ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 4, с. 411–422

УДК 597.562.574.3.591.134

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И РОСТ САЙКИ *BOREOGADUS SAIDA* В МОРЕ ЛАПТЕВЫХ

© 2021 г. Л. И. Карамушко[1, *], Е. В. Расхожева[1], О. В. Карамушко[1]

[1]*Мурманский морской биологический институт РАН – ММБИ РАН, Мурманск, Россия*

**E-mail: karamushkol@mmbi.info*

Поступила в редакцию 30.06.2020 г.
После доработки 15.07.2020 г.
Принята к публикации 15.07.2020 г.

По материалам, собранным в летне-осенний период 2014 г., проанализирована структура популяции и темп роста сайки *Boreogadus saida* в море Лаптевых. В уловах отмечены особи длиной 3.5–28.5 см, массой 0.6–129.0 г в возрасте 0+...7+. Модальной возрастной группой являются двухлетки, а наиболее многочисленной размерной группой – особи длиной 7–14 см (63–69%), в основном в возрасте 1+ и 2+. Наибольшие абсолютные приросты длины сайки наблюдаются в первые три года жизни (в среднем 3.4 см/год), затем они постепенно снижаются до 1.0 см/год к 7-летнему возрасту. Удельная скорость линейного роста сайки в течение жизни снижается от 0.446 в возрасте 0+ до 0.047 у 7-леток, а удельная скорость роста массы – соответственно от 1.085 до 0.146. Начало полового созревания сайки происходит при средней длине 10 см в возрасте 1+, основная масса особей созревает при длине 13–17 см в возрасте 2+...3+.

Ключевые слова: сайка *Boreogadus saida*, размеры, возраст, половая зрелость, темп роста, Арктика, море Лаптевых.

DOI: 10.31857/S004287522104007X

Сайка *Boreogadus saida* – арктический, криопелагический вид (Андрияшев, 1954, 1967), является одним из самых распространённых (до района Северного полюса) и многочисленных видов рыб морей Арктического бассейна. По сравнению с другими представителями семейства тресковых (Gadidae) сайка растёт медленно: в возрасте 5 лет достигает длины 18–20 см, в возрасте 7 лет – 25–27 см, особи длиной более 35 см отмечаются очень редко (Бенко, Пономаренко, 1972). Предельные зарегистрированные размеры и возраст (длина 40 см, масса 430 г, 10 лет (9+)) имела сайка, выловленная донным тралом в июне 1969 г. в районе южного склона Гусиной банки Баренцева моря (Шлейник, 1979). Хотя Петон (Pethon, 2005) указывает, что сайка может достигать длины 46 см.

В морских пищевых цепях арктических экосистем сайка занимает чрезвычайно важное место, “так как является главным, а если исключить прибрежные районы, то практически единственным потребителем планктона арктических морей” (Андрияшев, 1954. С. 187). Поэтому именно сайка является ключевым элементом арктических экосистем, определяющим энергетические связи между низшими и высшими трофическими уровнями пищевой сети в этом регионе (Клумов, 1937; Rass, 1968; Bradstreet, Cross, 1982; Craig et al., 1982; Боркин и др., 1992; Welch et al., 1993; Пономаренко, 2008; Harter et al., 2013). Сайка может передавать до 75% энергии от более низких продуцентов к высшим (Bradstreet et al., 1986; Welch et al., 1992; Crawford, Jorgenson, 1996; Боркин, 2011, 2012; Christiansen et al., 2012; Hop, Gjøsæter, 2013).

В целом определяющим моментом в организации арктических экосистем являются трофоэнергетические процессы, поскольку именно в условиях низкой температуры в наиболее острой форме проявляется адаптивная значимость метаболических и продукционных процессов (Чернов, 2008). Поэтому изучение количественных и качественных аспектов роста арктического вида сайки весьма актуально и, прежде всего, для высокоширотных районов Арктики, где условия существования видов изменяются в результате значительных пространственно-временны́х колебаний абиотических и биотических факторов. Исследования роста сайки имеют долгую историю и проводились почти во всех арктических морях: в Баренцевом (Hognestad, 1968; Шепель, 1972; Gjøsæter, 1973; Печеник и др., 1973; Шлейник, 1979; Falk-Petersen et al., 1986; Lønne, Gulliksen, 1989; Gjøsæter, Ajiad, 1994; Боркин, 1995), Карском (Москаленко, 1964; Шепель, 1971; Печеник и др., 1973), Беринговом, Чукотском и море

Бофорта (Черкасова, 1976; Lowry, Frost, 1981; Craig et al., 1982; Helser et al., 2017), Гренландском и море Баффина (Sekerak, 1982; Fey, Weslawski, 2017), а также в районах Центрального Арктического бассейна (Lønne, Gulliksen, 1989; Fey, Weslawski, 2017). Вместе с тем для моря Лаптевых, одного из наиболее суровых по условиям среды обитания арктических акваторий, данные по росту сайки представлены только в работах по изучению её ранних стадий развития (Bouchard, Fortier, 2008, 2011) и размерно-возрастного и полового состава сайки прибрежной части моря Лаптевых (Анабарский залив) по материалам 1947 г. (Москаленко, 1964).

Цель нашей работы – исследовать популяционную структуру и рост сайки по материалам, собранным в море Лаптевых в августе–октябре 2014 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран 19.08–05.10.2014 г. в рейсе НИС "Дальние Зеленцы" на обширной акватории моря Лаптевых – от континентального склона на севере до почти прибрежных районов на юге (рис. 1). Лов проводили конвенционным донным тралом (чертёж 2837-00-000). Вертикальное раскрытие трала составляло 10 м, горизонтальное – 22 м, ячея 135 мм с кутовой мелкоячейной вставкой 12 мм, имеющей длину ~4 м. Длительность буксировки составляла 30 мин, скорость траления – 2.5 узла. Пелагическую съёмку выполняли учётно-промысловым разноглубинным тралом, настроенным на пелагическое траление, при скорости судна 3.5–4.0 узла, продолжительность траления на каждой станции 15 мин. Пелагическими тралениями поймана почти исключительно молодь сайки, причём в небольшом количестве. На станциях с глубинами <20 м использовали трал Сигсби (входной периметр 100 × 30 см (0.3 м^2), ячея 7 мм); продолжительность траления 10 мин. На каждой станции измеряли температуру и солёность с помощью автоматического СТД-зонда SBE 19 plus V2 (S/N19P73910-7324), ("Sea-bird Electronics", США).

Биологическому анализу подвергли 456 экз. сайки из северо-восточной (СВ) части моря Лаптевых и 655 – из юго-западной (ЮЗ). У всех пойманных особей измеряли общую длину тела (*TL* – от вершины рыла до конца наиболее длинных лучей хвостового плавника) (Правдин, 1966) с точностью до 0.1 см и массу (*W*) с точностью до 0.1 г. Возраст определяли по отолитам под бинокулярным микроскопом МБС-10 в падающем свете при увеличении 8 × 2. При определении стадий развития гонад сайки использовали шкалу зрелости, предложенную Пономаренко (1965). К неполовозрелым относили рыб с гонадами I и II стадий зрелости, а к половозрелым – от II–III до VI–II (Москаленко, 1964; Пономаренко, 1964, 1965; Христофоров, 1978; Оганин, Боркин, 2013).

Скорость роста длины и массы тела сайки оценивали по годовым приростам. Рассчитывали удельную скорость роста длины (C_{TL}) и массы (C_W) за период времени ($t_2 - t_1$): $C_{TL} = (\ln TL_2 - \ln TL_1)/(t_2 - t_1)$ и $C_W = (\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1)$ (Винберг, 1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерно-возрастная и половая структура

В летне-осенний период 2014 г. уловы сайки в СВ- и ЮЗ-частях моря Лаптевых были представлены особями *TL* 3.5–28.5 см и массой 0.6–129.0 г в возрасте 0+...7+ (табл. 1).

В возрастном составе сайки модальным был возраст 1+ как на СВ (54.6%), так и на ЮЗ (35.3%) моря Лаптевых (рис. 2). В обоих районах отмечалась также и относительно высокая частота встречаемости 3-леток – соответственно 22.1 и 17.2%. Доля особей в возрасте 4+ и старше на СВ моря была существенно ниже, чем на ЮЗ (5.5 против 19.5%); при этом рыбы в возрасте 7+ встречались только на ЮЗ района исследований.

Сеголетки на СВ моря встречались в значительно меньшем количестве, чем на ЮЗ (4.6 против 16.5%), что, возможно, связано с более ранним взятием проб в первом районе (19.08–07.09.2014 г.) по сравнению со вторым (08.09–02.10.2014 г.). Самые мелкие сеголетки (*TL* 3.5–4.0 см) были пойманы донным тралом 20 августа на СВ моря (температура 2.7°C, солёность 25.3‰, глубина 19 м) и 27 сентября на ЮЗ (0.9°C, 33.7‰, 19 м). Размерный состав сеголеток в уловах в сравниваемых районах моря Лаптевых различался (рис. 3). На СВ моря доминировали рыбы *TL* 5–6 см (65%) при равномерном соотношении других размерных групп, а на ЮЗ преобладали сеголетки двух групп – *TL* 5–6 и 7–8 см (47 и 49%). При этом средний размер молоди по районам различался незначительно и составлял соответственно 6.2 и 6.5 см (табл. 1).

В районах СВ и ЮЗ доминировали (69 и 63%) особи *TL* 7–14 см (рис. 4), в основном в возрасте 1+ и 2+. Доля крупных рыб (*TL* ≥ 19 см) на СВ была меньше, чем на ЮЗ (8 против 17%). Самый крупный экземпляр сайки *TL* 28.5 см, массой 129 г в возрасте 7+ был обнаружен в улове донного трала в ЮЗ части моря (76°14′ с.ш. 124°03′ в.д., 30.09.2014 г., глубина 65 м) при температуре –1.69°C и солёности 34.6‰.

В обоих районах в возрастной группе 1+ помимо неполовозрелых особей (~87%) отмечены рыбы с половыми продуктами II–III и III стадий зрелости и даже встречались самцы с гонадами IV стадии (табл. 2). Среди рыб в возрасте 2+ доля особей с гонадами III стадии зрелости была зна-

Рис. 1. Карта-схема расположения станций в северо-восточной (●) и юго-западной (●) частях моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.; (—) – изобата 200 м.

чительно больше. Соотношение полов в возрастных группах 1+, 2+ и 3+ на СВ моря близко к равному с незначительным преобладанием самцов, в то время как на ЮЗ самцов было больше соответственно в 1.6, 2.4 и 1.5 раза.

Среди рыб 4+...7+ преобладали самки. Самцы старше 6+ в уловах не встречались. На ЮЗ половые продукты почти всех рыб в возрасте 4+...7+ (~90%) находились на III стадии зрелости, а на СВ большинство рыб этих возрастных групп имели гонады стадии VI–II, т.е. периода посленерестового восстановления. Очевидно, что уже начиная с 3-летнего возраста прослеживается тенденция увеличения генеративного потенциала популяции сайки моря Лаптевых на ЮЗ по сравнению с СВ.

Линейный и весовой рост. Аллометрия

Для сайки характерна большая вариабельность длины и массы особей одного возраста (табл. 1). С 2-летнего возраста рыбы из СВ имеют несколько бóльшие средние значения длины и массы, чем особи из ЮЗ района.

Линейный (TL, см) и весовой (W, г) рост сайки в зависимости от возраста (t, лет), а также соотношение длина–масса хорошо аппроксимируются степенными уравнениями (рис. 5): $TL = 6.27t^{0.67}$

Таблица 1. Длина (*TL*) и масса особей сайки *Boreogadus saida* разного возраста в разных районах моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.

Возраст, лет	Северо-восток			Юго-запад		
	n, экз.	*TL*, см	Масса, г	*n*, экз.	*TL*, см	Масса, г
0+	21	3.5–8.9 / 6.2 ± 1.5	0.6–5.5 / 2.3 ± 1.3	108	3.6–8.8 / 6.5 ± 0.9	0.7–6.2 / 2.4 ± 1.2
1+	249	5.0–15.0 / 10.0 ± 1.6	0.7–20.0 / 7.6 ± 3.9	231	5.8–13.8 / 9.9 ± 1.2	1.3–14.1 / 6.6 ± 2.2
2+	101	9.1–18.0 / 14.0 ± 1.7	5.0–37.0 / 18.1 ± 6.6	114	8.1–16.5 / 12.5 ± 1.8	3.0–30.0 / 13.1 ± 5.1
3+	60	13.0–23.2 / 16.8 ± 2.3	12.5–66.0 / 30.1 ± 13.1	74	9.50–23.2 / 16.2 ± 2.6	6.0–56.0 / 25.7 ± 10.0
4+	17	16.5–24.3 / 19.6 ± 2.0	24.0–70.0 / 42.9 ± 12.4	67	11.7–23.7 / 18.5 ± 2.4	12.3–56.0 / 34.1 ± 9.8
5+	5	19.5–24.5 / 21.1 ± 2.0	35.0–88.0 / 56.4 ± 20.0	40	14.3–25.2 / 20.8 ± 2.5	19.5–79.0 / 49.7 ± 16.3
6+	3	21.3–24.0 / 22.6 ± 1.4	50.0–70.0 / 63.3 ± 11.5	17	15.3–25.2 / 21.7 ± 3.1	23.0–95.0 / 57.3 ± 22.2
7+				4	20.8–28.5 / 24.7 ± 3.1	50.0–129.0 / 79.0 ± 35.1

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его стандартное отклонение; *n* – число изученных особей.

($R^2 = 0.83$), $W = 1.95t^{1.79}$ ($R^2 = 0.79$), $W = 0.015TL^{2.66}$ ($R^2 = 0.94$).

Увеличение длины с возрастом указывает на поступательный характер роста сайки в течение жизненного цикла (рис. 5а). Высокие показатели и значительные различия параметров соматического роста на первых годах жизни характерны для рыб в целом, но связь между длиной и возрастом на отдельных интервалах кривой роста была заметно слабее ($R^2 = 0.50$), чем для всей эмпирической кривой в целом ($R^2 = 0.83$). Значительное снижение коэффициента детерминации при разбиении выборки на отдельные составляющие отражает нелинейный характер динамики роста.

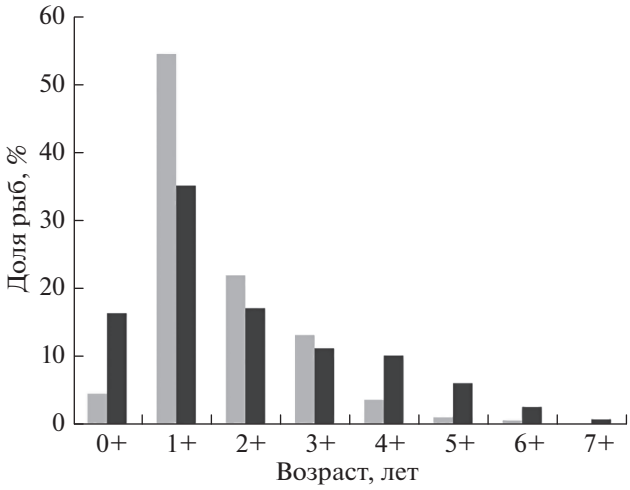

Рис. 2. Возрастной состав сайки *Boreogadus saida* в уловах в северо-восточной (▫) и юго-западной (■) частей моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.

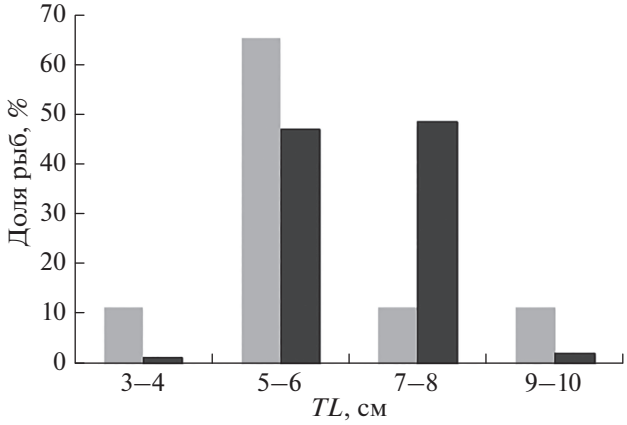

Рис. 3. Размерный состав (*TL*) сеголеток сайки *Boreogadus saida* в северо-восточной и юго-западной частях моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.; обозначения см. на рис. 2.

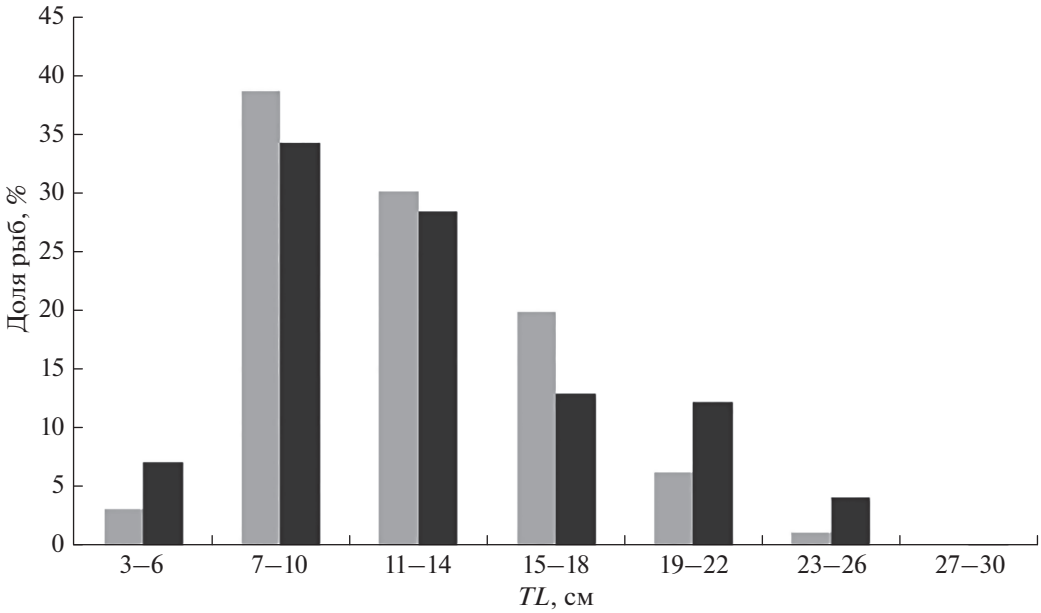

Рис. 4. Размерный состав (*TL*) сайки *Boreogadus saida* в уловах в северо-восточной и юго-западной частей моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.; обозначения см. на рис. 2.

Поэтому зависимость длины от возраста, аппроксимированная степенной функцией, обеспечивает лучшее приближение к распределению значений длины ($R^2 = 0.83$, $p < 0.01$). Согласно этому степенному уравнению сайка моря Лаптевых должна достигнуть *TL* 30 см за 10.3 года.

Анализ распределения значений массы в исследованном возрастном интервале показал, что вариационные ряды массы тела смежных возрастных групп сайки могут трансгрессировать, особенно это заметно в старших возрастных группах, возможно, как следствие малого объёма вы-

Таблица 2. Соотношение особей с гонадами разных стадий зрелости в возрастных группах сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых в августе–октябре 2014 г., %

Возраст, лет	Пол	Северо-восток						Юго-запад						
		n, экз.	II	II–III	III	IV	VI–II	*n*, экз.	II	II–III	III	III–IV	IV	VI–II
1+	juv	56						47						
	Самки	90	93.3		6.7			70	98.6		1.4			
	Самцы	92	72.8	2.2	23.9	1.1		111	74.8		24.3		0.9	
2+	juv							6						
	Самки	45	17.8	2.2	4.4		75.6	33	51.5	3.0	24.3			21.2
	Самцы	51	15.7	7.8	37.3		39.2	80	18.0		52.0		2.5	27.5
3+	Самки	27	7.4		25.9		66.7	30	10.0	6.7	63.3			20.0
	Самцы	32			40.6	3.1	56.3	44	2.3	4.5	77.3		2.3	13.6
4+	Самки	10					100.0	32	6.2		87.5			6.3
	Самцы	6			50.0		50.0	35			94.3	2.8		2.9
5+	Самки	5					100.0	25			100.0			
	Самцы							15			80.0			20.0
6+	Самки	3					100.0	11			100.0			
	Самцы							6			83.3	16.7		
7+	Самки							4	25.0		75.0			
	Самцы													

Примечание. juv – пол не определён, *n* – число изученных особей.

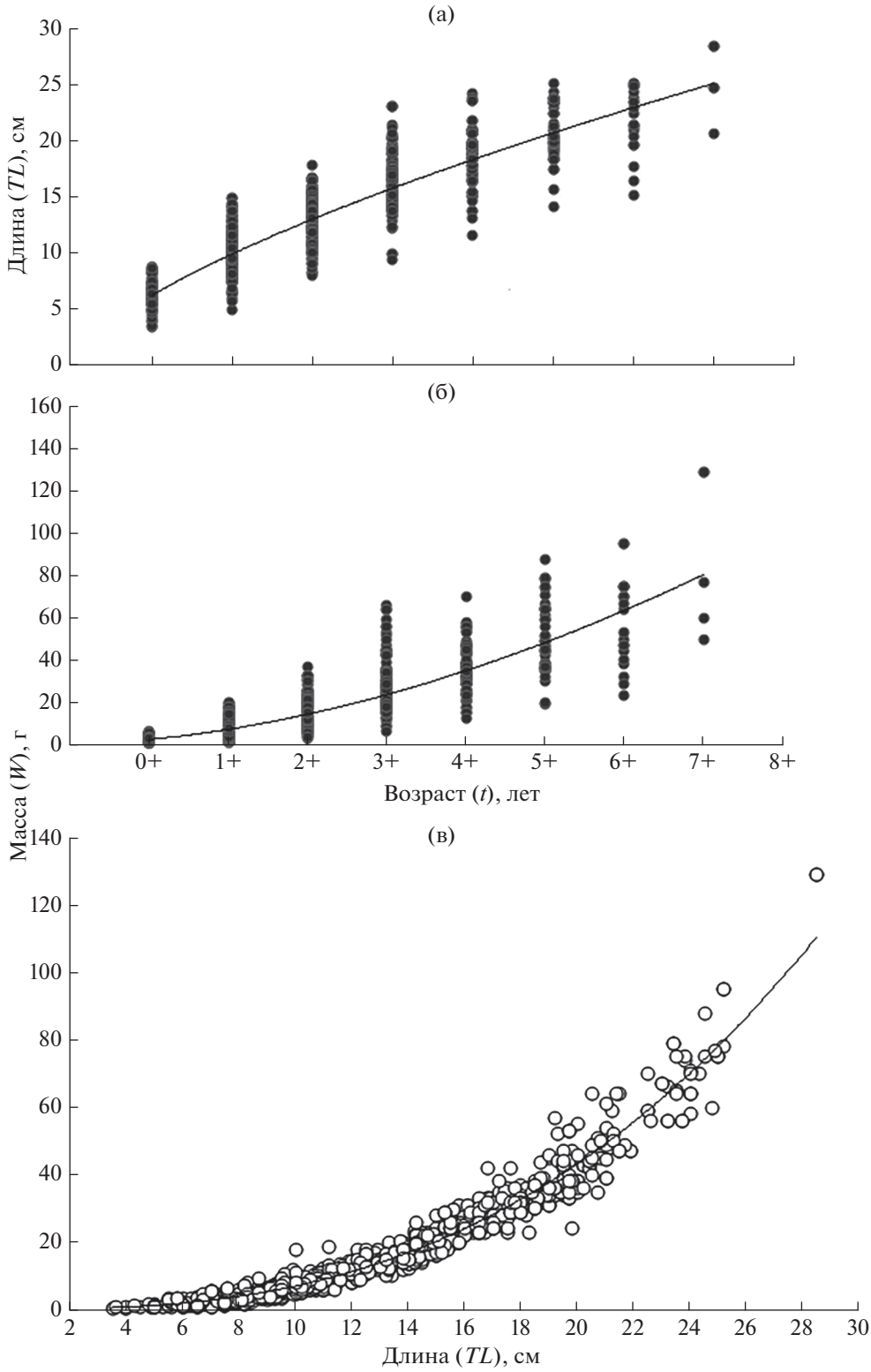

Рис. 5. Линейный (а) и весовой (б) рост, а также взаимосвязь длина–масса (в) сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых (n = = 1111 экз.): а – $TL = 6.27t^{0.67}$, $R^2 = 0.83$; б – $W = 1.95t^{1.79}$, $R^2 = 0.79$; в – $W = 0.015TL^{2.66}$, $R^2 = 0.94$.

Таблица 3. Показатели линейного и весового роста сайки *Boreogadus saida* моря Лаптевых, август–октябрь 2014 г.

Возраст, лет	Длина (*TL*)			Масса (*W*)		
	средняя *TL*, см	Δ*TL*, см/год	C_{TL}	средняя *W*, г	Δ*W*, г/год	C_W
0+	6.4			2.4		
		3.6	0.446		4.7	1.085
1+	10.0			7.1		
		3.2	0.278		8.4	0.781
2+	13.2			15.5		
		3.2	0.217		12.2	0.581
3+	16.4			27.7		
		2.3	0.131		8.2	0.259
4+	18.7			35.9		
		2.1	0.107		14.6	0.341
5+	20.8			50.5		
		1.0	0.047		7.7	0.142
6+	21.8			58.2		
		2.9	0.125		20.8	0.305
7+	24.7			79.0		

Примечание. Δ*TL*, Δ*W* – абсолютный годовой прирост длины и массы тела; C_{TL}, C_W – удельная скорость роста длины и массы.

борок (рис. 5б). Аплитуда варьирования значений массы увеличивается начиная с возраста 3+, что, несомненно, связано с повышением интенсивности генеративного обмена. Согласно эмпирической кривой весового роста, сайка моря Лаптевых должна достигнуть массы 129 г за 10.4 года.

Соотношение между длиной и массой тела сайки передаёт более общий характер изменения размеров сайки, значения параметров этого уравнения определяются степенью аллометрии роста (рис. 5в). Реализацию потенциального роста в некотором приближении можно оценить максимальными величинами длины и массы тела (Мина, Клевезаль, 1976). В нашей выборке предельные размеры сайки составляли 28.5 см и 129 г. Из зависимости масса–длина следует, что при *TL* 30 см особь сайки будет иметь массу 127.4 г.

Процессы увеличения длины и массы во времени протекают у сайки различно. В первый год жизни сайка растёт относительно быстро и достигает в среднем *TL* 8.2 см, к концу второго лета – 10.0 см (табл. 3). Наибольшие приросты длины (в среднем 3.4 см/год) отмечаются до возраста 2+...3+ (до периода массового созревания), в последующие два года они не превышают 2.3 см/год, резко снижаясь к возрасту 6+.

В противоположность процессу линейного роста абсолютный прирост массы тела сайки с возрастом постоянно увеличивался, и значительное приращение массы наблюдалось после достижения половой зрелости (табл. 3). Наиболее высокие значения C_W отмечались до возраста 3+. В возрасте 4+...5+ этот показатель стабилизировался на более низком уровне и затем заметно уменьшился к возрасту 6+, после чего резко возрос к 7+. Такие изменения значений абсолютной и удельной скорости линейного и весового роста у рыб самой старшей возрастной группы (7+), вероятно, можно объяснить специфическими особенностями интенсивного продуцирования генеративных продуктов у самок сайки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры личинок и молоди сайки варьируют в значительной степени в один и тот же сезон года, что связано со временем вылупления личинок (Бараненкова и др., 1966; Боркин, 1990; Пономаренко, 2000; Fortier et al., 2006; Bouchard, Fortier, 2011). Сроки вылупления личинок сайки колеблются по годам и сильно зависят от температуры воды и продолжительности ледостава (Аронович и др., 1974; Боркин, 1983). Массовое вылупление происходит в основном в мае–июле, смещаясь в восточном и северном направлениях на более поздние сроки (Бараненкова и др., 1966; Fortier et al., 2006), при этом пик вылупления совпадает со временем интенсивного разрушения льда (Юданов, 1976; Боркин, 1990; Bouchard, Fortier, 2008). В Баренцевом и Карском морях минимальная стандартная длина (*SL*) личинок при вылуплении составляет 3.5–6.0 мм, в мае и июне личинки растут медленно и в июне достигают средней длины 7.9 мм, в июле – 8.6 мм, и только в августе темп роста резко увеличивается: средняя длина

составляет уже 21.9 мм при многовершинном и растянутом ряде – от 10 до 49 мм (Бараненкова и др., 1966; Пономаренко, 2000). Имеются данные о том, что в море Лаптевых рост и в конечном счёте выживаемость личинок сайки положительно коррелируют с температурой поверхности моря в период вылупления при условии обеспеченности их пищей (Fortier et al., 2006; Bouchard, Fortier, 2008). В конце августа большинство личинок в возрасте 3–4 мес. при *SL* 30–40 мм переходят в стадию малька (Боркин, 1990).

Ряд исследователей рассматривают и другой сценарий – более растянутый в море Лаптевых период вылупления (январь–июль), где некоторые личинки появляются под морским льдом зимой задолго до весеннего цветения. Показано, что время вылупления личинок объясняет бóльшую часть изменчивости (90%) длины, достигаемой молодью сайки к концу лета (Bouchard, Fortier, 2008, 2011; Bouchard et al., 2017). Рассчитанные значения длины (массы) рыб в августе варьировали от *SL* < 10 мм (<0.01 г) от личинок, вылупившихся в июле, до 50 мм (0.91 г) от личинок, вылупившихся в январе (Bouchard, Fortier, 2011). Подавляющее большинство рыб (97%), достигшее *SL* > 35 мм в августе, было собрано в регионах, характеризующихся значительным поступлением пресной воды (море Лаптевых, Гудзонов залив и море Бофорта). Авторы предполагают, что раннее разрушение льда, частые зимние полыньи, более тёплый поверхностный слой моря и увеличение речного стока, связанное с потеплением климата, могут повысить выживаемость сеголеток сайки.

При любом сценарии вылупления личинок пелагическая молодь в конце лета опускается несколько глубже, но продолжает держаться в толще воды; в этот период размеры мальков варьируют от *SL* 3.0–3.5 до 5.5–6.5 см, а иногда и более (Бараненкова и др., 1966; Шлейник, Боркин, 1986; Matarese et al., 1989; Пономаренко, 2000; Bouchard, Fortier, 2011). В наших сборах в море Лаптевых в августе–сентябре отмечены сеголетки *TL* 3.5–8.9 см (табл. 1); при этом даже в одной пробе особи различались между собой на 3.0–3.7 см. Значительный диапазон варьирования размерных характеристик выявлен и у молоди сайки Баренцева, Карского и Гренландского, Чукотского морей и моря Баффина (Бараненкова и др., 1966; Печеник и др., 1973; Sekerak, 1982; Falk-Petersen et al., 1986; Боркин, 1990; Пономаренко, 2000; Fortier et al., 2006; Vestfals et al., 2019).

После превращения личинок сайки в пелагическую молодь при *SL* 30–50 мм (Rass, 1968), 27–49 мм (Бараненкова и др., 1966), 30–40 мм (Боркин, 1990) масса сеголеток существенно увеличивается. По нашим данным, для сеголеток сайки моря Лаптевых зависимость массы (г) от длины (см) достоверно аппроксимируется уравнением степенной функции: $W = 0.042TL^{2.11}$, $R^2 = 0.44$. Для сеголеток сайки Баренцева моря эта связь (мг, мм) описывается уравнением логарифмической функции: $\ln W = 3.095 \ln SL - 5.3$, $R^2 = 0.98$ (Пономаренко, 2000).

Анализ удельной скорости линейного роста (C_{TL}) сайки показал, что на ЮЗ рыбы до достижения *TL* 15.5 см росли несколько медленнее, чем на СВ, но с последующим увеличением размеров скорость их роста незначительно возрастала (рис. 6). В отсутствие других данных по росту сайки моря Лаптевых сложно судить о многолетней изменчивости этого показателя, но, по единственным полученным ранее сведениям (Москаленко, 1964), удельная скорость роста сайки в Анабарском заливе была близка к наблюдаемой у рыб района СВ. Зависимость удельной скорости роста (C_{TL}) от длины (*TL*) сайки из сравниваемых районов описывается следующими уравнениями: СВ – $C_{TL} = 38.48TL^{-1.988}$, $R^2 = 0.92$, $n = 456$; ЮВ – $C_{TL} = 13.47TL^{-1.628}$, $R^2 = 0.69$, $n = 655$; Анабарский залив – $C_{TL} = 2.08TL^{-0.920}$, $R^2 = 0.98$, $n = 472$. Эти три кривые пересекаются в точке *TL* 15 см, что соответствует возрасту 3+. Максимум абсолютного линейного прироста отмечен у сайки именно к этому возрасту, т.е. к периоду её массового созревания. Такая динамика линейного роста обусловлена как увеличением степени использования энергетических ресурсов на нужды генеративного обмена, так и увеличением размеров тела сайки (Шатуновский, 1980).

Сходные закономерности роста наблюдаются и в других районах ареала сайки. Так, в Чукотском и Беринговом морях выявлен высокий темп линейного роста у младших возрастных групп, который снижается на 3-м году жизни в период наступления половой зрелости (Черкасова, 1976). Замедление темпа роста сайки после 1+...2+ отмечено в море Бофорта (Craig et al., 1982) и в Канадской Арктике (Matley et al., 2013). На поступательное снижение ежегодного абсолютного прироста длины с возрастом после достижения половой зрелости указывают и для сайки Баренцева моря (Hognestad 1968; Печеник и др., 1973; Gjøsæter, 1973; Шлейник, 1979; Gjøsæter, Ajiad, 1994; Боркин, 1995).

В некоторых районах Арктики линейный рост сайки в течение первых четырёх лет жизни довольно постоянен. Так, Фей и Веславский (Fey, Węsławski, 2017) обнаружили, что у сайки, обитающей в ледниковой зоне Конгсфьордена архипелага Шпицбергена, в первые четыре года наблюдается высокий темп линейного роста (4.7 см/год), что, по мнению авторов, указывает на присутствие быстрорастущей субпопуляции.

Исследование возможностей линейного роста (ростовой потенции – по: Мина, Клевезаль, 1976)

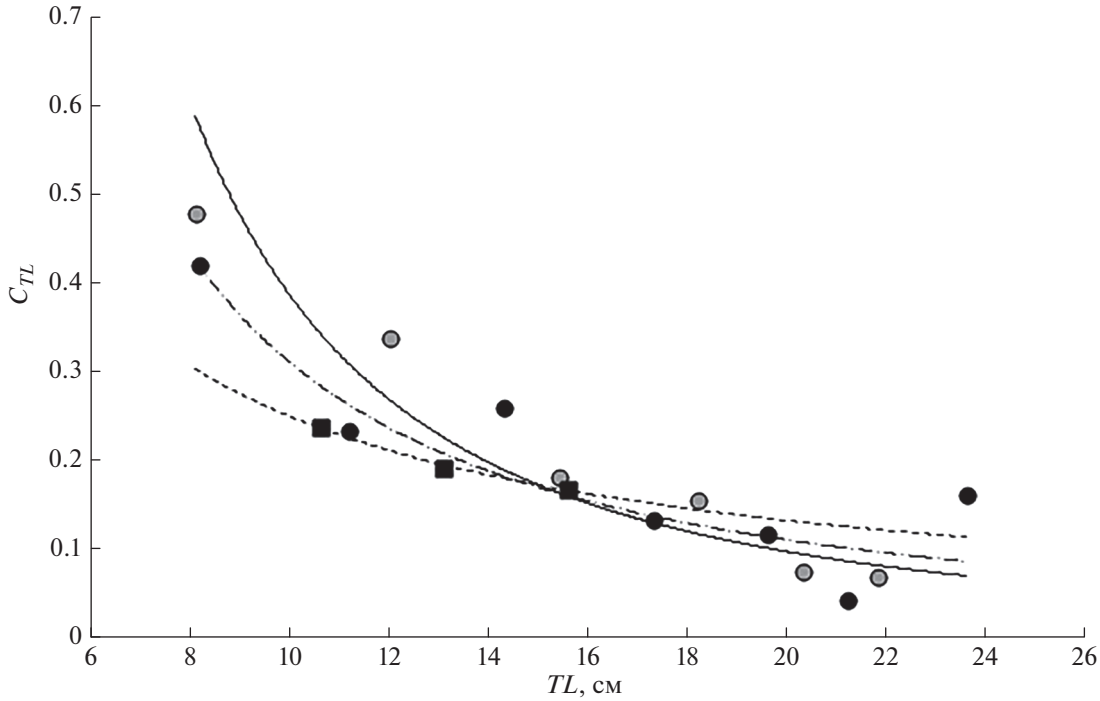

Рис. 6. Зависимость удельной скорости роста (C_{TL}) от длины (*TL*) сайки *Boreogadus saida* в разных районах моря Лаптевых: (–●–) – северо-восток, (–●–) – юго-запад, (–■–) – Анабарский залив (значения C_{TL} сайки из залива рассчитаны по: Москаленко, 1964).

показало, что наибольшие абсолютные приросты сайки в море Лаптевых составляют в среднем 3.4 см/год. С увеличением длины темп роста постепенно снижается и к 7-летнему возрасту годовой прирост не превышает уже 5% *TL* (табл. 3). Удельная скорость роста (C_{TL}) закономерно снижается с возрастом с 0.446 до 0.047. В ЮВ Баренцева моря в 1970 г., до периода интенсивного промысла, абсолютные приросты длины сайки были высокими до возраста 3+ – 3.4–5.1 см/год (Печеник и др., 1973); значения C_{TL} также снижались с возрастом от 0.488 до 0.055 (0+...6+). Таким образом, ежегодные абсолютные приросты длины у рыб всех возрастных групп из Баренцева моря были выше. Темп линейного роста сайки в Карском море в 1970 г. был ниже, чем в Баренцевом, в тот же период (Печеник и др., 1973). Рассчитанные нами значения C_{TL} для рыб из Карского моря составили от 0.457 до 0.049. Необходимо отметить, что во всех трёх морях среди особей предельного возраста (6+...7+) были только самки.

В отличие от линейного роста абсолютный прирост массы тела сайки с возрастом постоянно увеличивается и максимальное приращение массы тела наблюдается после наступления половой зрелости (табл. 3), что, несомненно, является важным условием продуцирования максимального количества половых продуктов и увеличения популяционной плодовитости. Темп увеличения плодовитости сайки зависит от возраста, длины и массы тела самок (Печеник и др., 1973; Шлейник, 1978; Боркин, 1990, 1995). Следует отметить, что скорость основных процессов в организме более тесно связана с его массой, а не с длиной (Винберг, 1975, 1986).

Наиболее высокие значения C_W отмечены у сайки моря Лаптевых в возрасте 0+...3+, затем этот показатель постепенно снижается к возрасту 6+. У самых старших самок (7+) скорость роста вновь возрастает с относительным приростом массы тела 36% в год. У сайки Баренцева моря была выявлена такая же тенденция: ежегодный относительный прирост массы старых особей мог достигать 20% и более (Шлейник, Боркин, 1986; Боркин, 1995). По данным размерно-возрастных показателей сайки Баренцева моря за 1969–1981 гг. (Боркин и др., 1987. Табл. 5) мы установили, что прирост массы тела особей предельного возраста может составлять 46% в год. Таким образом, возрастная динамика роста массы сайки указывает на его поступательный характер до самого старшего возраста, что, вероятно, обусловлено высокими энергетическими затратами на репродуктивные функции.

Сайка относится к быстросозревающим рыбам: достигает половой зрелости в 2–3-годовалом возрасте (Москаленко, 1964). Для основной массы сайки характерно созревание самцов и самок в

возрасте 2+...3+ при *SL* 16–17 см (Мантейфель, 1943; Пономаренко, 1965; Христофоров, 1978). По нашим данным, созревающие особи сайки с гонадами II–III, III и IV стадий зрелости появляются в море Лаптевых уже в возрасте 1+ при средней *TL* 10 см; их доля составляла ~13% всех рыб данного возраста. У большинства особей 1+ (>60%) гонады находились на II стадии зрелости (стадии покоя). Среди рыб в возрасте 2+ при средней *TL* 13–14 см доля половозрелых особей уже составляла на СВ и ЮЗ 83.4 и 69.1% соответственно (табл. 2). И только 4-летки, достигшие *TL* 16–17 см, почти все были представлены половозрелыми особями (95–97%). Таким образом, основная масса сайки в море Лаптевых достигает половой зрелости при *TL* 13–17 см в возрасте 2+...3+.

Следует отметить, что в юго-восточной прибрежной части Баренцева моря и в Карском море сайка созревает в возрасте 1+ при *SL* 13–14 см (Москаленко, 1964), 11–12 см (Печеник и др., 1973) или даже 7.5–10.5 см (Киселева, 1940). В Чукотском море и море Бофорта сайка впервые нерестится при длине по Смитту (*FL*) ~ 12.5 см в возрасте 2+ (Frost, Lowry, 1983). В 1967–1970 гг. в Баренцевом море среди рыб *SL* 13 см доля неполовозрелых особей составляла 88.0%, при *SL* 16 см – 47.9%, *SL* 22 см – 0.9%, при этом средний возраст полового созревания составлял 4.2 года (Шлейник, 1979). Но интенсивный промысел в 1970–1980-х гг. привёл к омоложению новоземельской сайки: нерестовую часть популяции составляли впервые созревающие особи *SL* 12–16 см в возрасте 1+...2+ (Боркин, 1990). В восточной части Баренцева моря в 2016 г. основу популяции по численности и биомассе составляли особи в возрасте 1+, среди которых доля созревающих рыб с гонадами III стадии зрелости достигала 30.9%, что говорит об увеличении темпа созревания молоди сайки по сравнению с прошлыми годами (Состояние ..., 2017).

ВЫВОДЫ

1. В летне-осенний период 2014 г. популяция сайки в море Лаптевых состояла из особей *TL* 3.5–28.5 см, массой 0.6–129.0 г, в возрасте 0+...7+.

2. Модальной возрастной группой в обследованных районах были двухлетки, составляющие на северо-востоке 54.6%, а на юго-западе 35.3%.

3. Независимо от районов исследований наиболее многочисленной размерной группой рыб были особи *TL* 7–14 см (63–69%), в основном в возрасте 1+ и 2+.

4. Наибольшие абсолютные приросты длины сайки моря Лаптевых наблюдаются в течение первых трёх лет жизни (в среднем 3.4 см/год), т.е. до наступления половой зрелости, затем они постепенно снижаются до 1.0 см/год к 7-летнему возрасту.

5. Удельная скорость линейного роста сайки моря Лаптевых в течение жизни снижается от 0.446 в возрасте 0+ до 0.047 у семилеток, что относительно близко к значениям для Баренцева и Карского морей. Удельная скорость роста массы снижается от 1.085 (0+) до 0.142 (7+).

6. Начало полового созревания сайки в море Лаптевых происходит при средней *TL* 10 см в возрасте 1+: доля особей с гонадами II–III, III и IV стадий зрелости составляет 13%. Основная же масса особей созревают при *TL* 13–17 см в возрасте 2+...3+.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность рецензентам за ценные конструктивные замечания и рекомендации, а также всем сотрудникам ММБИ РАН, оказывавшим помощь в период проведения экспедиционных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрияшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.

Андрияшев А.П. 1967. О микрофлоре и фауне, связанной с антарктическим припайным льдом // Зоол. журн. Т. XLVI. Вып. 10. С. 1585–1593.

Аронович Т.М., Дорошев С.И., Спекторова Л.В. 1974. Биологические особенности эмбрионального и личиночного развития беломорских рыб // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 9–11.

Бараненкова А.С., Пономаренко В.П., Хохлина Н.С. 1966. Распределение, размеры и рост личинок и мальков сайки *Boreogadus saida* (Lepechin) в Баренцевом море // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 3 (40). С. 498–518.

Бенко Ю.К., Пономаренко В.П. 1972. Основные промысловые рыбы Баренцева, Норвежского и Гренландского морей (биология, уловы). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 144 с.

Боркин И.В. 1983. Эффективность нереста сайки Баренцева моря // Биология и промысел пелагических рыб Северного бассейна. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 52–64.

Боркин И.В. 1990. Размножение и ранний онтогенез сайки *Boreogadus saida* (Lepechin) Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 21с.

Боркин И.В. 1995. Сайка // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (Архипелаг и шельф). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 121–132.

Боркин И.В. 2011. О взаимоотношениях морских млекопитающих и сайки в экосистеме Баренцева моря // Вестн. НГАУ. № 4 (20). С. 41–115.

Боркин И.В. 2012. О значении сайки в питании наиболее массовых морских птиц Баренцева моря // Вестн. БалтФУ им. И. Канта. № 1. С. 107–115.

Боркин И.В., Пономаренко В.П., Третьяк В.Л., Шлейник В.Н. 1987. Сайка *Boreogadus saida* (Lepechin) – рыба полярных морей (запасы и использование) // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука. С. 183–207.

Боркин И.В., Черноок В.И., Пономарев И.Я. и др. 1992. Результаты авиасъемки морских птиц Баренцева моря осенью 1991 г. // Сб. докл. V сов.-норвеж. симп. "Исследование взаимоотношений рыб в Баренцевом море". Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 301–317.

Винберг Г.Г. 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биологии. Т. 61. Вып. 2. С. 274–293.

Винберг Г.Г. 1975. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука. С. 7–25.

Винберг Г.Г. 1986. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Изд-во ГомелГУ. С. 20–61.

Киселева Е.В. 1940. Сайка *Boreogadus saida* (Lepechin) из Обской губы // Тр. НИИПЗЖиПХ. Вып. 10. С. 103–112.

Клумов С.К. 1937. Сайка *Boreogadus saida* (Lepech.) и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 175–188.

Мантейфель Б.П. 1943. Сайка и ее промысел. Архангельск: ОГИЗ, 31 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.

Москаленко Б.К. 1964. О биологии полярной трески (сайки) *Boreogadus saida* (Lepechin) // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 3 (32). С. 433–443.

Оганин И.А., Боркин И.В. 2013. Воспроизводительная способность баренцевоморской популяции сайки. Особенности оогенеза // Сайка Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 59–61.

Печеник Л.Н., Пономаренко В.П., Шепель Л.И. 1973. Биология и промысел сайки Баренцева моря. М.: Пищ. пром-сть, 68 с.

Пономаренко В.П. 1964. Районы и условия нереста сайки в Баренцевом море // Матер. сессии Уч. совета ПИНРО по результам рыбохоз. исследований 1962–1963 гг. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 220–226.

Пономаренко В.П. 1965. Развитие гонад и сроки нереста сайки в Баренцевом море // ДАН СССР. Т. 161. № 3. С. 697–700.

Пономаренко В.П. 2000. Икра, личинки и мальки сайки *Boreogadus saida* в Баренцевом, Карском и Белом морях // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 203–211.

Пономаренко В.П. 2008. Характеристика питания сайки (*Boreogadus saida*) в Баренцевом море // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 2 (34). С. 330–343.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.

Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2017 г. 2017. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 117 с.

Христофоров О.Л. 1978. Гаметогенез и половой цикл сайки (*Boreogadus saida* Lep.) Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 130. С. 33–46.

Черкасова Л.Д. 1976. Размерный состав, рост и плодовитость дальневосточной сайки // Исследования по биологии рыб и промысл. океанографии. Вып. 7. С. 137–143.

Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. М.: Т-во науч. изд. КМК, 580 с.

Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 282 с.

Шепель Л.И. 1971. Размерно-возрастной состав сайки *Boreogadus saida* (Lepechin) в юго-западной части Карского моря осенью 1969 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 1 (66). С. 161–164.

Шепель Л.И. 1972. Биология и промысел сайки Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИРПХ, 19 с.

Шлейник В.Н. 1978. Плодовитость сайки Баренцева моря // Тр. ПИНРО. Вып. 41. С. 156–166.

Шлейник В.Н. 1979. Биологические основы рационального использования сайки Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.

Шлейник В.Н., Боркин И.В. 1986. Сайка *Boreogadus saida* (Lepechin) // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во Кол. фил. АН СССР. С. 12–16.

Юданов И.Г. 1976. Зоогеография сайки (полярной тресочки) в Северном Ледовитом океане // Природа и хозяйство Севера. Вып. 4. Мурманск: Мурман. книж. изд-во. С. 111–113.

Bouchard C, Fortier L. 2008. Effects of polynyas on the hatching season, early growth and survival of polar cod *Boreogadus saida* in the Laptev Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 355. P. 247–256.
https://doi.org/10.3354/meps07335

Bouchard C., Fortier L. 2011. Circum-arctic comparison of the hatching season of polar cod *Boreogadus saida*: a test of the freshwater winter refuge hypothesis // Prog. Oceanogr. V. 90. № 1–4. P. 105–116.
https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.008

Bouchard C., Geoffroy M., LeBlanc M. et al. 2017. Climate warming enhances polar cod recruitment, at least transiently // Ibid. V. 156. P. 121–129.
https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.06.008

Bradstreet M.S.W., Cross W.E. 1982. Trophic relationships at high Arctic ice edges // Arctic. V. 35. № 1. P. 1–12.
https://doi.org/10.14430/arctic2303

Bradstreet M.S.W., Finley K.J., Sekerak A.D. et al. 1986. Aspects of the biology of Arctic cod *Boreogadus saida* and its importance in arctic marine food chains // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. V. 1491. P. 1–193.

Christiansen J.S., Hop H., Nilssen E.M., Joensen J. 2012. Trophic ecology of sympatric Arctic gadoids, *Arctogadus glacialis* (Peters, 1872) and *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774), in NE Greenland // Polar Biol. V. 35. P. 1247–1257.
https://doi.org/10.1007/s003000-012-1170-y

Craig P.C., Griffiths W.B., Haldorson L., McElderry H. 1982. Ecological studies of Arctic cod in Beaufort Sea coastal waters, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. № 3. P. 395–406.
https://doi.org/10.1139/f82-057

Crawford R.E., Jorgenson J.K. 1996. Quantitative studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools: important energy stores

in the Arctic food web // Arctic. V. 49. № 2. P. 181–193. https://doi.org/10.14430/arctic1196

Falk-Petersen I.B., Frivoll V., Gulliksen B., Haug T. 1986. Occurrence and size/age relations of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin), in Spitsbergen coastal waters // Sarsia. V. 71. № 3–4. P. 235–245. https://doi.org/10.1080/00364827.1986.10419693

Fey D.P., Weslawski J.M. 2017. Age, growth rate, and otolith growth of polar cod (*Boreogadus saida*) in two fjords of Svalbard, Kongsfjorden and Rijpfjorden // Oceanologia. V. 59. № 4. P. 576–584. https://doi.org/10.1016/j.oceano.2017.03.011

Fortier L., Sirois P., Michaud J., Barber D. 2006. Survival of Arctic cod larvae (*Boreogadus saida*) in relation to sea ice and temperature in the Northeast Water Polynya (Greenland Sea) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 63. P. 1608–1616. https://doi.org/10.1139/f06-067

Frost K.J., Lowry L.F. 1983. Demersal fishes and invertebrates trawled in the northeastern Chukchi and western Beaufort seas, 1976–77 // NOAA Tech. Rept. NMPS SSRF. № 764. 22 p.

Gjøsæter J. 1973. Preliminary results of Norwegian polar cod investigations 1970–1972 // ICES CM 1973/F: 8. 23 p.

Gjøsæter H., Ajiad A.M. 1994. Growth of polar cod *Boreogadus saida* (Lepechin), in the Barents Sea // ICES J. Mar. Sci. V. 51. № 1. P. 115–120. https://doi.org/10.1006/jmsc.1994.1011

Harter B.B., Elliott K.H., Divoky G.J., Davoren G.K. 2013. Arctic cod (*Boreogadus saida*) as prey: fish length-energetics relationships in the Beaufort Sea and Hudson Bay // Arctic. V. 66. № 2. P. 191–196. https://doi.org/10.14430/arctic4290

Helser T.E., Colman J.R., Anderl D.M., Kastelle C.R. 2017. Growth dynamics of saffron cod (*Eleginus gracilis*) and Arctic cod (*Boreogadus saida*) in theNorthern Bering and Chukchi Seas // Deep-Sea Res. II. V. 135. P. 66–77. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.12.009

Hognestad P.T. 1968. Observations on polar cod in the Barents Sea // Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. V. 158. P. 126–130.

Hop H., Gjøsæter H. 2013. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // Mar. Biol. Res. V. 9. № 9. P. 878–894. https://doi.org/10.1080/17451000.2013.775458

Lowry L.F., Frost K.J. 1981. Distribution, growth, and foods of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Bering, Chukchi, and Beaufort seas // Can. Field-Naturalist. V. 95. № 2. P. 186–191.

Lønne O.J., Gulliksen B. 1989. Size, age and diet of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in ice covered waters // Polar Biol. V. 9. № 3. P. 187–191. https://doi.org/10.1007/bf00297174

Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Jr., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes // NOAA Tech. Rept. NMFS 80. 652 p. https://doi.org/10.2307/1446279.

Matley J.K., Fisk A.T., Dick T.A. 2013. The foraging ecology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) during open water (July–August) in Allen Bay, Arctic Canada // Mar. Biol. V. 160. № 11. P. 2993–3004. https://doi.org/10.1007/s00227-013-2289-2

Pethon P. 2005. Aschehougs Store Fiskebok. Oslo: Aschehoug, 447 p.

Rass T.S. 1968. Spawning and development of polar cod // Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. V. 158. P. 135–137.

Sekerak A.D. 1982: Young-of-the-year cod (*Boreogadus*) in Lancaster Sound and Western Baffin Bay // Arctic. V. 35. № 1. P. 75–87. https://doi.org/10.14430/arctic2309

Vestfals C.D., Mueter F.J., Duffy-Anderson J.T. et al. 2019. Spatio-temporal distribution of polar cod (*Boreogadus saida*) and saffron cod (*Eleginus gracilis*) early life stages in the Pacific Arctic // Polar Biol. V. 42. № 5. P. 969–990. https://doi.org/10.1007/s00300-019-02494-4

Welch H.E., Bergmann M.A., Sifered T.D. et al. 1992. Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound Region, Arctic Canada // Arctic. V. 45. № 4. P. 343–357. https://doi.org/10.14430/arctic1413

Welch H.E., Crawford R.E., Hop H. 1993. Occurrence of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools and their vulnerability to predation in the Canadian High Arctic // Ibid. V. 46. № 4. P. 331–339. https://doi.org/10.14430/arctic1361