

Андреева А.М., Рябцева И.П., Большаков В.В., 2008. Анализ проницаемости капилляров разных отделов микроциркуляторной системы для белков плазмы у некоторых представителей костистых рыб // Журн. эвол. биох и физиол. Т.44. №2. С.212–214.

Гааль Э., Медьеша Г., Верецкей Л., 1982. Электрофорез в разделении биологических макромолекул. М.: Мир, 448 с.

Ромер А., Парсонс Т., 1992. Анатомия позвоночных. В 2-х томах. М.: Мир.

Хлебович В.В., 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 236с.

Шульц Г., Ширмер Р., 1982. Принципы структурной организации белков. М.: Мир. 354 с.

Itzhaki R.F., Gill D.M., 1964. A micro- biuret method for estimating protein // Anal.Biochem. Vol.9. P.401–410.

THE ROLE OF OLIGOMEROUS PLASMA PROTEINS IN STABILIZATION OF WATER METABOLISM FROM BONY FISHES

A.M. Andreeva

Institute of Internal Waters Biology, Russian Academy of Sciences, Borok,
Yaroslavl Oblast, Russia, e-mail: aam@ibiw.yaroslavl.ru

In the blood of freshwater bony fishes in the fraction of albumins the protein-oligomers, capable of the dissociation to the components of their subunit with the content of fishes in the conditions of the increased salinity (higher than 10‰) are revealed. The dissociation of oligomeric proteins occurred in the course of their transcapillary transport into the interstitial liquid. Protein-oligomers were encountered only in those fishes, whose life cycle was connected with the fresh waters, in nonmigratory marine fishes such proteins were not discovered. The appearance of the serum proteins-oligomers in taxon Teleostei can be connected with the formation of the internal environment in the sea ancestors of bony fishes and with the subsequent mastery by them fresh waters. Taking also into consideration the formation of primary protein systems with the salinity of the internal environment of about 8‰ (Хлебович, 1974), we assume that the proteins of ancient marine fishes could exist in the internal environment in the form of the separate polypeptide, which in the course of mastery the fishes of fresh waters were united into the complexes for reduction in the value of the oncotic pressure of the blood, which stabilized the processes of filtration in the organism of fishes under the conditions of fresh waters.

АДАПТАЦИИ ДЫХАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КРОВИ У ПРЕСНОВОДНЫХ КОСТИСТЫХ РЫБ

А.М. Андреева, И.П. Рябцева, В.В. Лукьяненко

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославская обл., Россия
e-mail: aam@ibiw.yaroslavl.ru

Введение

Дыхание, наряду с питанием и репродукцией, относится к числу наиболее важных функций организма. Его стабильность поддерживается на всех суборганизменных уровнях: молекулярном, биохимическом, клеточном и тканевом. У рыб, как представителей эктотермных организмов, дыхательные адаптации крови теснейшим образом связаны с внешней средой, так как кровь опосредует воздействия этой среды на организм. Основным носителем дыхательной функции крови является белок гемоглобин, заключенный в эритроциты. По прочности стенки эритроцита к дестабилизирующим факторам костистые рыбы среди *Pisces* занимают особое положение: у большинства костистых рыб отмечается практически перманентный гемолиз эритроцитов, в результате которого в крови присутствует внеклеточный гемоглобин (Андреева, 1997, 2008). Остается неясным, в какой форме находится в крови внеклеточный гемоглобин и как при этом поддерживается стабильность внутренней среды организма у костистых рыб.

Целью работы является исследование механизмов стабилизации дыхательной функции крови на разных суборганизменных уровнях у пресноводных костистых рыб. Для этого мы изучали устойчивость гемоглобина и эритроцитов костистых рыб к действию различных дестабилизирующих факторов.

Материалы и методы

1. Видовой состав рыб. Исследовали гемоглобины и эритроциты у пресноводных костистых рыб: щуки обыкновенной *Esox lucius* L., леща *Abramis brama* L., синца *Abramis ballerus* L., карася серебряного *Carassius auratus* L., чехони *Pelecus cultratus* L., плотвы *Rutilus rutilus* L., судака обыкновенного *Stizostedion lucioperca* L., берша *St. volgense* G., пеляди *Coregonus peled* G., тюльки черноморско-каспийская *Clupeonella cultriventris* N., ряпушки европейской *Coregonus albula* L., отловленных в Рыбинском водохранилище. Для сравнения использовали морских рыб: смарида *Spicara flexuosa* R., ставриду *Trachurus mediterraneus* S., атерину *Atherina hepsetus* L., бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* P., мерланга *Merlangus merlangus euxinus* N., скорпену *Scorpena porcus* L., морского налима *Gaidropsarus mediterraneus* L., кефаль-сингиль *Lisa aurata* R., отловленных в Черном море, и мелкочешуйную красноперку угай *Tribolodon brandtii* D., отловленную в Японском море. Для исследования устойчивости гемоглобина и эритроцитов в онтогенезе использовали генерации леща и плотвы (сеголетков, годовичков, двух-, трех-, четырехлеток). Всего проанализировано свыше 1000 экземпляров рыб, относящихся к 20 видам, 18 родам, 13 семействам, 8 отрядам.

2. Методы. Внеклеточный гемоглобин выявляли спектрофотометрически по поглощению сывотки в области Сорэ, учитывая поглощение при 410 нм трансферрина (Андреева, 1997). Для оценки структурной устойчивости гемоглобина и эритроцитов к гемолизу исследовали: 1) действие сульфата аммония на гемоглобин и переход окси-гемоглобина в мет-форму под его действием, 2) гемолиз эритроцитов в гипотонических растворах NaCl и под действием кислот, 3) действие комплекса факторов: голодания, высоких температур, отсутствие нереста – на устойчивость гемоглобина и эритроцитов, 4) действие солености воды (4; 6; 8; 10; 11,5 и 20 ‰) на устойчивость гемоглобина и эритроцитов.

1) Для оценки структурной устойчивости гемоглобина использовали метод дегидратации белка под действием соли (Андреева, 1987а,б; 1997, 2006) с модификациями. Раствор гемоглобина помещали в раствор сульфата аммония с разным насыщением (от 5 до 100% насыщения), оставляли на 12 часов. Действие соли на белок оценивали по изменению растворимости белка и $\lambda_{\text{макс}}$ в области полосы Сорэ. Концентрацию соли, при которой гемоглобин начинал выпадать в осадок, считали критической концентрацией преципитации – *ККП* (Андреева, 1997, 2006). Устойчивым считали гемоглобин с высокой *ККП*, остающийся после действия соли в рабочей окси-форме с $\lambda_{\text{макс}}$ около 412–413 нм, неустойчивым – гемоглобин с признаками структурной деградации (деструкция белка на гем и глобин, выявляемые электрофоретически), преципитирующий при низких концентрациях соли с преобладанием нерабочей мет-формы ($\lambda_{\text{макс}}$ около 406 нм) (Андреева, 1997, 2006).

2) Гемолиз эритроцитов проводили в растворах с разным разбавлением физиологического раствора: 0,9%; 0,81; 0,72; 0,63; 0,54; 0,45; 0,36; 0,27; 0,18 и 0,09% NaCl; дист.вода. Гемолиз оценивали спектрофотометрически в области полосы Сорэ. Кислотный гемолиз проводили по прописи (Терсков, Гительзон, 1957).

3) Опыты по действию комплекса факторов: голодания на фоне высоких летних температур у рыб, готовых к нересту, но не отнерестившихся – проводили на выборке серебряных карасей из размерной группы 12,8–15 см, отловленных весной до наступления нереста в ихтиологическом канале Рыбинского водохранилища. Карасей содержали без пищи 5 месяцев в аквариумах, контрольную группу – в условиях избытка корма, вторую контрольную группу составляли рыбы из природного водоема. Микроскопические исследования клеток крови проводили на окрашенных по Романовскому-Гимза препаратах при общем увеличении $\times 1400$. В каждом мазке анализировали не менее 500 клеток эритроидного ряда. Для получения ДНК крови последнюю смешивали с 0,5М ЭДТА pH 8,0 в соотношении 10:1 по объему, далее следовали протоколу (Mathew, 1984). Очищенную ДНК фракционировали в 1% агарозе, после электрофореза окрашивали бромистым этидием (Маниатис и др., 1984). В качестве маркера молекулярной массы использовали Lambda DNA/Pst1 Marker.

4) Эксперименты по влиянию солености воды (4; 6; 8; 10; 11,5 и 20 ‰) на устойчивость гемоглобина и эритроцитов проводили на выборках сеголетков, годовичков, 2-х, 3-х, 4-х-леток леща и плотвы, полученных путем внутривидовых групповых скрещиваний на прудово-экспериментальной базе Сунога ИБВВ РАН.

Концентрацию гемоглобина в растворе определяли микробиуретовым методом (Itzhaki et al., 1964) или по эмпирической кривой (Андреева, 2001), отдельных белков – с помощью программного пакета OneDscan. Электрофорез белков сывотки, плазмы крови и гемоглобина проводили в гра-

диенте концентраций ПААГ (5–40%) и SDS-ПААГ. Для определения ММ нативных молекул использовали маркеры сывороточный альбумин человека САЧ, овальбумин ОА; в SDS-ПААГ – набор PageRuler™ Prestained Protein Ladder Plus (Fermentas) маркеров с ММ 11, 17, 28, 36, 55, 72, 95, 130, 250 kDa. Результаты обрабатывались статистически с помощью программного пакета OneDscan.

Результаты и обсуждение

1. Выявление внеклеточного гемоглобина в сыворотке крови рыб. Внеклеточный гемоглобин выявлен у всех исследованных видов пресноводных рыб за исключением щуки. Большинство исследованных образцов сыворотки поглощало при 406 нм, 410, 414 (или 416) нм. Поскольку трансферрин костистых рыб поглощает при 410 нм (Андреева, 1997), а при 414 (или 416) нм поглощал очищенный эритроцитарный гемоглобин этих же экземпляров рыб, то с внеэритроцитарным гемоглобином связывали поглощение в области Сорэ при 406 нм. Таким образом, внеклеточный гемоглобин находился в мет-форме. Несмотря на то, что сыворотки синца и карася, как правило, не имели следов гемолиза, именно у карася был отмечен случай обнаружения всего гемоглобина крови (вне- и внутриэритроцитарного) в мет-форме (см п.5).

2. Особенности структурной устойчивости гемоглобина рыб к дегидратации.

Дифференциация устойчивости гемоглобинов к дегидратации. По устойчивости гемоглобинов к дегидратации исследованные виды группировались в 2 основных типа – устойчивые и неустойчивые, и в 4 подгруппы: леща, судака, щуки и тюльки (Рис.1):

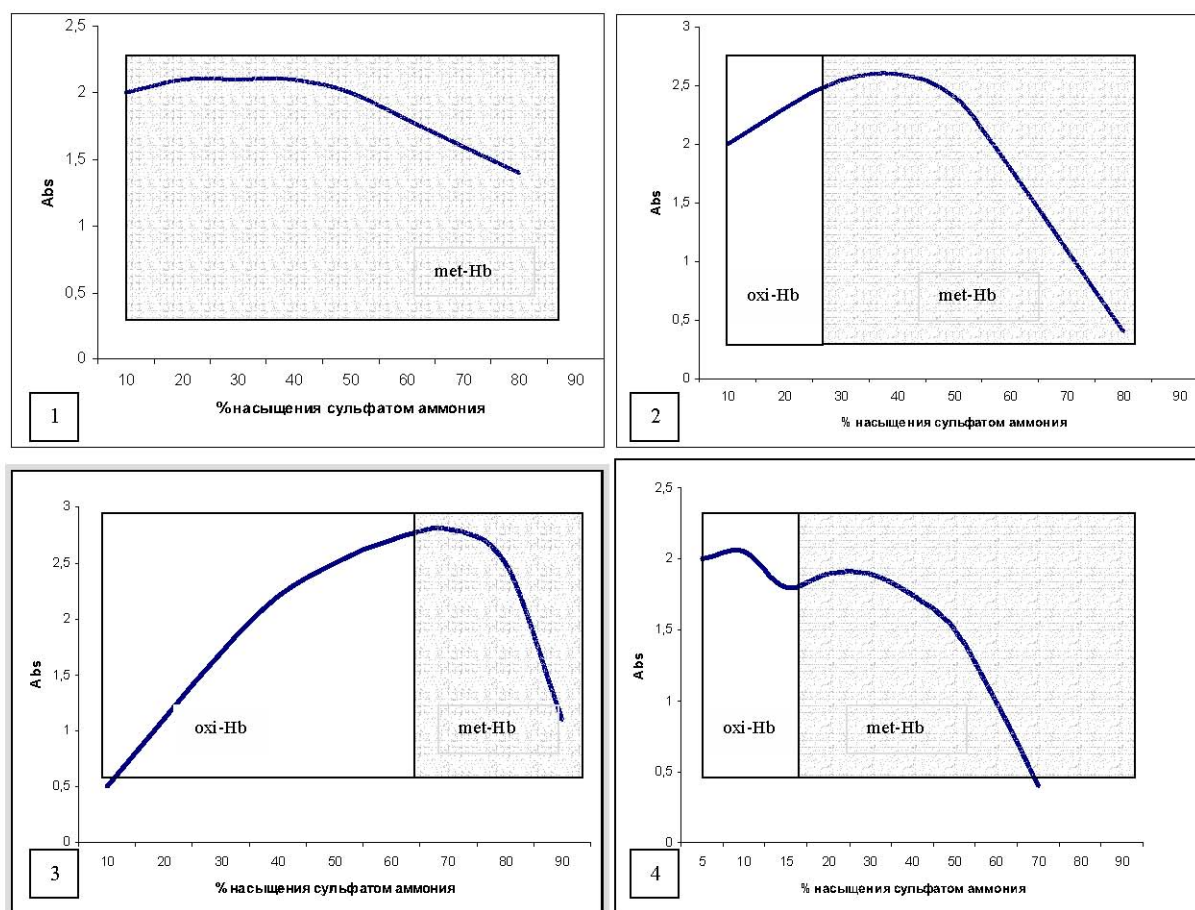


Рис.1. Кривые высаливания гемоглобина сульфатом аммония леща (1), судака (2), щуки (3) и тюльки (4)

1. Наиболее неустойчивым к дегидратации были гемоглобины леща и чехони. Они высаливались при 60% насыщения сульфата аммония и переходили в мет-форму при 5% насыщения сульфата аммония (Рис.1, 1). Несколько устойчивее были гемоглобины судака и берша: их K_{KP} =65% и при 5% насыщения соли они могли находиться в оксигенированной форме (Рис.1, 2).

2. К устойчивым относятся гемоглобины щуки и тюльки. Гемоглобин щуки может находиться в оксигенированной форме при 70% насыщения сульфата аммония и выше, его $KKП=70$, а накануне нереста гемоглобин не высаливается (Рис.1, 3). Гемоглобин тюльки также остается в оксигенированной форме при наличии сульфата аммония, под действием соли преципитирует по типу леща, однако, тип кривой выявляет разнокачественность гемоглобина по устойчивости к дегидратации (Рис.1, 4).

Таким образом, самый неустойчивый гемоглобин оказался у леща и самый устойчивый у щуки. Гемоглобины морских рыб были похожи на гемоглобин леща (имели низкие $KKП$ и под действием соли переходили в мет-форму), несмотря на разную соленость среды обитания и тот факт, что дегидратации наиболее подвержены белки морских рыб. Наиболее устойчивыми оказались гемоглобины пресноводных рыб – щуки, серебряного карася, а также тюльки.

Сезонные различия устойчивости гемоглобина к дегидратации. При анализе сезонной динамики устойчивости белков к дегидратации гемоглобины леща и щуки показали противоположные тенденции: весной накануне нереста у половозрелых лещей наблюдалось снижение устойчивости гемоглобина к дегидратации, осенью – рост, а у щуки весной отмечен рост устойчивости гемоглобина, а осенью – снижение.

3. Изучение устойчивости эритроцитов рыб к гемолизу под действием дестабилизирующих факторов.

Устойчивость эритроцитов рыб к осмотическому шоку и кислотному гемолизу. Наиболее устойчивыми к осмотическому шоку оказались эритроциты тюльки: их полный гемолиз происходил в 0,09–0,18%-ном растворе NaCl. У щуки, синца, карася и смарида эритроциты гемолизировали в 0,27%-ном растворе NaCl. У других видов эритроциты были менее устойчивы: их гемолиз происходил при 0,36 – 0,63% NaCl. Дифференциация рыб по скорости кислотного гемолиза эритроцитов практически совпадала с таковой к осмотическому шоку.

Сезонные различия устойчивости эритроцитов к осмотическому шоку. Сезонная направленность устойчивости эритроцитов в подгруппе леща и щуки совпадала – в летний период эритроциты легче гемолизировали, осенью были более устойчивы, что можно объяснить действием температуры воды.

Дифференциация устойчивости к гемолизу молодых и зрелых эритроцитов. У синца молодые эритроциты не гемолизировали даже в дист.воде, у леща молодые и зрелые эритроциты гемолизировали при одних и тех же разведениях физ.раствора, у красноперки эритроциты были дифференцированы по устойчивости к гемолизу.

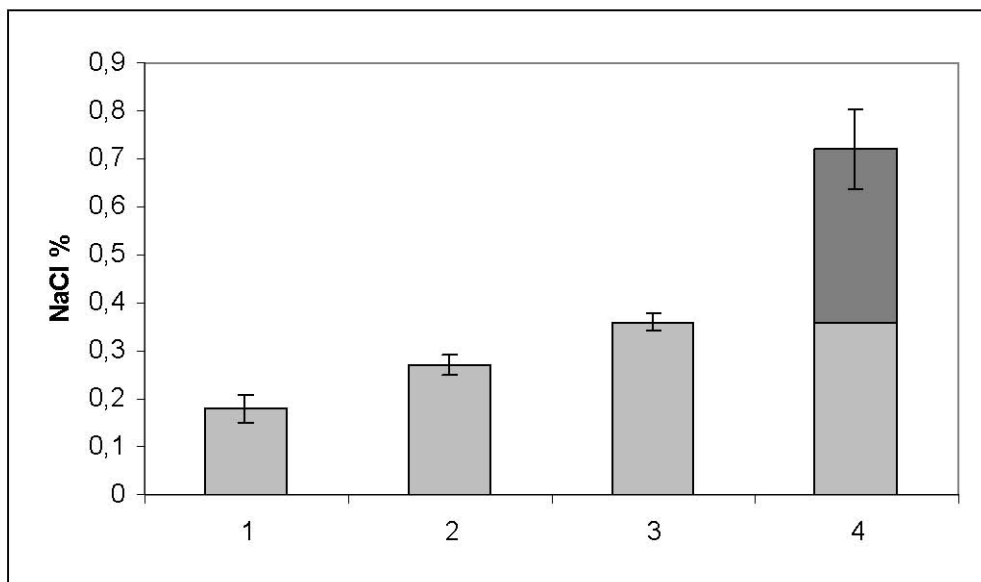


Рис.2. Динамика устойчивости гемоглобинов к высаливанию сульфатом аммония у плотвы: 1 – сеголетков, 2 – годовичков, 3 – двухлеток, 4 – трехлеток, 5 – четырехлеток и 6 – половозрелых рыб

4. Формирование устойчивости гемоглобина и эритроцитов в онтогенезе леща и плотвы. В онтогенезе леща и плотвы самым неустойчивым оказался гемоглобин сеголетков, в то время как их эритроциты были наиболее устойчивыми к гемолизу, в том числе и ки-

слотному (Рис.2, 3). Таким образом, повышенная устойчивость эритроцитов компенсирует структурную нестабильность гемоглобина сеголеток, предохраняя его от дестабилизирующих факторов внутренней и внешней среды, что характеризует стратегию стабилизации дыхательной функции крови в раннем развитии леща и плотвы.

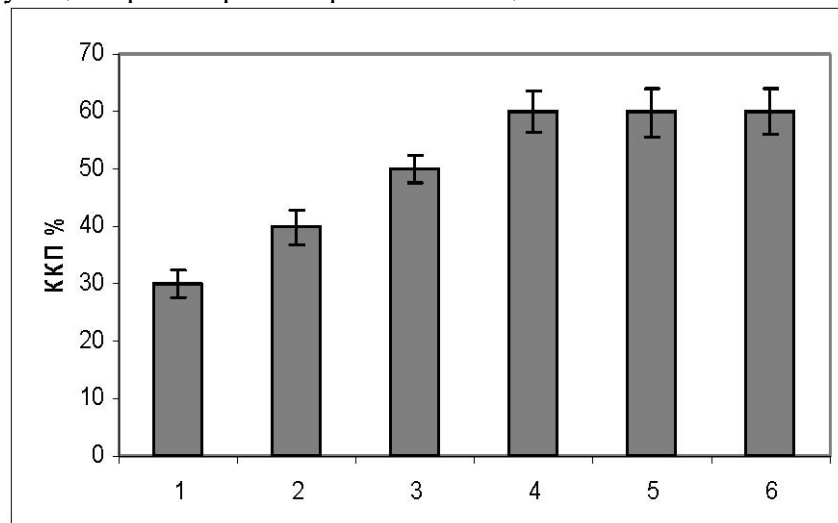


Рис.3. Динамика устойчивости эритроцитов к гемолизу в гипотонических растворах NaCl (0–0,9%) плотвы: 1 – сеголетков, 2 – годовичков, 3 – двухлеток, 4 – трех-, четырехлеток и половозрелых рыб. Серой заливкой обозначена динамика устойчивости эритроцитов в летний период, темной заливкой – в осенний период

Согласованность параметров структурной устойчивости гемоглобина и эритроцитов. У половозрелого леща и плотвы зрелые и молодые клетки эритроидного ряда не отличались по устойчивости к гемолизу, а их гемоглобины были однородны по устойчивости к дегидратации. У синца и красноперки выявлена дифференциальная устойчивость эритроцитов при одинаковых параметрах структурной устойчивости гемоглобина, у тюльки имела место разнокачественность гемоглобина по параметру его структурной устойчивости.

5. Стратегия стабилизации дыхательной функции крови рыб при неблагоприятном сочетании факторов среды. Согласование дыхательных адаптаций на разных суборганизменных уровнях мы изучали на примере серебряного карася, которого содержали в условиях неблагоприятного сочетания факторов. При добавлении к крови голодающих в течение 3 месяцев рыб раствора ЭДТА был зарегистрирован случай спонтанного гемолиза эритроцитов, весь гемоглобин при этом находился в мет-форме. У питающихся и остальных длительно голодающих рыб добавление ЭДТА не провоцировало гемолиз эритроцитов, Hb находился в окси- и дезоксиформе. На мазках цельной крови голодных рыб зрелые эритроциты составили около 98% от общего количества клеток эритроидного ряда, у питающихся рыб были выявлены клетки всех стадий эритроидного ряда: около 10% составили незрелые формы, около 4% – делящиеся формы и 86 % – зрелые эритроциты.

Электрофоретический анализ тотальной ДНК из крови голодного карася, чьи эритроциты гемолизировали, выявил апоптотические спектры деградации ДНК, у других рыб ДНК была без следов фрагментации (Рис.4).

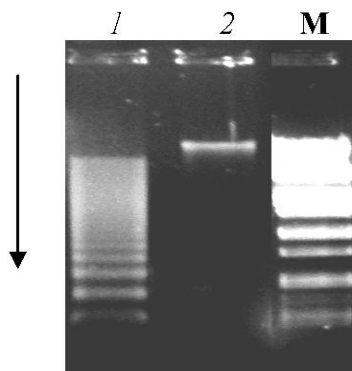


Рис.4. Горизонтальный электрофорез в агарозе ДНК из крови 1 – голодающего серебряного карася; 2 – карася из водоема; 3 – маркер MM Lambda DNA/Pst1 Marker. Вертикальная стрелка указывает направление электрофореза

Голодание для рыб не является экстремальным фактором, так как значительные периоды в своем жизненном цикле рыбы голодают, но, когда голодание накладывается на сезонную динамику летне-осеннего периода с высоким уровнем обменных процессов, задаваемых температурой, фактор голодания выступает как экстремальный дестабилизирующий. Характерные признаки программируемой гибели могли быть следствием переустановки организменного гомеостаза у рыб с режима перманентного эритропоэза к режиму дискретного эритропоэза и апоптоза в условиях экстремального сочетания факторов. Основная роль в стратегии дыхательной функции крови принадлежит режиму эритропоэза, который зависит от питания, стадии зрелости гонад, условий прохождения нереста, но зависит опосредованно – через температурные показатели воды (Солдатов, 2005).

6. Механизмы стабилизации внутренней жидкой среды рыб. Среди пресноводных костистых рыб у видов, имеющих быстро деградирующий гемоглобин и склонные к внутрисосудистому гемолизу эритроциты, выстроена система оперативного связывания как Hb, так и продуктов его деградации, специализированными белками гаптоглобином, гемопексином и трансферрином, и, кроме того, неспециализированными белками – альбуминами и γ -глобулинами (Андреева, 1999, 2001). При связывании внеклеточного гемоглобина и продуктов его деградации эти белки проявляют пероксидазную активность (Андреева, 2001). В двухмерном SDS-электрофорезе на дорожках этих белков выявляются компоненты с ММ около 17 kDa, соответствующие субъединице гемоглобина (Андреева, 2001).

Выводы

Таким образом, исследование дыхательной функции крови у костистых рыб выявило разнообразие стратегий ее стабилизации. Это стратегия компенсаторного типа в онтогенезе рыб, когда структурная неустойчивость белка компенсируется повышенной устойчивостью эритроцитов, это стратегия формирования разнокачественной устойчивости эритроцитов и стратегия стабилизации дыхания путем переустановки гомеостаза в экстремальных условиях, когда в дискретном режиме происходит замена всех эритроцитов. Перманентный гемолиз эритроцитов у костистых рыб не означает ослабления их дыхательной функции. У костистых рыб эта особенность эритроцитов компенсируется активной утилизацией внеклеточного цельного и частично деструктурированного гемоглобина специализированными и неспециализированными белками, которые стабилизируют внутреннюю среду организма, «очищая» ее от фрагментов разрушенного белка и способствующим стабилизации дыхательной функции крови. Этот механизм стабилизации дыхательной функции отсутствует у хрящевых рыб и хрящевых ганоидов, эритроциты которых устойчивы к гемолизу и в их крови отсутствует специализированный белок гаптоглобин, а другие белки крови также не связывают гемоглобин (Андреева, 1997).

Литература

- Андреева А.М., 1987а. О структуре гемоглобина некоторых видов семейства Acipenseridae // Инф. Бюлл. ИБВВ АН СССР. №75. С.33–36.
- Андреева А.М., 1987б. Устойчивость гемоглобина осетровых рыб к дегидратирующему действию сульфата аммония // Инф. Бюлл. ИБВВ АН СССР. №76. С.56–59.
- Андреева А.М. Физико-химические свойства основных групп белков крови у различных по экологии и таксономическому положению представителей хрящевых, хрящевых ганоидов и костистых рыб: Автореф. дис....канд.биол.наук. Борок, 1997. 24с.
- Андреева А.М., 1999. Структурно-функциональная организация альбуминовой системы крови рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 39. №6. С. 825–832.
- Андреева А.М., 2001. Сывороточные пероксидазы рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 41. №1. С. 113–121.
- Андреева А.М., 2006. Влияние дестабилизирующих факторов на структурно-функциональные показатели гемоглобина туводных и проходных рыб // Журн. эвол. биох. и физиол. Т.42. №6. С.537–543.
- Андреева А.М. Структурно-функциональная организация белков крови и некоторых других внеклеточных жидкостей рыб: Автореф. докт. дис. Москва, 2008. 40с.
- Гааль Э., Медьеша Г., Верецкеи Л., 1982. Электрофорез в разделении биологических макромолекул. М.: Мир, 448 с.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж., 1984. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 480с.
- Солдатов А.А., 2005. Особенности организации и функционирования системы красной крови рыб // Журнал эвол. биохимии и физиол. Т.41. №3. С.217–224.

Терсков И.А., Гительзон И.И., 1957. Метод химических кислотных эритрограмм. Биофизика, т.2. С.167–172.
Itzhaki R.F., Gill D.M., 1964. A micro- biuret method for estimating protein // Anal.Biochem. Vol.9. P.401–410.
Mathew C.G.P., 1984. The isolation of high molecular weight eukaryotic DNA // Methods in Molecular Biology/ Ed.Walker J.M.N.J.: Humana Press, Totowa. Vol.2. P.31–34.

THE ADAPTATIONS OF RESPIRATORY FUNCTION OF THE BLOOD FROM FRESHWATER BONY FISHES

A.M. Andreeva, I.P. Rjabtseva, V.V. Lukjanenko

Papanin Institute of Internal Waters Biology, Russian Academy of Sciences, Borok,
Yaroslavl Oblast, Russia, e-mail: aam@ibiw.yaroslavl.ru

The erythrocytes of bony fishes are subjected to intravascular hemolysis, and their hemoglobins easily are destroyed to the gem and the globin. The study of these special features of the blood of bony fishes showed that the stability of the respiratory function of the blood is supported with the aid of several basic strategies: 1) compensating type strategy in the ontogenesis of the fishes, when the structural instability of hemoglobin is compensated by the increased stability of erythrocytes to the hemolysis; 2) strategy of the formation of the differential stability of erythrocytes to the hemolysis, 3) strategy of the stabilization of respiration under the extreme conditions, when for the decomposition of erythrocytes and hemoglobin is used the mechanism of apoptosis, which removes in the discrete regime of the cell of an erythroid number. The stabilization of the liquid internal environment in this case is achieved by the utilization of extracellular hemoglobin both by the specialized and unspecialized proteins, which connect noncovalently hemoglobin and products of its destruction.

НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ К ВОПРОСУ РАСОВОЙ ПОДРАЗДЕЛЕННОСТИ БЕЛОМОРСКОЙ СЕЛЬДИ (*CLUPEA PALLASI MARIS-ALBI* BERG)

А.П. Андреева, А.В. Семенова, А.К. Карпов

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия
e-mail: seman2000@pochta.ru

Среди бореальных видов ихтиофауны Белого моря наиболее представительным является малоопозвонковая сельдь *Clupea harengus maris-albi* Berg. На сравнительно небольшом ареале обитает разнообразное сообщество сельдей, большую часть жизни связанное с прибрежными водами заливов. По свидетельству ряда исследователей беломорская сельдь подразделяется на отдельные расы или локальные стада на основании характерных для каждой из них биологических, морфологических показателей и привязанности их к определенным местам обитания. Детально такие вопросы начали разрабатываться с начала двадцатого столетия (Рабинерсон, 1925, 1927; Аверинцев, 1925, 1927; Дмитриев, 1946, 1957; Алтухов, 1963, 1975; Ерастова, 1963; Лапин и др., 1963; Лапин, 1966, 1978; Мухомедияров, 1975; Тамбовцев, 1975). Многолетние подходы к изучению расовой подразделенности сельди Белого моря, подтвержденной рядом наблюдаемых различий, явились таким образом основанием для деления малоопозвонковых беломорских сельдей на 5 локальных стад или рас – крупную, представленную кандалакшской («ивановской») и двинской и мелкую, подразделенную на 3 более мелкие расы: кандалакшскую («егорьевскую»), онежскую и «покровскую» (устье р.Онеги). Детальное изучение биологических и экологических характеристик отдельных стад привело к признанию их приуроченности к своим заливам или частям их с характерными стоковыми, гидрологическими, температурными, соленостными и иными свойствами (Аверинцев, 1925, 1927; Рабинерсон, 1925, 1927; Дмитриев, 1946 и др). Предполагалось, что обитание этих стад в биотопах, различающихся между собой рядом значимых показателей, проявились в свойствах биологических и морфологических характеристик, таких как время и условия нереста, особенности роста и весовых показателей одновозрастных групп и прочее.

Вопреки подобным утверждениям существует и другой взгляд, согласно которому вся малоопозвонковая беломорская сельдь представлена единым стадом с неограниченной миграцией из одного залива в другой, причем мелкие и крупные сельди различаются только по скорости роста и связанным с этим фактом наступления полового созревания (Лапин 1966, 1978). Авторы утверждают, что быстрорастущие особи мигрируют на север, а медленно растущие остаются в Двинском и