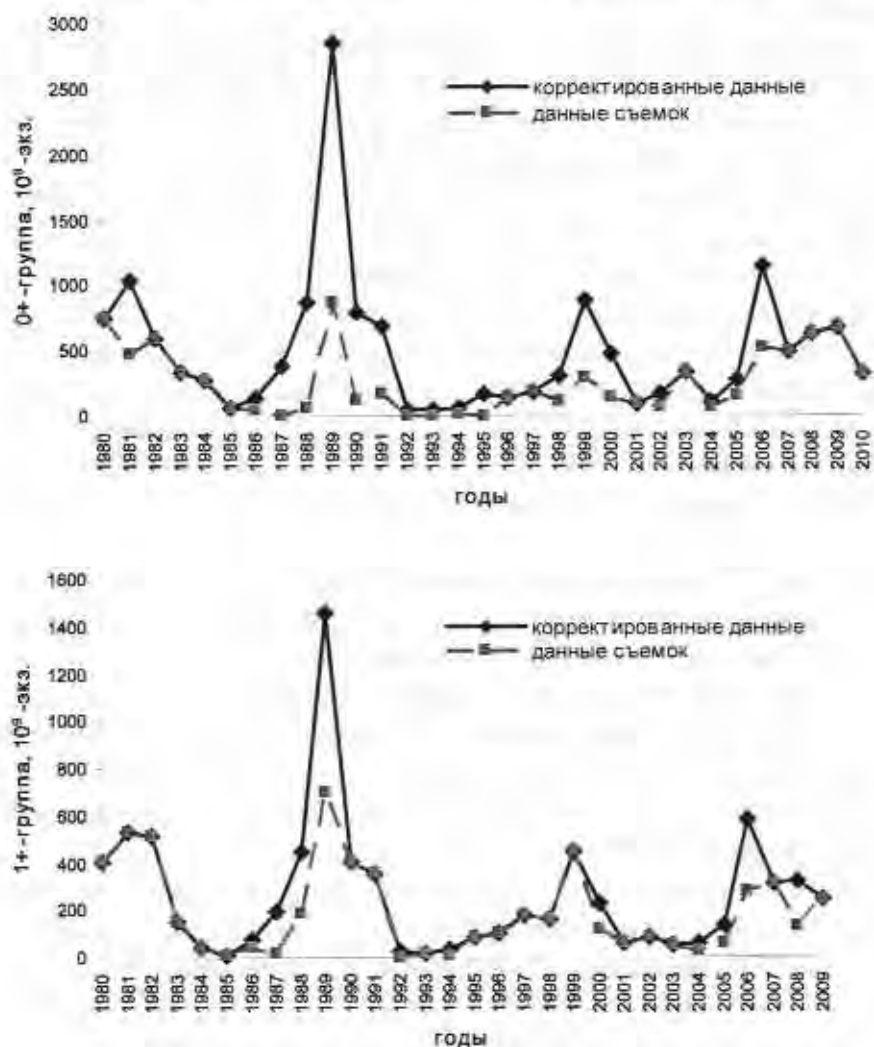


Рис. 1. Сравнение съемочных и скорректированных данных по численностям «0+» и «1+» - групп мойвы

Fig. 1. Comparison of survey and correct data of capelin «0+» and «1+» group abundances

Корректировка численностей не дала существенных изменений в общей картине самой динамики численности по годам. Поколения, ранее признанные по численности 0-группы богатыми (1980-1983, 1989, 1999, 2006-2009), средними (1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1996-1998, 2000-2005) и бедными (1986, 1987, 1992-1995) остаются таковыми и после корректировки. Однако в абсолютных значениях расхождения более заметны. В первую очередь это касается богатых поколений, по которым скорректированные значения оказываются существенно выше. Этот факт свидетельствует о том, что основной недоучет молодежи касается высокоурожайных поколений. Косвенным подтверждением этому служит и сопоставление численностей разных поколений более надежно оцениваемой возрастной группы «2+» (Прозоркевич, 2010). Самое бедное поколение (1985 г.) по численности

($2 \cdot 10^9$ экз.) оказывается в этом возрасте ниже самого богатого (1989 г.) в 290 раз ($580 \cdot 10^9$ экз.). Если же эти поколения сравнивать в возрасте 0+ (соответственно, $64 \cdot 10^9$ и $862 \cdot 10^9$ экз.), то они отличаются всего в 13,5 раз. Такое несоответствие может быть порождено только одной причиной – недоучетом богатого поколения 1989 г. в возрасте «0+».

Для характеристики межгодовой динамики температурного режима Баренцева моря использованы данные по поверхностной температуре воды, получаемые с искусственных спутников Земли и построенные на их основе еженедельные SST-карты (Ванюшин и др., 2005; Vanyushin et al., 2011).

Межгодовая динамика теплосодержания водных масс в районах обитания молоди мойвы анализировалась по срокам прохождения 5°C -изотермы через меридиан 35° в.д. (от берега до 72° с.ш.). Меридиан 35° в.д. и 5°C -изотерма выбраны в качестве реперных, поскольку они наиболее удачно, по сравнению с другими вариантами, отражают связь сроков пересечения этого меридиана 5°C -изотермой (при ее смещении на восток и обратно), с продолжительностью сезонов прогрева и охлаждения моря. Кроме того, меридиан 35° в.д. делит акваторию Баренцева моря примерно пополам на его восточную и западную части, проходя практически через все части ареала мойвы, включающие распределение икры, молоди и районы нереста.

Нахождение 5°C -изотермы восточнее 35° в.д. в летние месяцы и ее обратный ход до 35° в.д. осенью, а в некоторые годы, включая и декабрь, может расцениваться как сезон «прогрева» восточных районов моря (табл. 2).

Вытеснение этой изотермы в районы западнее 35° в.д., приходящееся в основном на конец года, и пребывание ее там до весны очередного календарного года с последующей сменой направления до нового пересечения реперного меридиана в конце мая – середине июня может расцениваться как сезон «охлаждения» восточной части моря (табл. 3).

Процедура определения продолжительности сезонов «прогрева» и «охлаждения» моря по годам может быть рассмотрена на примере 2000-2001 гг. Весной 2000 г. 5°C -изотерма, продвигаясь из западных районов в восточном направлении, пересекла меридиан 35° в.д. 29 мая (табл. 2). Эта дата принята за начало прогрева восточной части моря. К середине осени вектор продвижения 5°C -изотермы сменился на противоположный. Смещаясь на запад, 5°C -изотерма 24 ноября вновь прошла через меридиан 35° в.д., т.е. продолжительность ее пребывания на востоке моря (сезон прогрева) составила 179 сут. После этого, а именно с 24 ноября 2000 г. по 11 июня 2001 г., т.е. в течение 199 сут. 5°C -изотерма находилась западнее 35° в.д. (табл. 3), т.е. все это время в восточной части моря продолжался период «охлаждения».

Для выявления связи между началом периодов «прогрева»/«охлаждения» и их продолжительностью было необходимо стартам этих периодов по каждому году придать не календарное, а условное числовое значение. Методически это сводилось к следующему. Во всем анализируемом временном ряду (1995-2010 гг.) сроки пересечения 5°C -изотермой 35°E при ее смещении на восток колебались от 26 мая (1997 г.) до 16 июня (1996 г.), т.е. диапазон расхождений в стартовых датах составляет 22 дня. Исходя из этого, самой ранней дате может соответствовать условное значение, равное 1, а самой поздней – 22 (табл. 2).

Таблица 2. Дата прохождения 5°C-изотермой 35° в.д. и продолжительность ее продвижения на восток и обратно (сезон прогрева).

Table 2. Date of pass the 35°E by 5°C- isotherm and duration of its movement to east and back (warm season).

Годы	Дата пересечения 35° в.д.			Продолжительность теплого сезона, дней
	Вход в восточную часть моря		Выход из восточной части моря	
	Условная дата	Календарная дата		
1995	12	06.06	16.11	163
1996	22	16.06	26.11	163
1997	1	26.05	14.12	202
1998	18	12.06	16.11	157
1999	16	10.06	23.12	196
2000	4	29.05	24.11	179
2001	16	11.06	05.11	147
2002	13	07.06	25.11	171
2003	18	12.06	15.12	186
2004	13	07.06	29.11	175
2005	2	27.05	25.12	212
2006	4	29.05	27.12	212
2007	3	28.05	31.12	217
2008	17	11.06	27.12	199
2009	14	08.06	16.12	191
2010	6	31.05	24.11	176
2011	19	13.06		

По аналогии с описанным, расхождение в стартах периодов охлаждения составляет 57 дней: 5 ноября (2001 г.) и 31 декабря (2007 г.). Тогда для 2001 г., в котором 5°C-изотерма пересекла 35° в.д. ранее всего, условная дата начала охлаждения будет равна 1, а для 2007 г., соответственно, 57 (табл. 3).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нет сомнений в том, что пополнение промыслового запаса мойвы зависит не только от численности (биомассы) нерестовавших родителей, т.е. от исходного количества выметанной икры, но и от складывающихся внешних условий. Можно «а priori» предположить разную чувствительность мойвы к воздействию внешних факторов на каждом этапе ее развития. Поиск наиболее уязвимого из них, на котором в основном и формируется будущее пополнение, представляет особый интерес для целей прогнозирования. При анализе результатов мы старались придерживаться принципа поэтапности.

Нерестовый запас, личинки и молодь мойвы

Основываясь на многолетних материалах по вылову, динамике запаса и подходе к его управлению, предложенному Gjøsæter et al. (2002), СРНК в 2002 г. приняла решение не допускать снижения нерестового запаса мойвы ниже определенного B_{lim} . Стратегия управления запасом, основанная на $B_{lim} = 200$ тыс. т, действует и сейчас. В соответствии с ней подразумевается, что биомасса нерестового

запаса (SSB) при условии $SSB \geq 200$ тыс. т с достаточной степенью вероятности не допускает появление бедных поколений.

Таблица 3. Дата прохождения 5°C-изотермой 35° в.д. и продолжительность ее продвижения на запад и обратно (сезон охлаждения).

Table 3. Date of pass the 35°E by 5°C-isotherm and duration of its movement to west and back (cold season).

Годы	Дата пересечения 35° в.д.		Продолжительность холодного сезона, дней	
	Вход в западную часть моря			Выход из западной части моря
	Условная дата	Календарная дата		
1995	3	07.11		
1996	22	26.11	16.06	
1997	40	14.12	26.05	
1998	12	16.11	12.06	
1999	49	23.12	10.06	
2000	20	24.11	29.05	
2001	1	05.11	11.06	
2002	21	25.11	07.06	
2003	41	15.12	12.06	
2004	25	29.11	07.06	
2005	51	25.12	27.05	
2006	53	27.12	29.05	
2007	57	31.12	28.05	
2008	53	27.12	11.06	
2009	42	16.12	08.06	
2010	20	24.11	31.05	
2011			13.06	

Идеология такой стратегии основана на вполне логичном предположении о прямой связи пополнения с SSB. В некоторой степени это подтверждается сопоставлением многолетних данных по нерестовому запасу мойвы с численностью получаемых от него личинок (рис. 2).

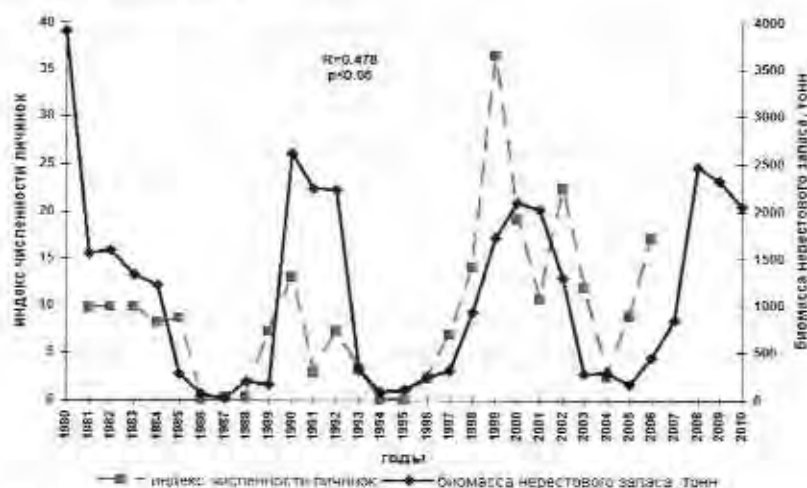


Рис. 2. Связь численности личинок мойвы с биомассой нерестового запаса

Fig. 2. Relationship of capelin larva abundance with spawning stock biomass

Общий ход кривых, построенных по этим данным, указывает на то, что на этапе инкубации икры, вылупления личинок и до момента их учета во время летней съемки (июнь), т.е. за первые 3-4 мес. существования поколения, его количественная связь с численностью родителей сохраняется. Однако уже к августу-сентябрю, судя по результатам учетной съемки молоди, ожидаемая связь SSB с численностью 0-группы мойвы утрачивается (рис. 3а), естественно не обнаруживаясь и позже, с численностью группы «1+» (рис. 3б).

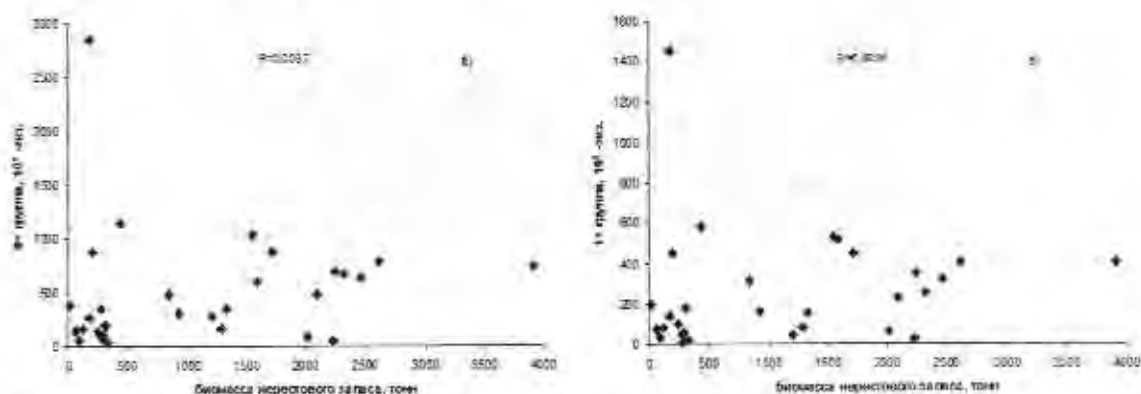


Рис. 3. Сопоставление численностей «0+» - группы (а) и «1+» - группы (б) мойвы с нерестовым запасом

Fig. 3. Collation of capelin «0+» -group (a) and «1+» -group (b) abundances with spawning stock biomass

Сопоставление данных за 25-летний период по индексам личинок мойвы с численностью 0-группы также не выявило какой-либо значимой связи между этими показателями, что за 30-ти летний период подтверждает вывод, сделанный ранее на 13-летнем материале (Gundersen, Gjøsæter, 1998).

Вместе с тем, анализ связи численности 0-группы с численностью мойвы в последующих возрастах того же поколения («1+» и «2+») говорит о достаточно хорошей их согласованности. Это проявляется как на данных, полученных непосредственно по результатам учетных съемок (рис. 4 а), так и на скорректированных в соответствии с процедурой, описанной в разделе «Материал и методика» (рис. 4 б).

Наличие корреляции между SSB и индексами численности личинок, отсутствие таковой с возрастными группами «0+» и «1+», с одной стороны, а с другой – хорошая согласованность между собой оценок по учету «0+», «1+» и «2+», которую не удалось обнаружить при сопоставлении численностей личинок и «0+», свидетельствуют в пользу следующего утверждения. Судьба вновь пародившегося поколения в основном решается в летние месяцы, а точнее в период между проведением личиночной съемки (июнь) и учетом «0+»-группы (сентябрь). От условий, складывающихся непосредственно в этот период, либо им предшествующих, но которые предопределили текущую ситуацию, зависит быть новому поколению мойвы богатым, средним или бедным по численности.

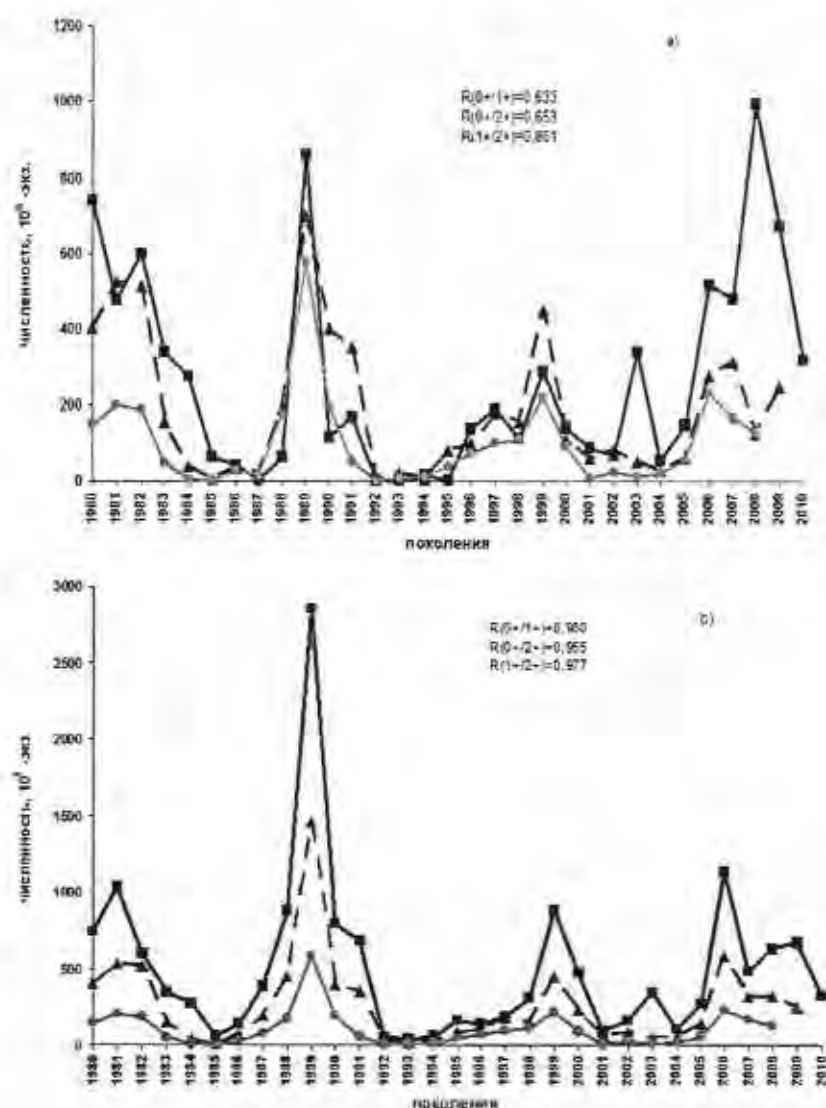


Рис. 4. Связь численностей «0+», «1+» и «2+» групп мойвы внутри поколений по данным съемок (а) и скорректированным (б)

Fig. 4. Relationship of «0+», «1+» and «2+» - group capelin abundances by year classes survey data (a) and correct data (b)

Молодь сельди и личинки мойвы

Взаимоотношения сельди и мойвы в Баренцевом море, особенно воздействие молоди первой на личинок второй, постоянно находятся в поле зрения исследователей этих рыб, начиная с работ J. Namre (1988, 1994, 2003). Гипотеза о том, что ювенильная сельдь в возрасте «1+», «2+» и частично «3+», нагуливающаяся в южной части моря преимущественно на личинках мойвы, является основной причиной появления бедных поколений ее запаса, неоднократно подкреплялась новыми данными (Fossum, 1992; Huse, Tøresen, 1996, 2000; Gjøsæter, Bogstad, 1998; Godiksen et al., 2006; Pedersen, Fosshelm, 2008; Pedersen et al., 2009; Hallfredsson, Pedersen, 2009; Wiedman, 2010).

Однако справедливость принципа «много молоди сельди — высокая смертность личинок мойвы — малочисленность ее пополнения» обычно основывалась на 3-4-х, наиболее показательных в этом отношении годах (рис. 5).

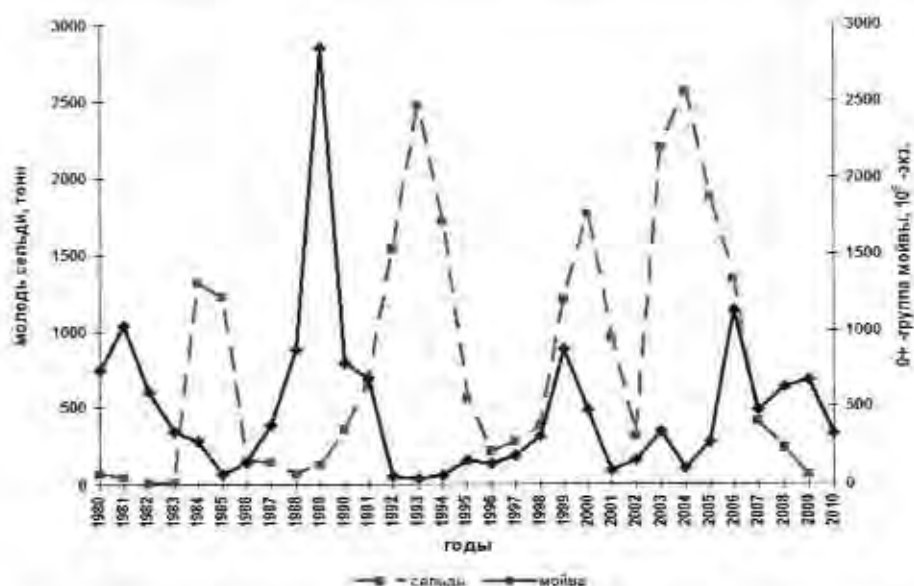


Рис. 5. Сравнение многолетних кривых биомассы молоди сельди в Баренцевом море и численности «0+» - группы мойвы

Fig. 5. Comparison of long-term curves of young herring biomass and capelin «0+» -group abundance

Наличие асинхронности этих кривых в некоторые периоды, несомненно, указывает на важность фактора сельди в воспроизводстве запасов мойвы. Вместе с тем, немалый интерес представляет статистический анализ всего многолетнего ряда данных. Его результаты указывают на наличие между биомассой молоди сельди и численностью 0-группы мойвы некоторой отрицательной связи, которая все же слаба и статистически недостоверна (при $r = -0,33$; $p > 0,05$).

Этот факт заставляет признать, что фактор «сельди» в ряде случаев нивелируется более мощным влиянием других факторов. Вероятнее всего, они прямо или опосредованно связаны со сменой гидрологических ситуаций в море, отличающихся по сезонам, годам и периодам. Достаточно удобно проследить за этими изменениями можно по динамике температурного режима, в частности, по SST-данным, получаемым с искусственных спутников.

Влияние температурного режима моря на урожайность поколений мойвы

Динамика внутри- и межгодового температурного режима моря анализировалась в соответствии с процедурой, описанной в разделе «Материал и методика». Выполненный анализ показал, что продолжительность теплого и холодного сезонов в 1995-2010 гг. колебалась по годам, соответственно, от 147 до 217 (табл. 2) и от 152 до 221 дней (табл. 3). Здесь необходимо заметить, что суммарно продолжительность теплого и холодного сезонов далеко не всегда укладывается в рамки календарного года. Так, теплый сезон 1995 г., длящийся 163 дня и сменивший его холодный сезон 1995-1996 гг. продолжительностью 221 день, суммарно дают 384 дня, тогда как суммарная продолжительность этих сезонов в 1996-1997 гг. составила лишь 344 дня.

При анализе этих данных выяснилось, что продолжительность каждого из сезонов зависит от календарных сроков их начала. В большинстве случаев, чем раньше 5°C -изотерма пересекает 35°E при своем смещении на восток или на запад, тем продолжительность соответствующего сезона оказывается большей (табл. 2 и 3, рис. 6).

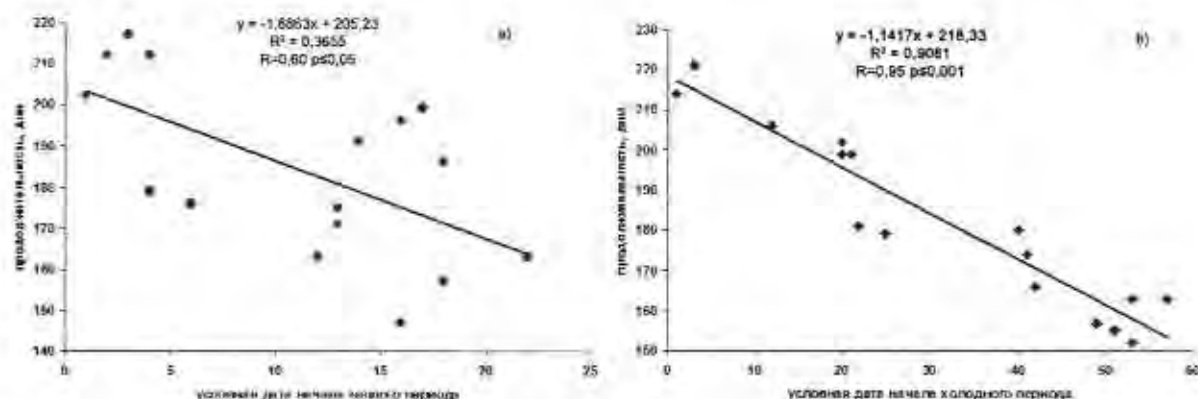


Рис. 6. Связь продолжительности теплого (а) и холодного (б) сезонов со сроками их начала

Fig. 6. Relationship of warm (a) and cold (b) seasons duration with date of its beginning

Сравнивая тесноту этих связей, видим, что продолжительность прогрева зависима от его начала (рис. 6 (а) в меньшей степени, чем эта зависимость проявляется на сезонах охлаждения моря (рис. 6 (б)). Стартовая дата сезона охлаждения (x) позволяет вполне надежно оценивать его длительность (y) по линейному уравнению регрессии:

$$y = -1,147x + 218,33, \quad (1)$$

прикладное значение которого очевидно для целей гидрологического прогноза.

Дальнейший анализ показал также, что длительность сезонов прогрева и охлаждения моря каким-то образом влияет на успешность выживания молоди мойвы в первый год ее жизни. Не вдаваясь в объяснение возможного механизма такого влияния, отметим только, что большая численность 0-группы мойвы приходится на годы с растянутым сезоном прогрева (рис. 7 (а) и укороченным сезоном охлаждения моря (рис. 7 (б)).

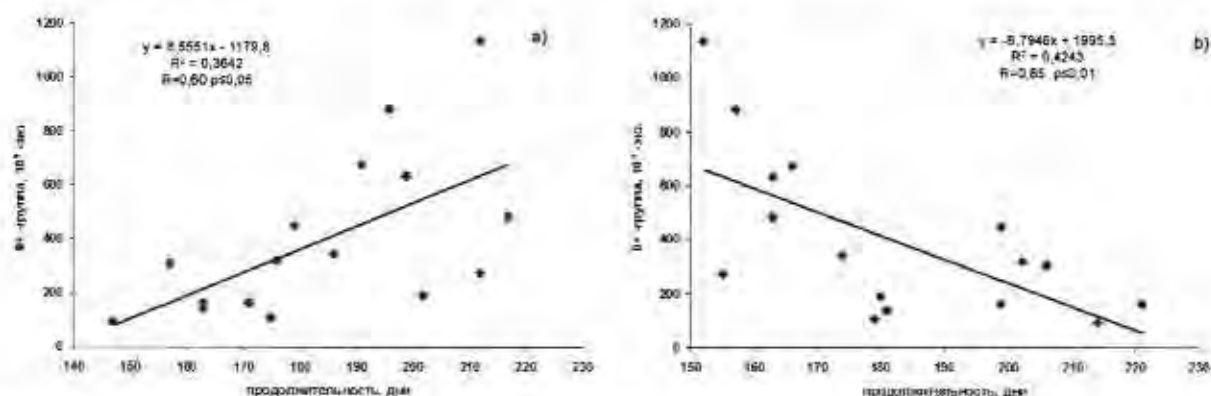


Рис. 7. Связь продолжительности теплого (а) и холодного (б) сезонов с численностью «0+» - группы мойвы

Fig. 7. Relationship of warm (a) and cold (b) seasons duration with «0+» - group abundance

При этом, поскольку положительная корреляция численности 0-группы с длительностью прогрева ($R=0,60$) ниже ее отрицательной корреляции с длительностью охлаждения ($R=0,65$), то для прогностических целей предпочтительнее уравнение регрессии, соответствующее сезонам охлаждения:

$$N_0 = -8,7946D_c + 1\,995,5, \quad (2)$$

где N_0 – численность 0-группы, D_c – продолжительность сезона охлаждения.

Тем не менее, практический смысл уравнения (2) невелик, так как D_c - данные можно получить только по окончании холодного сезона, а именно в конце мая – середине июня (табл. 2). Отсюда заблаговременность прогноза по уравнению (2) ограничена 2,5-3 мес., когда искомый результат будет получен во время осенней учетной съемки 0-группы. Однако, заменяя в уравнении (2) D_c на его значение, найденное по уравнению (1), т.е. $D_c = y = -1,147x + 218,33$, находим N_0 уже по стартовой дате сезона охлаждения:

$$N_0 = -8,7946(-1,147x + 218,33) + 1\,995,5$$

или

$$N_0 = 10,09x + 75,38 \quad (3)$$

Уравнение (3) обеспечивает прогнозирование новых поколений мойвы в возрасте 0+ с заблаговременностью в 8-9 мес.

Воспользовавшись этим уравнением, можно в ноябре-декабре текущего года, а точнее с той даты, когда станет известно начало сезона охлаждения, достаточно определенно говорить об урожайности еще не пародившегося поколения, численность которого станет известна только по результатам осенней учетной съемки. Так, с учетом того, что в 2010 г. 5°C-изотерма при своем движении на запад пересекла 35°E-меридиан 24 ноября, т.е. старт сезона охлаждения соответствует условной дате, равной 20 (табл. 2), прогнозируемая численность поколения мойвы 2011 г. составит величину, близкую к $277 \cdot 10^9$ экз. Если скорректированные данные по численности 0-группы (табл. 1) разбить в соответствии с кластерным анализом на три категории: $N_0 \leq 190 \cdot 10^9$ (бедные), $190 \cdot 10^9 < N_0 \leq 500 \cdot 10^9$ (средние) и $N_0 > 500 \cdot 10^9$ экз. (богатые), то поколение мойвы 2011 г., вероятнее всего, будет средним, близким по численности к поколениям 1984 и 2005 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наличие связи между биомассой нерестового запаса мойвы и численностью появившихся от него личинок (рис. 5), а также безупречная логика: чем больше SSB, тем выше популяционная плодовитость, тем из большего количества икры инкубируется большее число личинок и, соответственно, вырастает больше молоди, вполне естественно приводит к мысли, что высокий уровень SSB – залог многочисленного пополнения.

Однако в ряде случаев Природа нарушает эту вполне приемлемую логику. От нерестового запаса, биомасса которого составляет менее 0,5 млн.т, т.е. ниже среднего уровня (0,5-2 млн.т) появлялись не только бедные (1985, 1986, 1993-1997, 2004), но и средние (1987, 2003, 2005), и даже богатые (1988, 1989, 2006) поколения мойвы. В свою очередь нерестовый запас выше среднего уровня (более 2 млн. т) обеспечивал появление не только богатых (1980, 1990, 1991, 2008, 2009), но средних (2000, 2010) и даже бедных (1992, 2001) поколений (табл. 4).

Ранжируя все поколения по их принадлежности к SSB низкого, среднего и высокого уровня (табл. 5), видим, что из 31 поколения только у 17 (54,8%) численность соответствует кластерному рангу SSB. У других 14 поколений согласование кластеров по N_0 и SSB не обнаружено. Достаточно высокая степень

такого несоответствия заставляет сомневаться в надежности выбранной стратегии управления промыслом мойвы, ориентированной только на критерий B_{lim} , т.е. с помощью поддержания $SSB > 200$ тыс. т (Anonymous, 2010). В ряде случаев этого оказывается недостаточно. Примерами могут служить бедные поколения, появившиеся от SSB среднего и даже высокого уровня.

Таблица 4. Биомасса нерестового запаса (млн.т) и численность 0-группы (10^9 экз.) мойвы.

Table 4. Spawning stock biomass (mln., t) and 0-group abundance (10^9 ind.) of capelin.

Поколения	SSB	Численность 0+ (10^9 ind.)	Поколения	SSB	Численность 0+ (10^9 ind.)
1980	3913	740	1996	248	137
1981	1551	1035	1997	312	189
1982	1591	600	1998	932	306
1983	1329	340	1999	1718	880
1984	1208	275	2000	2098	447
1985	285	64	2001	2019	90
1986	65	143	2002	1291	161
1987	17	382	2003	280	341
1988	200	875	2004	294	108
1989	175	2851	2005	174	271
1990	2617	788	2006	437	1135
1991	2248	688	2007	844	480
1992	2228	49	2008	2468	629
1993	330	39	2009	2323	673
1994	94	59	2010	2051	319
1995	118	161			

Таблица 5. Соответствие численности 0-группы мойвы (N_0) различным уровням биомассы нерестового запаса.

Table 5. Correspondence of capelin 0-group abundance (N_0) to different ranges of the spawning stock (SSB).

SSB млн., т N_0 (10^9 экз.)	Низкий уровень 0,5-2	Средний уровень 0,5-2	Высокий уровень >2	Всего
Бедные <190	8	1	2	11
Средние 190-500	3	4	2	9
Богатые >500	3	3	5	11
Всего	14	8	9	31

В связи со сказанным, стратегия управления промыслом и прогноз пополнения запаса должны, помимо SSB, включать в себя дополнительные элементы и в том числе ожидаемое воздействие молоди сельди на личинок мойвы и обеспеченность личинок необходимым кормом. Но степень воздействия сельди на мойву зависима от совмещения этих видов в пространстве и времени и связана с интенсивностью и направленностью прибрежных течений (Wiedman, 2010), а наличие необходимого корма – со сроками и темпами развития фито- и микрзоопланктона (Gjøsæter et al., 2002; Dalpadado et al., 2003; Orlova et al., 2010). И то, и другое, в свою очередь, определяется гидрологическими условиями, складывающимися в конкретном году, сезоне и синоптическом периоде.

Из этих рассуждений следует, что физико-гидрологическая ситуация в море, сроки наступления и продолжительность сезонов прогрева и охлаждения, регистрируемые, в частности, по данным SST, могут расщепляться как интегрирующий фактор, регулирующий силу и вектор частных факторов.

Результаты нашего анализа подкрепляют ранее известные сведения по этому вопросу и указывают на то, что наиболее «узкое» место в формировании пополнения мойвы приходится на период перехода личинок к активному питанию. Основная причина этого видится в неспособности 7-10-дневных личинок, с уже резорбированным желточным мешком переносить 1-2-х суточное голодание (Поздняков, 1960; Fridgeirsson, 1976). Личинки такого возраста, имеющие размер 7-8 мм и, сравнительно с другими видами, весьма малое ротовое отверстие (Pedersen, Fosshelm, 2008), ограничены в выборе корма только яйцами и науплиями *Copepoda* и копеподами *Calanus finmarchicus*, либо *Oithona similis*, размеры которых (0,4-0,6 мм) доступны таким личинкам мойвы (Карамушко, Карамушко, 1995). О высокой смертности личинок мойвы при низких концентрациях корма свидетельствуют также эксперименты Е.Мокснес, В.Øiestad (1979).

Отсюда вполне логично предположить, что если личинки этой возрастной стадии (этап C₁) окажутся хотя бы на 1-2 сут. вне скоплений мелкого зоопланктона, их массовая гибель неизбежна. Ее масштабы, естественно, зависят от того, как долго и какая часть общей популяции личинок будет разбросана с подходящими кормовыми объектами.

Рассмотренная ситуация представляется достаточно реальной и соответствующей широко известной концепции J.Нjort (1914) о «критическом периоде» в развитии рыб. На наш взгляд, этой концепции не противоречит идея о зависимости пополнения от выживания личинок не на раннем, а на более поздних этапах развития (Leggett, Deblois, 1994), так же, как и гипотеза D.H.Cushing (1990) о влиянии на численность молоди совпадения-несовпадения («match/mismatch») во времени и по районам распределения личинок и необходимого для них корма.

Придерживаясь на этот счет мнения норвежских исследователей о многофакторной зависимости пополнения (Ellertsen et al., 1995) мы склонны считать, что в ряде случаев, например, для прикладных целей вероятно нет необходимости дифференцированно оценивать степень важности каждого из факторов. Их сравнительная значимость, скорее всего, переменчива по годам. Но дирижером в этой морской симфонии обычно выступает гидрология конкретного года, формирующая продолжительность холодного и теплого сезонов. Особенности сезонов охлаждения и прогрева моря, влияя на комплекс других, рассмотренных выше, частных факторов, опосредованно отражаются на урожайности новых

поколений рыб. Предпринятая в нашем исследовании попытка выявить наличие такой связи дала вполне обнадеживающие результаты. Используя дату начала охлаждения моря в качестве предиктора, можно прогнозировать численность еще не народившегося поколения мойвы еще до проведения учетной съемки.

ВЫВОДЫ И ПРЕДЛОЖЕНИЯ

1. Учет личинок мойвы в Баренцевом море очень важный аспект в комплексе изучения особенностей динамики запаса этого вида. Прекратившиеся после 2006 г. ихтиопланктонные съемки необходимо восстановить, прилагая для этого максимум усилий, как с норвежской, так и с российской стороны.

2. Анализ данных численности «0+» и «1+» групп мойвы показывает их недоучет по ряду поколений относительно возраста «2+», что требует как совершенствования методики съемок молоди, так и способов корректировки съемочных данных.

3. Управление промыслом мойвы, ориентированное только на поддержание SSB выше критерия $B_{lim} = 200$ тыс. т, в ряде случаев не оправдывается. Стратегия управления должна основываться на прогнозах пополнения, включающих в себя, помимо SSB, такие факторы, как численность основного хищника – молоди сельди и биомассу мелкого зоопланктона в районах концентрации личинок.

4. Продолжительность сезона охлаждения (ПСО) Баренцева моря может рассматриваться как интегрирующий фактор, влияющий на темпы смертности личинок мойвы в основном через интенсивность их выедания сельдью и обеспеченность необходимым кормом. И то, и другое объясняет наличие отрицательной связи ПСО с численностью 0-группы мойвы. Хорошо коррелирующие с ПСО сроки его начала позволяют прогнозировать пополнение запаса мойвы с заблаговременностью 8-9 мес.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бойцов В.Д., Лебедь Н.И., Пономаренко В.П., Пономаренко И.Я., Терещенко В.В., Третьяк В.Л., Шевелев М.С., Ярагина Н.А. Треска Баренцева моря: биология и промысел. Мурманск: ПИПРО, 2003. 296 с.

Ванюшин Г.П., Котенев Б.Н., Кружалов М.Ю., Трошков А.А., Барканова Т.Б., Булатова Т.В., Коробочка А.А., Анисова И.М., Сапунова Е.В. Программа ВПИРО по спутниковому мониторингу температурных условий в промысловых районах Мирового океана. Москва: Изд-во ВПИРО, 2005. 48 с.

Карамушко О.В., Карамушко Л.И. Питание и биоэнергетика основных промысловых рыб Баренцева моря на различных стадиях онтогенеза. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 1995. 219 с.

Поздняков Ю.Ф. Плодовитость мойвы Баренцева моря // Доклады Академии наук СССР. 1957. Т. 112. № 4. С. 777-778.

Поздняков Ю.Ф. Материалы о развитии мойвы Баренцева моря // Тр. Мурманского морского института. 1960. Вып. 2(6). С. 211-225.

Прозоркевич Д.В. Исследования численности рыб на ранних стадиях в больших морских экосистемах // Рыбное хозяйство. 2010. № 4. С. 49-53.

Ушаков Н.Г., Галкин А.С. Структура и динамика численности запаса мойвы в Баренцевом море. В кн. Биология и промысел рыб Северного бассейна. Мурманск: ПИПРО, 1983. С. 110-115.

Anonymous. 2010. ICES. Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG). 22-28 April, 2010, Lisbon, Portugal/Bergen, Norway. ICES C.M. 2010/ACOM:05. 2010. P. 504-517.

Bogstad B., Gjøsæter H. Predation by cod (*Gadus morhua*) on capelin (*Mallotus villosus*) in the Barents Sea: implications for capelin stock assessment // Fish. Res. 2001. V. 53. P. 197-209.

Cushing D.H. Plankton production and year class strength in fish populations: an update of the Match/Mismatch Hypothesis // Adv. Mar. Biol. 1990. V. 26. P. 249-293.

Dalpadado P., Ingvaldsen R., Hassel A. Zooplankton biomass variation in relation to climatic conditions in the Barents Sea // Polar Biol. 2003. V. 26. P. 233-241.

Ellertsen B., Fossum P., Solemdal P., Sundby S. The "critical period" concept – a century of recruitment research // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 128. P. 306-307.

Eriksen E., Prozorkevich D., Dingsor G.E. An Evaluation of 0-Group Abundance Indices of Barents Sea Fish Stocks // Open Fish Sci. J. 2009. V. 2. P. 6-14.

Fossheim M., Tande K.S., Semenova T., Timonin A. Capelin larvae (*Mallotus villosus*) and community structure of zooplankton off the coast of northern Norway // J. Plankton Res. 2006. V. 28. № 6. P. 585-595.

Fossum P. The recovery of the Barents Sea capelin (*Mallotus villosus*) from a larval point of view // ICES J. Mar. Sci. 1992. V. 49. P. 237-243.

Fridgeirsson E. Observations on spawning behaviour and embryonic development of the Icelandic capelin // Rít. Fiskideild. 1976. V. 5. № 4. P. 1-35.

Gjøsæter H. The population biology and exploitation of capelin (*Mallotus villosus*) in the Barents Sea // Sarsia. 1998. V. 83. P. 453-496.

Gjøsæter H. The Barents Sea capelin autumn investigations 1972–2011: a 40 years anniversary. Institute of Marine Research, Bergen.

http://www.brage.bibsys.no/imr/bitstream/URN:NBN:no_bibsys_brage_20894/1/40_anniversary_capelin_gjosaeter_2011.pdf

Gjøsæter H., Bogstad B. Effects of the presence of herring (*Clupea harengus*) on the stock-recruitment relationship of Barents Sea capelin (*Mallotus villosus*) // Fish. Res. 1998. V. 38. P. 57-71.

Gjøsæter H., Dalpadado P., Hassel A. Growth of Barents Sea capelin (*Mallotus villosus*) in relation to zooplankton abundance // ICES J. Mar. Sci. 2002. V. 59. P. 959-967.

Gjøsæter H., Bogstad B., Tjelmeland S. Assessment methodology for Barents Sea capelin, *Mallotus villosus* (Müller) // ICES J. Mar. Sci. 2002. V. 59. P. 1086-1095.

Godiksen J.A., Hallfredsson E.H., Pedersen T. Effects of alternative prey on predation intensity from herring *Clupea harengus* and sandeel *Ammodytes marinus* on capelin *Mallotus villosus* larvae in the Barents Sea // J. Fish Biol. 2006. V. 69. P. 1807-1823.

Gundersen A.C., Gjøsæter H. A comparison between abundance estimates of the Barents Sea capelin (*Mallotus villosus* Müller) at the larval, 0-group and 1-group stage, for the year classes 1981–1994 // ICES J. Mar. Sci. 1998. V. 55. P. 95-101.

Hallfredsson E.H., Pedersen T. Effects of predation from pelagic 0-group cod (*Gadus morhua*) on mortality rates of capelin (*Mallotus villosus*) larvae in the Barents Sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2007. V. 64. P. 1710-1722.

Hallfredsson E.H., Pedersen T. Effects of predation from juvenile herring (*Clupea harengus*) on mortality rates of capelin (*Mallotus villosus*) larvae // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2009. V. 66. № 10. P. 1693-1706.

Hamre J. Assessment and management of the Barents Sea capelin. In: The proceedings of the Soviet–Norwegian symposium on the Barents Sea capelin, Bergen, August 14-17, 1984. Ed. H. Gjøsæter. Bergen, Norway: Institute of Marine Research, 1985. P. 5-24.

Hamre J. Biodiversity and exploitation of the main fish stocks in the Norwegian-Barents Sea ecosystem // *Biodiv. Conserv.* 1994. V. 3. P. 473-492.

Hamre J. Capelin and herring as key species for the yield of north-east Arctic cod. Results from multispecies model runs // *Sci. Mar.* 2003. V. 67. P. 315-323.

Hjermann D.Ø., Ottersen G., Stenseth N.C. Competition among fishermen and fish causes the collapse of Barents Sea capelin // *PNAS USA*. 2004a. V. 101, № 32. P. 11679-11684.

Hjermann D.Ø., Stenseth N.C., Ottersen G. Indirect climatic forcing of the Barents Sea capelin: a cohort effect // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2004b. V. 273. P. 229-238.

Hjermann D.Ø., Bogstad B., Dingsør G.E., Gjøsæter H., Ottersen G., Eikeset A.M., Stenseth N.C. Trophic interactions affecting a key ecosystem component: a multistage analysis of the recruitment of the Barents Sea capelin (*Mallotus villosus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2010. V. 67. № 9. P. 1363-1375.

Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe. In: *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. 1914. V. 20. 228 p.

Huse G., Toresen R. A comparative study of the feeding habits of herring (*Clupea harengus*, Clupeidae, L.) and capelin (*Mallotus villosus*, Osmeridae, Müller) in the Barents Sea // *Sarsia*. 1996. V. 81. P. 143-153.

Huse G., Toresen R. Juvenile herring prey on Barents Sea capelin larvae // *Sarsia*. 2000. V. 85. P. 385-391.

Leggett W.C., Deblois E.M. Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? // *Netherlands J. Sea Res.* 1994. V. 32. № 2. P. 119-134.

Moksness E., Øiestad V. Growth and survival experiment with capelin larvae (*Mallotus villosus*) in a basin and in plastic bags. 2-5 April, 1979, Woods Hole. ICES C.M. 1979/F:53. 1979. 10 p.

Orlova E., Boitsov V., Nesterova V. The influence of hydrographic conditions on the structure and functioning of the trophic complex plankton-pelagic fishes-cod. Ed. P.E. Renaud. PINRO, Murmansk, Akvaplan-niva AS, Tromsø, 2010. 190 p.

Panasenko L.D. Feeding of the Barents Sea capelin. ICES C.M. H:6. 1984. 16 p.

Pedersen T., Fosshelm M. Diet of 0-group stages of capelin (*Mallotus villosus*), herring (*Clupea harengus*) and cod (*Gadus morhua*) during spring and summer in the Barents Sea // *Mar. Biol.* 2008. V. 153. № 6. P. 1037-1046.

Pedersen O.P., Pedersen T., Tande K.S., Slagstad D. Integrating spatial and temporal mortality from herring on capelin larvae: a study in the Barents Sea // *ICES J. Mar. Sci.* 2009. V. 66. № 10. P. 2183-2194.

Prokhorov V.S. Materials on the ecology of capelin in the Barents Sea. In: *Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. 1968. V. 158. P. 23-31.

Vanyushin G.P., Troshkov A.A., Kruzhalov M.Yu., Bulatova T.V. The Norwegian and Barents Seas: current temperature conditions (based on satellite data). In: *Geophysical Research Abstracts*. EGU General Assembly, 2011. V. 13. EGU 2011-1482.

Wiedmann M.A. Does juvenile herring (*Clupea harengus*) affect the capelin (*Mallotus villosus*) recruitment in the Barents Sea? A model study for the years 2001-2003 focusing on capelin larvae mortality, spawning sites and drift patterns. Master's Degree Thesis in Biology. Tromsø: University of Tromsø, 2010. 83 p.

**SEA WATER TEMPERATURE REGIME AND ANOTHER FACTORS
DETERMINING YEAR CLASS STRENGTH OF CAPELIN *MALLOTUS VILLOSUS*
IN THE BARENTS SEA**

© 2012 y. V.M.Borisov, M.A.Bogdanov, I.V.Tarantova

*Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography, Moscow*

The relationship between the sea temperature and the capelin year class strength on the base satellite SST data was revealed. The prolonged cold seasons together with deficit of microzooplankton and consumption of capelin larvae by young herring create a «bottleneck» in stock reproduction. The statistical significant negative correlation of capelin 0-group abundance with the cold season duration and its of onset make it possible to prognoses the abundance of new capelin year classes of 8-9 months in advance.

Key words: capelin, larvae, year class strength, young herring, sea surface temperature, prognosis.