

О причинах элиминации пополнения мойвы на банке Флемиш-Кап **Боровков В. А., Карсаков А. Л., Ушаков Н. Г.**

(Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича, Мурманск)

Банка Флемиш-Кап находится вне нормального ареала мойвы, однако при климатических похолоданиях отмечались кратковременные появления взрослой мойвы в этом районе. Воспроизводства мойвы в этих эпизодах не регистрировалось, хотя имеющиеся сведения об условиях нереста, включающих температуру и соленость воды, глубины нереста и вид грунтов, не исключают этой возможности. Наиболее вероятной причиной невозможности воспроизводства мойвы на банке Флемиш-Кап представляется массовый безвозвратный вынос молоди мойвы за пределы банки в период первой зимовки, что обусловлено сезонным ослаблением циркуляции столба Тэйлора-Праудмена.

Введение

В прошлом столетии в Северо-Западной Атлантике зафиксирован ряд эпизодов смещения границ ареала мойвы на север, юг и восток относительно основного района ее обитания – прибрежных и открытых вод Южного Лабрадора и Большой Ньюфаундлендской банки, связанных, очевидно, с экстремальными изменениями условий морской среды. К таким эпизодам относятся, в частности, появления мойвы на банке Флемиш-Кап, которая, как свидетельствуют результаты многолетних донных траловых съемок (Borovkov et al., 1989; Lilly and Davis, 1993), находится вне нормального ареала мойвы. Эти феномены отмечались после резких и сильных похолоданий прилегающих вод в 1973 г., когда при промысле окуня был зарегистрирован прилов 317 т мойвы (Templeman, 1976), и в 1990-1993 гг., когда мойва была в приловах при коммерческом промысле, а также присутствовала в уловах испанских донных траловых съемок (Frank et al., 1996). Оба эпизода представляли собой непродолжительные инвазии взрослой рыбы, которая не воспроизвела пополнения, хотя нерест мойвы на банке Флемиш-Кап в 1993 г., как показал анализ биологических проб (Frank et al., 1996), происходил.

Вероятно, аналогичные инвазии случались и ранее в некоторые из исторических периодов похолоданий, однако самоподдерживающейся популяции мойвы на Флемиш-Капе не сформировалось ни к началу рыбохозяйственных исследований этого района (конец 1940-х гг.), ни в настоящее время.

В этой статье на основе сведений из литературных источников и базы данных океанографических наблюдений рассматриваются вероятные причины безуспешного воспроизводства мойвы в районе Флемиш-Кап.

Материалы и методы

Для литературного исследования были рассмотрены публикации ICES, ICNAF/NAFO, а также из доступных научных журналов и монографий, посвященных вопросам биологии и экологии мойвы и изменчивости океанографических условий в

районе Флемиш-Кап. Чтобы иллюстрировать ключевые результаты анализа, были извлечены рисунки из индивидуальных статей (как обозначено в подписях к рисункам).

Оценки термохалинных условий нереста и развития молоди мойвы на банке Флемиш-Кап получены путем анализа исторического массива океанографических наблюдений из World Ocean Database 2001 (WOD01). Обработка проводилась в следующей последовательности процедур:

- пространственная и сезонная селекция данных, контроль их качества с помощью программы Ocean Data View (Schlitzer, 2004),
- формирование наборов данных температуры и солености воды в придонном слое с предварительным устранением «подвесных» океанографических станций, не удовлетворяющих критерию

$(BD-LOD)/BD \leq 0.05$,

где BD – bottom depth, LOD – last observation depth,

- обработка полученных наборов данных стандартными статистическими методами.

Результаты и обсуждение

Условия нереста

Наиболее полные сведения о распределении и биологии мойвы на банке Флемиш-Кап представлены Frank et al. (1996) на основе анализа результатов испанских донных траловых съемок 1992-1993 гг. и проб, собранных при промысле креветки в 1993 г.

Согласно результатам этого исследования, в указанные годы мойва распределялась в северо-центральной части Флемиш-Капа преимущественно на глубинах менее 300 м и в меньшем количестве в диапазоне глубин 300-600 м (рис. 1). При промысле креветки в 1993 г., который проводился на глубинах 300-400 м, приловы мойвы, большинство из которых было менее 1 кг/час траления, в мае и июле были получены в западной и северо-западной частях Флемиш-Капа в широтной зоне протяженностью приблизительно 110 км. В июне распределение было более обширно, охватывая западный, северный и восточный фланги Флемиш-Капа. Так как мойва была в приловах повсеместно при ориентированном на креветку промысле, возможно, что она могла существовать на других участках и в больших скоплениях в области Флемиш-Капа.

Размерные ряды были подобны во всех месяцах с преобладанием рыбы > 14 см, 94 % особей мойвы имели длину в диапазоне 15-18 см. Мойва в возрасте 4 лет составляла свыше 80 % объема проб, а остаток был представлен возрастными 3 и 5 лет. Отношение веса гонад к полному весу тела мойвы в конце июня – начале июля 1993 г. и позже составляло 25 % или выше и представляло рыбу в стадии нереста (Frank et al., 1996).

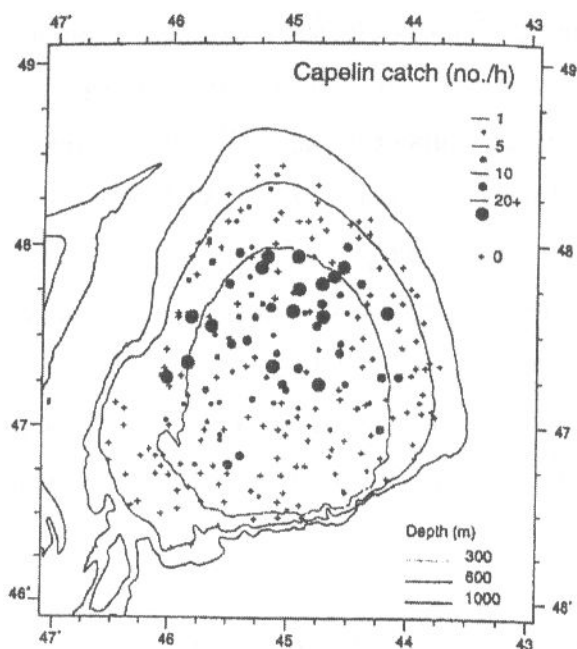


Рис. 1. Распределение мойвы по данным уловов, полученных в траловых съемках испанских НИС в 1992 и 1993 гг. (по Frank et al., 1996)

Известно, что мойва во время нереста откладывает клейкую икру на донный грунт, и успешность нереста зависит от глубины дна, состава и размеров частиц грунта, а также от физико-химических свойств воды в придонном слое на нерестилищах.

Имеющиеся в WOD01 данные о температуре и солености придонного слоя на глубинах распределения мойвы (≤ 600 м) в весенне-летний период 1993 г. представлены 12 океанографическими станциями, выполненными на канадском судне 5-6 июля (NODC/OCL Cruise number WOD01-18010847). Наблюдения проводились на участке разреза «Флемиш-Кап», пересекающем центральную часть банки вдоль параллели 47°N (9 станций) и к северу от вершины банки (3 станции). Результаты этих измерений, а также весь доступный массив летних наблюдений показывают общее повышение температуры и солености воды в придонном слое с увеличением глубины дна и характеризуются следующими диапазонами величин:

Период	Глубина, м	Температура, °C	Соленость
июль 1993	139 - 389	2.3 - 3.7	34.2 - 34.9
июнь-август 1931-1996	137-600	2.2 - 5.5	34.0 - 35.1

Чтобы оценить степень соответствия этих условий характеристикам морской среды, при которых проходит успешный нерест мойвы, обратимся к данным таблицы 1.

Таблица 1. Характеристики условий нереста мойвы из различных районов
(по Vilhjalmsson, 1994, с дополнениями авторов)

Район	Глубина, м	Размер частиц грунта, мм	Температура, °C	Соленость	Источник
Северная Норвегия	7-280 (10-100)	5-15	1.5-6.5 (2-5)	34-35	1),2),3),4)
Побережье Мурмана	12-130 (25-70)		1.2-4.9 (2-4)	32.6-34.6	5),6),7)
Исландия	5-90 (30-50)	0.1-4.0	5.0-7.0	35.0	8),9),10)
Западная Гренландия	0-10		1.9-8.5		11)
Ньюфаундленд Побережье	0-10	2.5-25 (2.4-11.3)	2.5-10.8 (5.5-8.5)		12),13),14)
SE Большой банки	40-50	0.5-2.2 (2.0)	2.0-5.0	32.5-32.7	15),16),17)
Восточная Пацифика	0-5	1-5	5.0-10.6		18),19)
Западная Пацифика	1-2	0.3-10.0 (1-5)	2.0-14.0		20)

Источник: 1) Bakke and Bjørke, 1973; 2) Moller and Olsen, 1962; 3) Gjøsæter and Saetre, 1973; 4) Saetre and Gjøsæter, 1975; 5) Лука, 1977; 6) Поздняков, 1964; 7) Прохоров, 1965; 8) Sæmundsson, 1926; 9) Thors, 1981; 10) Vilhjalmsson, 1983; 11) Kannevorf, 1967; 12) Templeman, 1948; 13) Nakashima and Taggart, 1987; 14) Nakashima and Taggart, 2002; 15) Pitt, 1958; 16) Carscadden et al., 1989; 17) Ковалев, 1975; 18) Hart and McHugh, 1944; 19) Pahlke, 1985; 20) Velikanov, 1984.

Примечание – в закрытых скобках приведены медианные значения

Как следует из сравнения представленных данных, диапазон глубин преимущественного распределения мойвы на банке Флемиш-Кап летом 1993 г. (≤ 300 м) соответствует максимальному диапазону глубин нереста данного вида, а температура и соленость воды в придонном слое находились внутри соответствующих диапазонов толерантности и поэтому не могли препятствовать нересту.

Согласно результатам геологических исследований, доминирующим типом грунтов на банке Флемиш-Кап являются илистый песок с включениями гравия, гальки, ракушек и камней, но в значительно меньшем количестве, чем песок. В отложениях банки большую примесь составляют фракции 0,25-0,10 мм. В центральной части с глубинами менее 170 м расположено пятно песка с гравием, галькой и ракушкой. Склоны банки с глубинами более 300 м покрыты песчанистым илом (Литвин, Рвачев 1961; Авилов, 1965). Таким образом, донные грунты на банке Флемиш-Кап являются подходящим субстратом для икры мойвы.

Известно, что эмбриональное развитие мойвы в естественных условиях проходит при температуре воды 2-4°C и продолжается от 30 до 60 суток (Расс, 1933; Прохоров, 1965; Bakke and Bjørke, 1973; Frank and Leggett, 1981; Frank and Carscadden, 1989). Данные WOD01 о температуре воды в придонном слое на банке Флемиш-Кап (глубины ≤ 300 м) в июне-сентябре 1937-1996 гг. характеризуются диапазоном изменений 2.2 – 5.5°C, что соответствует нормальным условиям развития мойвы в стадии икринок.

Из вышесказанного следует, что глубина дна, тип грунтов, температура и соленость воды на банке Флемиш-Кап соответствуют условиям для успешного нереста и эмбрионального развития мойвы.

Условия выживания молоди

После выклева личинки мойвы всплывают в верхние слои воды, разносятся течениями, смешиваются по мере роста с неполовозрелыми особями других возрастных групп и образуют скопления. В качестве ориентира условий обитания молоди мойвы могут служить результаты исследований Anderson et al. (2002), согласно которым в августе-сентябре 1994-1999 гг. молодь мойвы (в возрасте 0 и 1) распределялась от побережья Лабрадора до южных склонов Большой банки с максимальной встречаемостью на северном склоне Большой банки. Молодь находилась преимущественно в слое 20-60 м при температуре воды от 3°C на северных участках до 10°C на южных склонах Большой банки, в среднем интервале температур 5-7°C (Anderson et al., 2002).

В отсутствие данных об условиях развития молоди мойвы на банке Флемиш-Кап в августе-сентябре 1993 г. мы оценили пределы изменений температуры воды по многолетним данным WOD01. На рисунке 2 показана вариабельность температуры воды в верхнем 100-метровом слое в области банки Флемиш-Кап с глубинами ≤ 600 м. Данные для августа-сентября (рис. 2а) демонстрируют интервал температур от -1.5°C до 16°C, который включает в себя цитированный выше диапазон 3-10°C. Отчетливо выраженная бимодальность распределения температуры в эти месяцы связана с летним прогревом верхнего слоя, так как правая мода (10-14°C) относится исключительно к приповерхностному слою толщиной около 30 м. Левый максимум частоты распределения температуры соответствует ее интервалу 2-6°C и относится к глубинам ≥ 20 м, что почти

совпадает с оптимумом условий обитания разновозрастной молоди ньюфаундлендской мойвы. Наибольшая частота температур 2-6°C характерна и для всего года в целом (рис. 2b), что позволяет признать акваторию банки Флемиш-Кап, за исключением района ее южных и юго-восточных склонов, где температура воды относительно высока из-за присутствия атлантических вод, пригодной для развития молоди мойвы.

Помимо температуры, необходимым условием для успешного воспроизводства рыб является циркуляция вод, которая регулирует удержание мальков внутри ареала популяции.

Циркуляция вод в районе Флемиш-Кап складывается из следующих основных звеньев. Северные и северо-восточные склоны банки омываются Флемишкапской ветвью Лабрадорского течения, которая переносит воды с относительно низкими температурой и соленостью (Elizarov and Prokhorov, 1958; Buzdalin and Elizarov, 1962). На юго-восточных склонах банки эти воды взаимодействуют с более теплыми и солеными водами, транспортируемыми Северо-Атлантическим течением в восточном и северо-восточном направлениях. В центральной части банки господствует антициклонический круговорот, который находится в непосредственном контакте с Флемишкапской ветвью (рис.3).

Указанные элементы циркуляции воспроизводятся многими схемами динамической топографии поверхности моря, основанными на данных океанографических съемок в этом районе (Buzdalin and Elizarov, 1962; Kudlo and Burmakin, 1972; Kudlo and Borovkov, 1975; Borovkov and Kudlo, 1980; Kudlo et al., 1984). О существовании медленного антициклонического вращения вод в центральной части банки свидетельствуют траектории большинства из буев, дрейфовавших между январем 1979 и маем 1980 г. (Ross, 1981). Это подтверждают также результаты измерений течений, выполненные в 1979 г. с помощью заякоренных регистраторов течений (Ross, 1980) и в 1993 г. с помощью установленного на судне акустического доплеровского профилографа течений (Colbourne, 1993). Измерения течений с помощью ADCP показали наличие антициклонической спирали с номинальным поперечником приблизительно 200 км (размеры Флемиш-Капа) и средней скоростью течений около 10 см/сек, что соответствует приблизительно 10-недельному периоду вращения по периферии банки (Colbourne, 1993). Антициклоническая циркуляция над банкой Флемиш-Кап является ярким примером столба Тэйлора-Праудмена, который представляет собой реакцию течений на подводное поднятие (Proudman, 1916; Taylor, 1917).

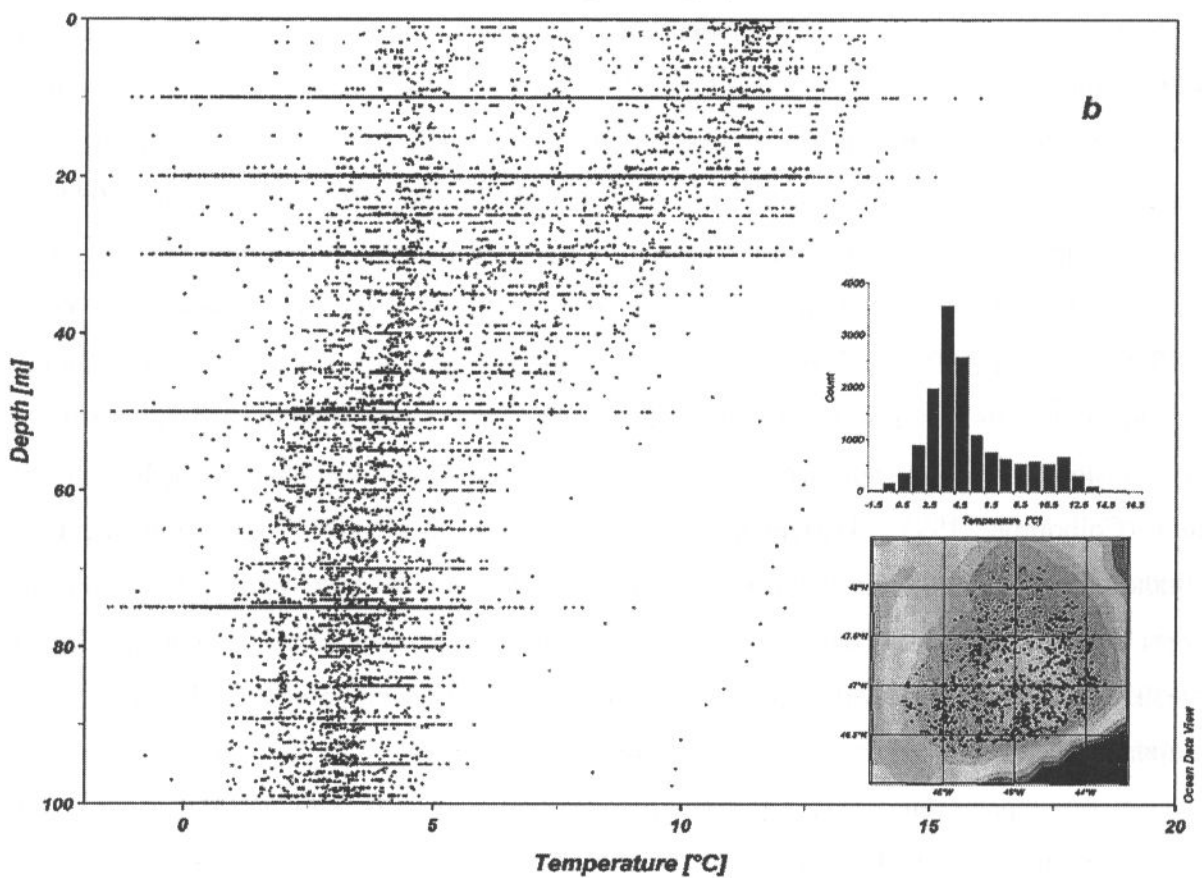
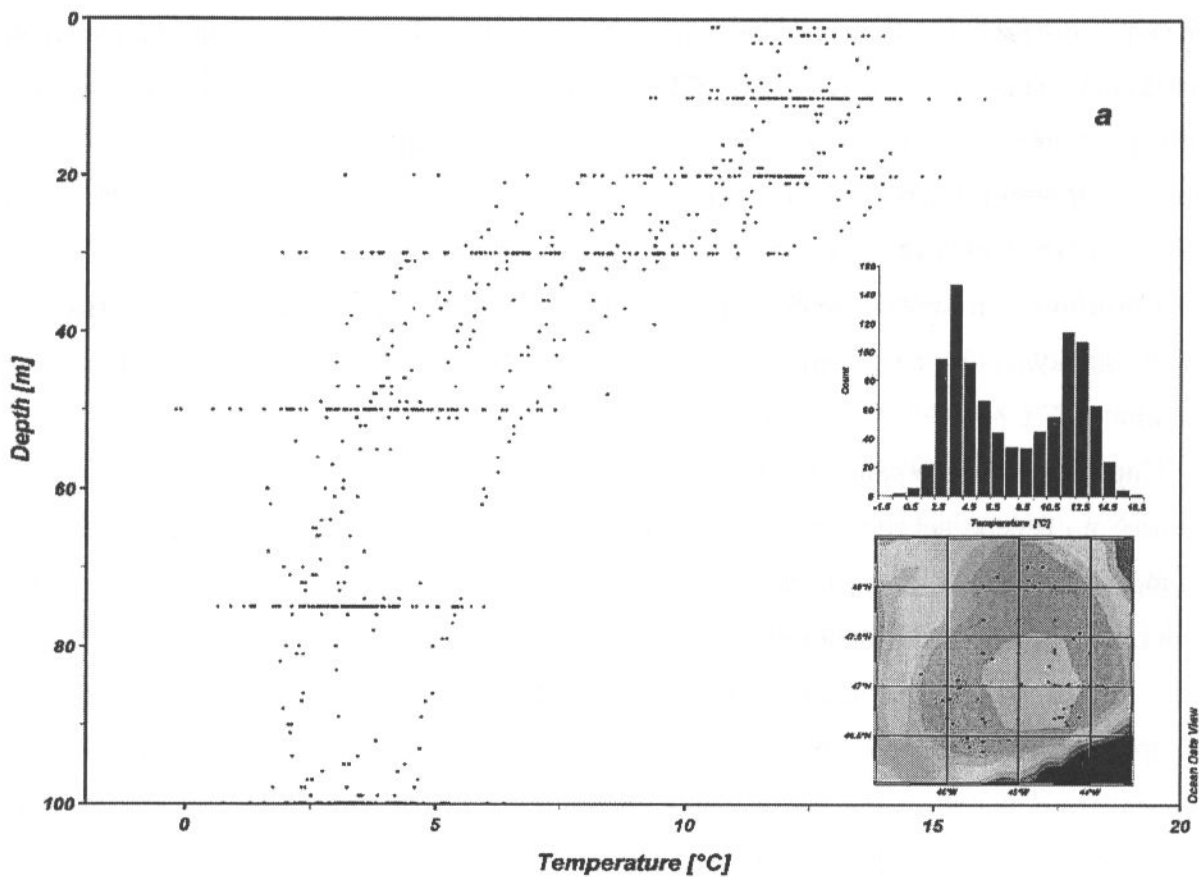


Рис. 2. Температура воды в верхнем 100-м слое в области банки Флемиш-Кап с глубинами ≤ 600 м в августе-сентябре (а) и в целом за год (б). На врезках даны схемы положения океанографических станций (внизу) и гистограммы распределения температуры.

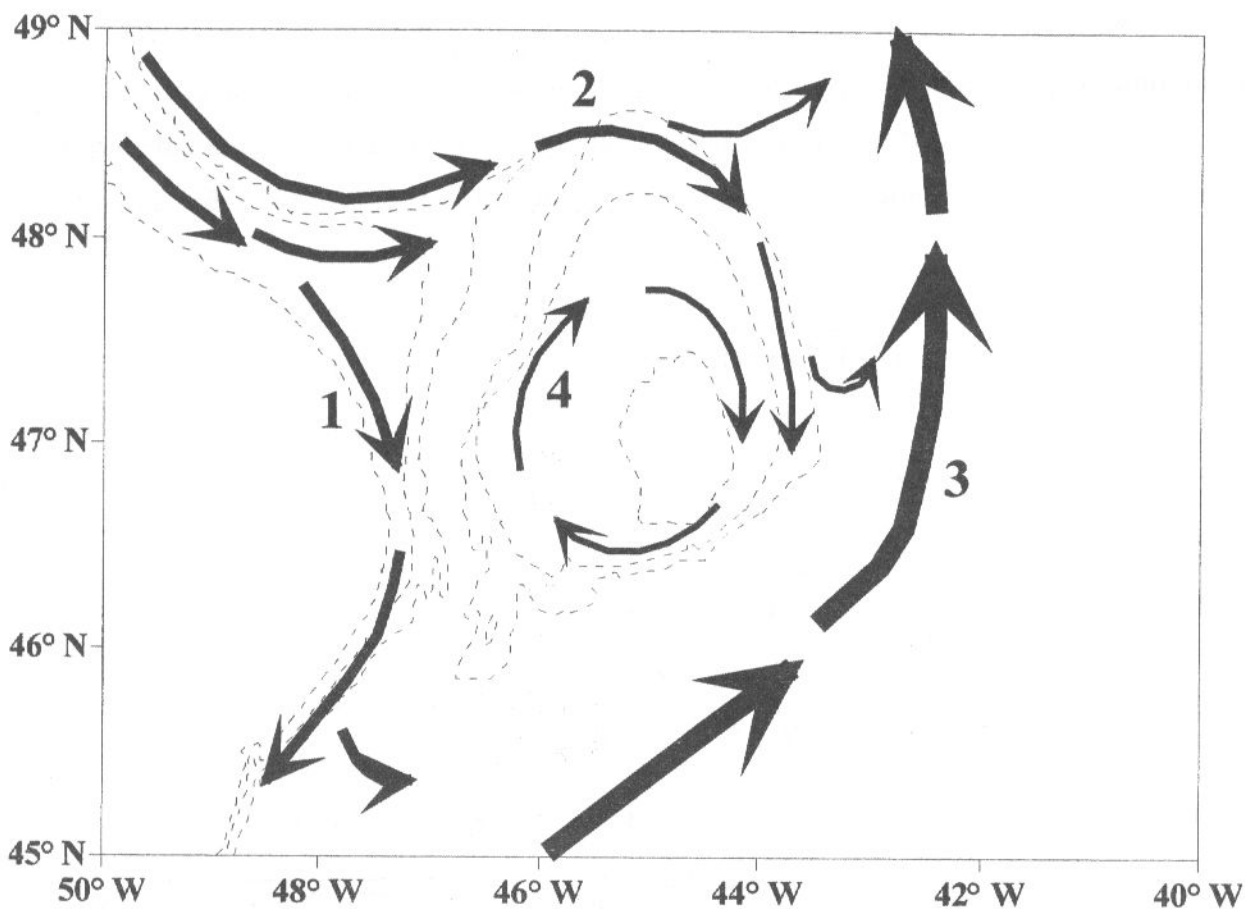


Рис. 3. Схема поверхностных течений в районе Флемиш-Кап. 1 – основная ветвь Лабрадорского течения, 2 – Флемишкская ветвь Лабрадорского течения, 3 – Северо-Атлантическое течение, 4 – антициклонический круговорот. Штриховыми линиями показаны изобаты 200, 500 и 1000 м.

Однако в отдельные периоды вращение вод по часовой стрелке в верхнем слое над банкой отсутствует, о чем свидетельствуют как схемы геострофической циркуляции на поверхности моря (Kudlo et al., 1984), так и инструментальные измерения течений (Hill et al., 1973). Одним из главных механизмов разрушения антициклонической циркуляции представляется сила и частота ветрового воздействия в результате штормовых событий. Kudlo et al. (1984) установили, что частота меандрирующих переносов поперек банки является самой большой в течение зимних месяцев, когда средняя скорость ветра максимальна. Эпизоды отсутствия антициклонической спирали в полях геострофической циркуляции наблюдались после прохождения над банкой глубоких циклонов и усиления дрейфовых течений в результате сопутствующих штормов (рис. 4).

Теоретически этот эффект описан в работах Huppert and Bryan (1976) и Vannoni (1980), которые показали, что скорость антициклонической циркуляции и время нахождения воды на банке обратно пропорциональны скорости набегающего потока и при достижении последним критического значения эта циркуляция может разрушаться.

Указанный эффект дает основания полагать, что в климатическом плане вероятность разрушения антициклонической циркуляции приповерхностных вод на Флемиш-Капе возрастает в осенне-зимний период, т.е. в период активизации атмосферной циклонической деятельности, и уменьшается летом, когда последняя ослабевает (Kudlo et al., 1984).

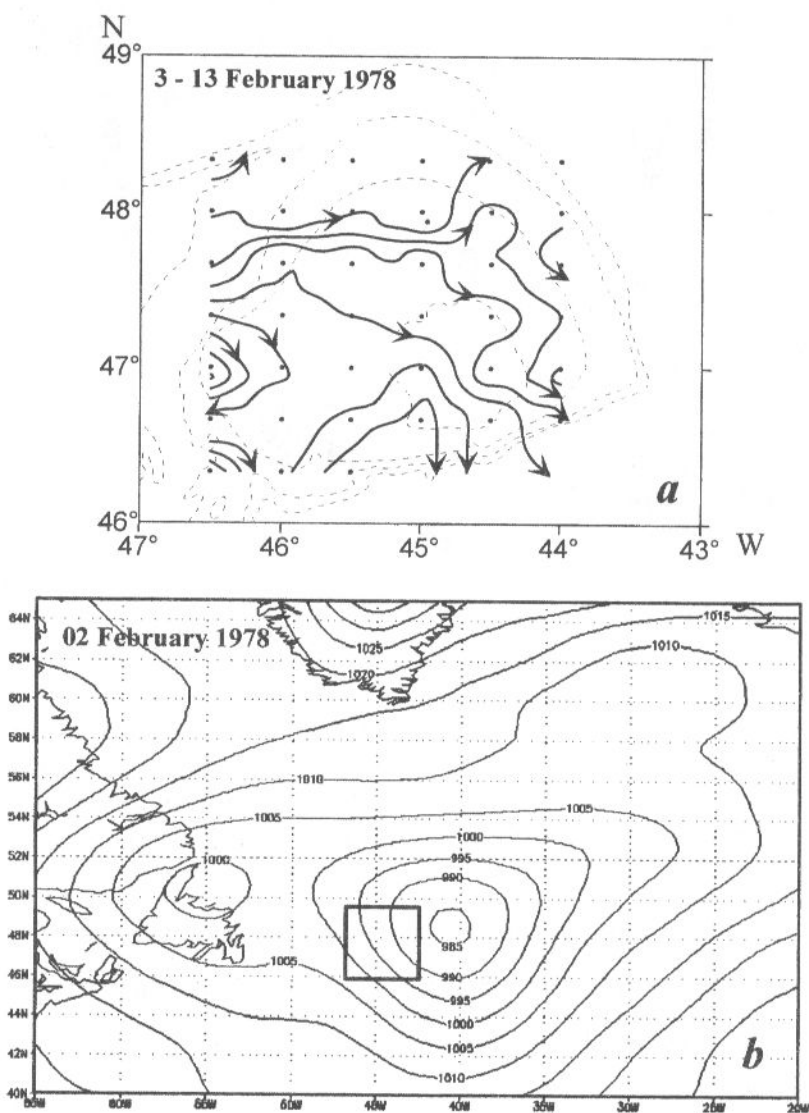


Рис. 4. Геострофическая циркуляция поверхностных вод над банкой Флемиш-Кап, рассчитанная относительно уровня 200 дб в феврале 1978 г. (а) и распределение атмосферного давления на уровне 1000 мб в предшествующий период (b). Положение банки Флемиш-Кап на схеме (b) условно обозначено квадратом (по Боровкову и др., 2005).

Существование таких сезонных особенностей в вариациях течений было доказано длительной серией инструментальных измерений на банке Рокколл (Dooley, 1984; цитировано по Dickson, 2002). Кроме того, эти измерения показали, что вблизи дна латеральная антициклоническая циркуляция сильнее и устойчивее, чем в вышележащей толще воды, что также согласуется с теоретическими представлениями о влиянии

стратификации вод на вертикальный профиль скорости в столбе Тэйлора-Праудмена.

Наличие указанной сезонности в эволюции циркуляции вод над банкой Флемиш-Кап в сочетании с ее относительно небольшими размерами обуславливает преобладание задержания пелагических личинок и мальков рыб на акватории банки в теплую часть года и повышенный риск их безвозвратного выноса вовне банки в осенне-зимний период. Этот механизм наиболее вероятен в отношении мойвы и других видов гидробионтов, молодь или планктонные стадии которых развиваются в пелагиали круглый год и поэтому постоянно подвергаются влиянию течений. У тех видов (например, трески), стратегия жизненного цикла которых предусматривает переход молоди к придонному образу жизни перед первой зимовкой, повышенные шансы для выживания дает как возможность укрытия от выноса в складках рельефа дна, а также за скалами и валунами на дне, так и отмеченный выше атрибут столбов Тэйлора-Праудмена – повышенные скорость и устойчивость антициклонической циркуляции у дна.

Таким образом, из числа рассмотренных в данной работе факторов воспроизводства мойвы единственным претендентом, способным воспрепятствовать формированию ее репродуктивной группировки на Флемиш-Капе, представляется сезонная эволюция циркуляции вод в сочетании с относительно небольшими размерами банки. Вероятно, отмеченное сочетание является своеобразным фильтром, который исключает из состава постоянной ихтиофауны банки также иные виды со сходным характером обитания молоди.

В заключение авторы считают уместным выразить согласие с Р. Диксоном, который, оценивая результаты исследований вероятных физических механизмов распределения молоди рыб, заметил, что «...мы вряд ли будем иметь наблюдения за системой в течение достаточно длительного периода, чтобы определить степень этой изменчивости и преобразовать гипотетический контроль в доказанный» (Dickson, 2002, p.221).

Литература

- Авилов И.К., 1965. Рельеф и донные отложения шельфа и материкового склона Северо-Западной Атлантики / Тр. ВНИРО, том LVII. Исследования по программе международного геофизического года, Москва: с. 173-234.
- Боровков В.А., Карсаков А.Л., Васьков А.А. 2005. Роль циркуляции вод в динамике урожайности поколений морского окуня и трески банки Флемиш-Кап. Вопросы промысловой океанологии. Вып. 2. –М.: Изд-во ВНИРО, С. 243-252.
- Буздалин Ю. И. и Елизаров А. А. 1962. Гидрологические условия в районах Ньюфаундлендских банок и Лабрадорав 1960 г. Советские рыбохозяйственные

- исследования в сев.-зап. части Атлантического океана. –М, ВНИРО-ПИНРО, С. 155-171.
- Елизаров А. А. и Прохоров В. С. 1958. Гидрологические исследования и промысел на банке Флемиш-Кап в марте и мае 1958 г. Научно-техн. бюл. ПИНРО, № 7, С. 57-59.
- Ковалев С. М. 1975. Биология и промысел мойвы Большой Ньюфаундлендской банки. Мурманск, Кн. изд-во, 1975. -33 с.
- Литвин В.М., Рвачев В.Д., 1961. Рельеф дна и грунты промысловых банок районов Лабрадора и Ньюфаундленда. Науч.-техн. бюл. ПИНРО, № 2-3 (16-17): С. 39-44.
- Лука Г.И. 1977. Наставление по круглогодичному поиску баренцевоморской мойвы. –Мурманск: 136 с.
- Поздняков Ю.Ф. 1964. Биология и промысел мойвы Баренцева моря у берегов Мурмана: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. –Ленинград: 15 с.
- Прохоров В.С. 1965. Экология мойвы Баренцева моря и перспективы ее промыслового освоения // Тр./ПИНРО. -Вып.19: 68 с.
- Расс Т.С. 1933. Нерест мойвы *Mallotus villosus* Баренцева моря. Тр. ГОИН. -Т. 4, вып.1: С.3-28.
- Anderson, J.T., Dalley, E.L., and O'Driscoll, L. 2002. Juvenile capelin (*Mallotus villosus*) off Newfoundland in the 1990s. ICES J. mar. Sci. 59: pp. 917-928.
- Bakke, S., and Bjørke H. 1973. Diving observations on Barents Sea capelin at the spawning grounds off Northern Norway // Fiskeridir. Skrift. Ser. Havunders. -Vol.16, no.4: pp.140-147.
- Bannon, P. R. 1980. Rotating barotropic flow over finite isolated topography. Journal of Fluid Mechanics, 101: pp. 281-306.
- Borovkov, V.A., and Kudlo, B. P. 1980. Results of USSR oceanographic observations on Flemish Cap, 1977-78. ICNAF Sel. Pap., 6: pp. 47-52.
- Borovkov, V.A., Bulatova, A.Y., Chumakov, A.K., Savvatimsky, P.I., and Tevs, I.I. 1989. Bottom water effects on the distribution and density of bottom fish in NAFO Subarea 3. NAFO SCR Doc. No. 89/87. Ser. No. NI671: 16 p.
- Carscadden, J.E., Frank, K.T., and Miller, D.S. 1989. Capelin (*Mallotus villosus*) spawning on the southeast shoal: influence of physical factors past and present. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 46: pp. 1743-1754.
- Colbourne, E. 1993. Environmental conditions on the Flemish Cap during the summer 1993, with comparisons to the long-term average. NAFO Scr. Doc., No. 107, Serial No. N2300: 16 p.
- Dickson, R. R. 2002. Variability at all scales and its effects on the ecosystem: an overview. ICES Marine Science Symposia, 215: pp. 213-226.
- Dooley, H. D. 1984. Aspects of oceanographic variability on Scottish fishing grounds. PhD

- thesis. University of Aberdeen. 154 p.
- Frank, K.T., and Leggett, W.C. 1981. Wind regulation of emergence times and early larval survival in capelin (*Mallotus villosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 38: pp. 215-223.
- Frank, K.T., and Carscadden, J.E. 1989. Factors affecting recruitment variability of capelin (*Mallotus villosus*) in the Northwest Atlantic. *J. Couns. Int. Explor. Mer*, 45: pp. 146-164.
- Frank, K.T., Carscadden, J.E., and Simon, J.E. 1996. Recent excursions of capelin [*Mallotus villosus*] to the Scotian Shelf and Flemish Cap during anomalous hydrographic conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. Vol. 53: pp. 1473-1486.
- Gjøsaeter, H., and Saetre, R. 1973. The use of data on eggs and larvae for estimating spawning stock of fish populations with demersal eggs // Intern. Symp. early Life Hist. Fish. –Oban: pp.1-18.
- Huppert, H. E., and Bryan, K. 1976. Topographically generated eddies. *Deep-Sea Res.*, 23: pp. 655-679.
- Hart, J.L., and McHugh, J.L. 1944. The smelt (*Osmeridae*) of British Columbia. *Fish. Res. Board of Canada. Bull. No. 64*: pp. 20-26.
- Hill, H.W., P.G.W. Jones, J.W. Ramster, and Folkard, A.R. 1973. A note on the Labrador and Atlantic currents to the east of Newfoundland Grand Bank. *ICNAF Res. Doc.*, No. 116, Serial No. 3082: 34 p.
- Kanneworff, P. 1967. *Mallotus villosus* (O.F. Müller). *Biologi og dynamic i grønlandske farvande*. [*Mallotus villosus* (O.F. Müller). *Biology and dynamics in Greenland waters*]. Thesis, Grønlands Fiskeriundersøgelser, Copenhagen: 103 p.
- Kudlo, B. P., and Burmakin, V.V. 1972. Water circulation in the South Labrador and Newfoundland areas in 1970-71. *ICNAF Redbook, 1972(III)*: pp. 27-33.
- Kudlo, B. P., and Borovkov, V.A. 1975. Circulation of waters in the ICNAF Area in 1973-1974. *ICNAF Res. Doc.*, No. 79, Ser. No.3506: 12 p.
- Kudlo, B. P., Borovkov, V.A., and Sapronekskaya, N.G. 1984. Water circulation patterns on the Flemish Cap from observations in 1977-82. *NAFO Sci. Coun. Studies*, 7: pp. 27-37.
- Lilly, G.R., and Davis, D.J. 1993. Changes in the distribution of capelin in Divisions 2J, 3K and 3L in the autumns of recent years, as inferred from bottom-trawl by-catches and cod stomach examinations. *NAFO SCR Doc. No. 93/54. Ser. No. 2237*.
- Moller, D., and Olsen, S. 1962. Norwegian capelin investigations // *ICES C.M. -N.34*: pp. 1-10.
- Nakashima, B.S., and Taggart, C.T. 1987. Variation in capelin (*Mallotus villosus* Müller) egg deposition on beaches in Conception Bay, Newfoundland. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1743: 20 p.
- Nakashima, B.S., and Taggart, C.T. 2002. Is beach-spawning success for capelin, *Mallotus*

- villosus (Müller), a function of the beach? ICES J. mar. Sci. 59: pp. 897-908
- Pahlke K.A. 1985. Life history and distribution of capelin, *Mallotus villosus*, in Alaskan waters. M. Sci. Thesis. University of Alaska, Juneau, 76 pp. (mimeo).
- Pitt, T.K. 1958. Distribution, spawning and racial studies of the capelin, in the offshore area. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 15: pp. 275-293.
- Proudman, J. 1916. On the motion of solids in a liquid possessing vorticity. Proceedings of the Royal Society, A, 92. pp. 400-424.
- Ross, C. K. 1980. Moored current meter data from Flemish Cap, January-July 1979. NAFO Scr. Doc., No. 128, Ser. No. N200, 13 p.
- Ross, C. K. 1981. The drift of satellite-tracked buoys on Flemish Cap, 1979-80. NAFO Sci. Coun. Studies, 1: pp. 47-50.
- Sæmundsson, B. 1926. Fiskarnir (The fishes of Iceland. In Icelandic). Bókav. Sigfúsar Eymundssonar, Reykjavik, 583 pp.
- Saetre R., Gjøsæter J. 1975. Ecological investigations on the spawning grounds of the Barents Sea capelin // Fiskeridir. Skrift. Ser. Havunders. -Vol.16, no.7: pp. 203-207.
- Schlitzer, R., 2004. Ocean Data View, <http://www.awi-bremerhaven.de/GEO/ODV>.
- Taylor, G. I. 1917. Motion of solids in fluids when the flow is not irrotational. Proceedings of the Royal Society, A, 93: pp. 99-113.
- Templeman, W. 1948. The life history of the capelin (*Mallotus villosus* O.F. Müller) in Newfoundland waters. Research Bulletin of the Newfoundland Department of Natural Resources, 17: pp. 1-151.
- Templeman, W. 1976. Biological and oceanographic background of Flemish Cap as an area for research on the reasons for year-class success and failure in cod and redfish. ICNAF Res. Bull. No. 12: pp. 91-117.
- Thors, K. 1981. Environmental features of the capelin spawning grounds south of Iceland. Rit. Fiskideildar, 6; pp 7-13.
- Velikanov, A.Ya. 1988. Data on the eggs and larvae of the Pacific capelin (*Mallotus villosus socialis*) along the shores of southern Sakhalin. Journal of Ichthyology, 28: pp. 86-91.
- Vilhjalmsson, H. 1983. Biology, abundance estimates and management of the Icelandic stock of capelin. Rit Fiskideildar 7, 3: pp. 153-181.
- Vilhjalmsson, H. 1994. The Icelandic capelin stock. Capelin, *Mallotus villosus* (Muller) in the Iceland – Greenland - Jan Mayen area // Rit fiskideildar. -Vol.13, no.1: 281 p.