

УДК 597.562.591.9

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДЛЁДНЫХ СКОПЛЕНИЙ САЙКИ *BOREOGADUS SAIDA* (GADIDAE) В ЦЕНТРАЛЬНОМ АРКТИЧЕСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2013 г. И. А. Мельников, Н. В. Чернова*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва

*Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург

E-mail: migor39@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.01.2012 г.

В основу настоящего исследования положены фенологические наблюдения за стайным подлёдным скоплением сайки *Boreogadus saida* в зимний период 2009–2010 гг. в канадском секторе Северного Ледовитого океана на дрейфующей станции “Северный полюс-37”, а также собранная ихтиологическая коллекция. По данным анализа переданных в ЗИН РАН проб, скопление представлено неполовозрелыми рыбами TL 75–169 мм в возрасте 1+–4+ при доминировании особей 2+ (86–94%). В работе обсуждаются возможные причины образования массовых скоплений *B. saida* в подлёдных условиях высоких широт Арктики. Рассматриваются особенности развития сайки и связь с дрейфом льдов в регионе, а также роль механизма выработки антифриза в крови *B. saida* при обитании в переохлаждённой воде подо льдом, где температура зимой составляет около $-1.8^{\circ}C$. Высказываются предположения о последующих перемещениях обнаруженных скоплений сайки.

Ключевые слова: сайка, *Boreogadus saida*, Арктика, морской лёд, дрейф, скопление, жизненный цикл, питание, адаптация.

DOI: 10.7868/S0042875213010086

Сайка *Boreogadus saida*, или полярная тресочка, – холодолюбивый, преимущественно планктоноядный вид семейства тресковых (Gadidae), встречающийся на всей акватории Северного Ледовитого океана (СЛО), включая центральные районы, покрытые паковым льдом. В настоящее время как в отечественной, так и зарубежной литературе имеется достаточно много сведений о биологии, географическом распространении и миграциях этого вида (Клумов, 1937; Световидов, 1948; Андрияшев, 1954; Москаленко, 1964; Бараненкова и др., 1966; Пономаренко, 1968; Юданов, 1976; Craig et al., 1982; Bradstreet et al., 1986; Falk-Petersen et al., 1986; Lønne, Gulliksen, 1989; Боркин, Оганин, 2004). Хотя сайка не относится к основным промысловым видам, она играет важную роль в трофической сети морской экосистемы Арктики, поскольку входит в рацион многих млекопитающих и птиц, таких как кольчатая нерпа *Phoca hispida*, гренландский тюлень *P. groenlandicus*, нарвал *Monodon monoceros*, белуха *Delphinapterus leucas*, толстоклювая кайра *Uria lomvia*, глупыш *Fulmarus glacialis* и моёвка *Rissa tridactyla* (Bradstreet et al., 1986; Finley et al., 1990; Welch et al., 1992).

Особенностью жизненного цикла сайки является образование массовых скоплений, зарегистрированных как на открытых ото льда акваториях, так и у кромки льда (Jensen, 1948; Москаленко,

1964; Бараненкова и др., 1966; Пономаренко, 1967, 1968; Lønne, Gulliksen, 1989). Так, например, скопления тресочки, наблюдавшиеся неоднократно в безледовый период в Канадской Арктике, достигают плотности до 300 экз/м³, что привлекает морских птиц и млекопитающих (Welch et al., 1992; Crawford, Jorgenson, 1996). Вместе с тем образование стай не является строго локализованным и регулярным явлением: скопления сайки наблюдали в разных географических районах и в разное время года. В центральных районах СЛО с постоянно существующим мощным ледовым покровом сайка, как правило, встречается подо льдом единичными особями или маленькими стайками, о чём свидетельствуют прямые наблюдения при водолазных работах подо льдом (Голиков, Аверинцев, 1977; Мельников, Куликов, 1980; Gulliksen, 1984; Lønne, Gulliksen, 1989; Melnikov, 1989; Gradinger, Bluhm, 2004), а также наблюдения при прохождении ледоколов через ледовые поля, когда на перевёрнутых льдинах можно видеть этих рыб (Андрияшев, 1948; наши наблюдения).

Первое описание массовых скоплений тресковых рыб – арктической трески *Arctogadus glacialis* и *B. saida* – в высоких широтах было выполнено по материалам дрейфующей станции Северный Полюс-16 (СП-16), собранным на границе Канадской котловины СЛО зимой 1968–1969 гг.

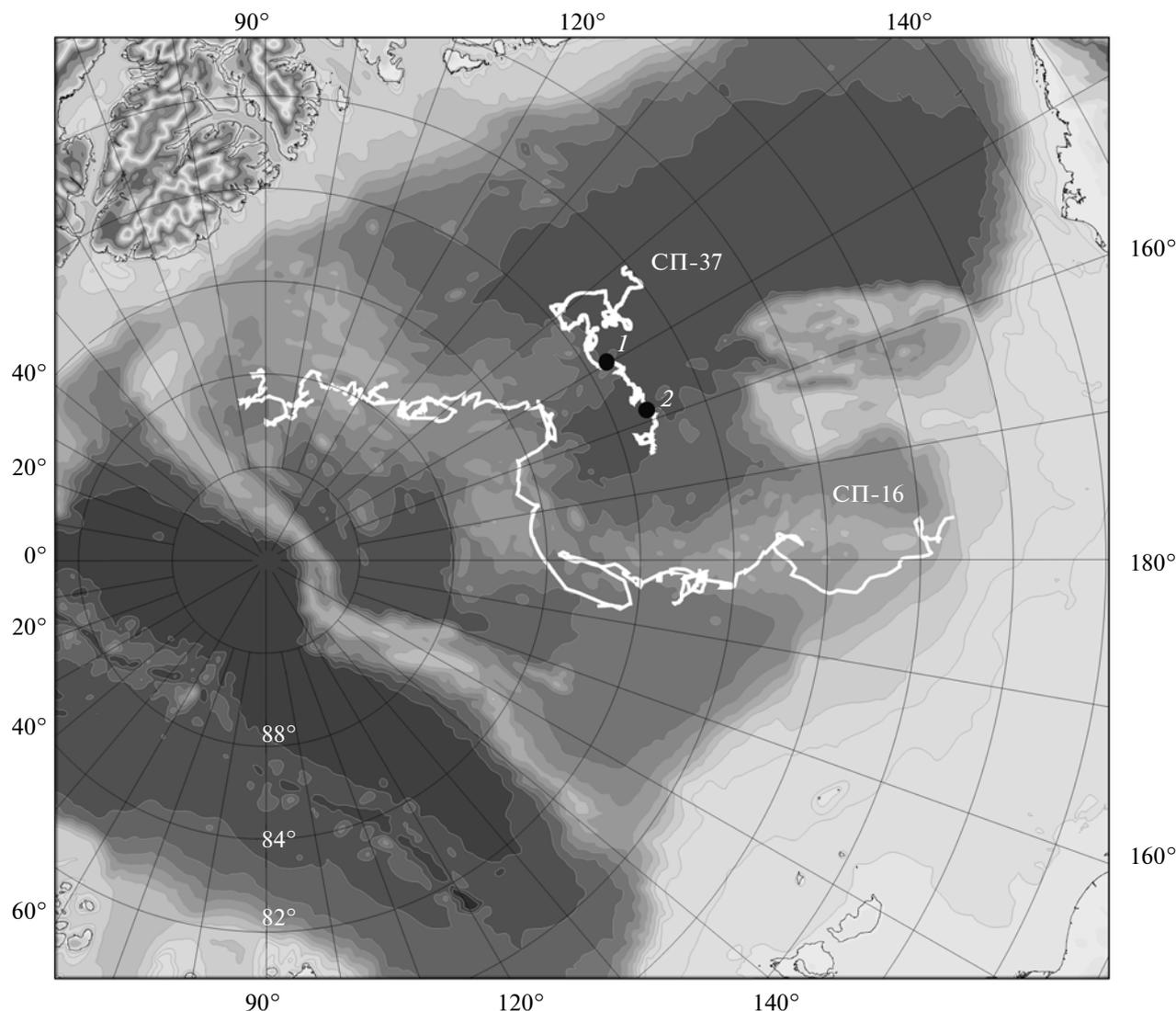


Рис. 1. Траектория дрейфа станций СП-16 (1968–1969 гг.) и СП-37 (2009–2010 гг.) в Канадской котловине Северного Ледовитого океана: 1, 2 – точки отбора проб № 1 и 2 из массовых подлёдных скоплений сайки *Boreogadus saida*.

(Андряшев и др., 1980). В 2009–2010 гг. в том же регионе СЛО проводились исследования на дрейфующей станции СП-37, в научную программу которой помимо стандартных гидрометеорологических входили также и гидробиологические наблюдения. Зимой в течение полярной ночи в гидрологической лунке наблюдали массовые скопления тресковых рыб, аналогичные наблюдавшимся на СП-16 в 1968–1969 гг. В период дрейфа были проведены ихтиологические сборы, результаты обработки которых и стали предметом настоящей статьи.

Авторы ставят целью рассмотреть экологические особенности скоплений тресковых рыб по сборам на СП-37 и сравнить их с данными наблюдений на СП-16, поскольку оба наблюдения были выполнены в зимний сезон в одном и том же географическом регионе (рис. 1).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ихтиологические материалы были получены во время дрейфа станции СП-37 в зимний сезон 2009–2010 гг. в Канадской котловине СЛО. Рыб отлавливали в гидрологической лунке, прорубленной во льду толщиной около 2 м. Подлёдный лов рыбы проводили прямоугольной рамкой, обтянутой сеткой с ячейкой около 15 мм. Рамку опускали под лёд в лунку на глубину до 2 м от нижней поверхности льда и затем медленно поднимали на поверхность. Для дальнейших ихтиологических исследований в стационарных условиях часть рыбы замораживали. В ЗИН поступили две пробы замороженных рыб: № 1 – 69 экз., пойманы 03.12.2009 г. в координатах 81.80° с.ш., 149.69° з.д.; № 2 – 265 экз., 11.01.2010 г., 81.43° с.ш., 142.16° з.д. (рис. 1). В лаборатории после медленного размораживания при комнатной температуре рыб фикс-

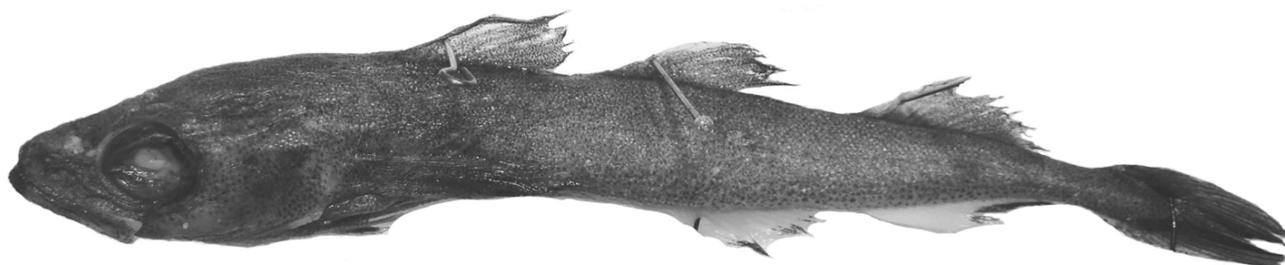


Рис. 2. Сайка *Boreogadus saida* – самка TL 133, SL 120 мм, Канадский сектор Северного Ледовитого океана, 81.43° с.ш., 142.16° з.д., дрейфующая станция СП-37 (фото Н.В. Черновой).

сировали 4%-ным раствором формалина. Перед началом обработки рыб вымачивали в воде, после чего определяли их длину и массу. Измеряли абсолютную (TL – от вершины рыла до конца наиболее длинных лучей хвостового плавника C) и стандартную длину (SL – до конца чешуйного покрова). Возраст определяли по отолитам сразу после их извлечения. Измерения рыб проводили по схеме, предложенной Световидовым (1948) для тресковых рыб. Рыбы двух проб обработаны раздельно.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рыбы начали регулярно появляться в лунке в конце октября с наступлением полярной ночи. Продолжительность массовых скоплений, когда вода в лунке буквально “кишела” рыбами, составляла 1–3 сут. Массовому появлению рыб, как правило, сопутствовало усиление скорости ветра; причём при скорости более 10 м/с в лунке сначала появлялись мелкие рыбы, а затем особи всех размеров. Устойчивого существования стаи, судя по наличию рыбы в лунке, не наблюдалось. Особо удачным “рыбным” дням (6–7 и 29–30 ноября, 5–6 и 31 декабря 2009 г.) сопутствовала определённая синоптическая обстановка: ветер западного и северо-западного направлений силой 9–15 м/с при порывах до 20 м/с. В маловетренную погоду рыбы держались у нижней кромки льда.

Прямых количественных оценок плотности популяции сайки на СП-37 не проводили. Обилие рыб полярники оценивали по их наличию в гидрологической лунке в тот или иной момент наблюдений: отсутствуют, единичные особи, мало, много, очень много. Количество рыб изменя-

лось от “отсутствия” до “очень много”, поэтому об обилии сайки можно лишь судить, например, по такой записи в журнале наблюдений: “Продолжительность наибольшего “рыбостояния” от 1 до 2–3 дней, в эти дни за 2–3 ч, не торопясь, можно вытащить до 150 кг рыбы”. Фотографии на сайте ААНИИ (2010) дают определённое представление о количестве сайки в приледовом водном пространстве в районе дрейфа СП-37.

По данным определения в полевых условиях, в уловах была только сайка двух размерных групп – TL 6–10 и 17–20 см. В пробах рыб, доставленных в ЗИН, также выявлен только один вид – сайка (рис. 2), а наблюдавшаяся в массовых скоплениях на СП-16 арктическая треска (Андрияшев и др., 1980) в сборах СП-37 не обнаружена.

Размер особей сайки в пробах (TL 75–169 мм, SL 72–152 мм) значительно меньше максимального значения данного вида (TL 32–40 см). Обращает на себя внимание факт отсутствия в пробах ранней молоди $TL < 75$ мм, т.е. сеголеток. Возможно, это объясняется размерно-возрастной сегрегацией рыб при образовании скоплений. Можно было бы предположить избирательность при отлове, считая, что мальки проходили через сравнительно крупную ячею орудия лова, однако в таком случае они, хотя бы единично, встречались бы в пробе, а этого не наблюдалось.

При определении возраста рыб по отолитам выявлены четыре годовых класса (1+–4+) (табл. 1, 2). В обеих пробах наиболее многочисленными оказались неполовозрелые особи в возрасте 2+ – 94% (проба № 1) и 86% (№ 2). Рыбы других возрастов в выборках немногочисленны.

По наблюдениям полярников, рыбы в гидрологической лунке питались. В частности, отмече-

Таблица 1. Соотношение возрастных групп сайки *Boreogadus saida*

№ пробы	Число рыб, экз.	Длина, мм		Масса, г	Возрастная группа, %			
		TL	SL		1+	2+	3+	4+
1	62	80–135	72–122	2.8–16.5	1.6	93.6	4.8	–
2	257	83–169	76–152	3.0–31.2	4.3	85.6	8.9	1.2

Таблица 2. Размерные характеристики возрастных групп сайки *Boreogadus saida*

Возраст, лет	SL, см (число рыб, экз.)	
	Проба № 1	Проба № 2
1+	7.20 (1)	8.43 ± 0.22 (7)
2+	8.94 ± 0.6 (57)	8.97 ± 0.56 (58)
3+	11.73 ± 0.42 (3)	11.87 ± 0.76 (15)
4+	—	14.04 ± 1.04 (3)

но питание сайки медузами. Был зарегистрирован также каннибализм, когда крупные особи заглатывали рыб меньшего размера, подолгу плавая с торчащим из рта хвостом. При обработке фиксированных материалов желудка большинства рыб оказались наполнены пищей (II–V по 6-балльной шкале). Пища помимо полупереваренных остатков включала мелких ракообразных (Copepoda и Amphipoda), что соответствует данным исследований желудков сайки с СП-16 (Андрияшев и др., 1980).

ОБСУЖДЕНИЕ

Массовое скопление тресковых рыб в арктических водах — явление хорошо известное (Пономаренко, 1968; Bradstreet et al., 1986; Welch et al., 1993), однако до сих пор имеется мало сведений о стайных скоплениях этих рыб в высоких широтах под паковыми льдами Арктического бассейна. Одним из первых свидетельств агрегации тресковых в центральных районах СЛО можно считать наблюдения с американской атомной подводной лодки “Скейт” 18.03.1959 г., проведенные в 300 милях от Северного полюса на глубине 122 м. Капитан Калверт (1962. С. 175) так описал этот эпизод: “Вдруг на экране телевизора появилась масса рыбы. Каждая рыбка в отдельности была не более двадцати сантиметров, но ее было несметное количество. Косяк рыбы был огромен. Мы проходили милью за мильей, а море по-прежнему было полно рыбы. Возможно, что около нас держался один и тот же косяк, привлекаемый лучом света, но мы шли со скоростью *шестнадцать узлов*, и выдерживать эту гонку нашим маленьким спутникам было довольно трудно. Кроме того, создавалось впечатление, что не рыбы плывут вместе с нами, а скорее, мы проходим через них”. Капитан также отметил появление тюленя в стае рыб. По телевизионному изображению нельзя точно судить о видовой принадлежности, но с большой вероятностью можно предположить, что это было скопление тресковых рыб, поскольку под паковыми льдами Центрального Арктического бассейна встречаются только два вида — *B. saida* и *A. glacialis*. Из тюленей в высоких широтах СЛО встречается только *Phoca hispida*.

Подробное научное описание массовых скоплений тресковых рыб под паковыми льдами в Центральном Арктическом бассейне было выполнено по ихтиологическим сборам со станции СП-16, дрейфовавшей на границе псевдоабиссальных глубин Канадской котловины СЛО в зимний период 1968–1969 гг. (Андрияшев и др., 1980). С ноября по март в районе между 80°04 и 81°23 с.ш. постоянно наблюдали массовые скопления рыб, причём сайка встречалась регулярно, преобладая в подлёдных ловах с ноября по январь, а арктическая треска появилась массово в феврале–марте. По данным СП-37, обнаружен только один вид криопелагических рыб — сайка. Однако при учёте временного фактора оказывается, что эти данные соответствуют предыдущим наблюдениям: в декабре–январе в подлёдных скоплениях, как и в соответствующий период 1968–1969 гг., присутствовала только *B. saida*, а *A. glacialis* в этих пробах не обнаружена. Сборов, выполненных в феврале–марте, не имеется, поэтому о возможности появления ледовой трески в этот период судить невозможно. Основную массу подлёдных стай сайки в сборах с СП-16 составляли неполовозрелые и впервые созревающие особи (Андрияшев и др., 1980). В пробах, собранных на СП-37, в скоплениях также доминировали неполовозрелые особи в возрасте 2+ — 86–94% (табл. 1).

Ежедневный вылов рыб из гидрологической лунки в оба периода наблюдений изменялся в зависимости от времени, освещённости, гидрологической обстановки и других факторов. По визуальным данным СП-16, численность рыб в лунке изменялась на три порядка. На СП-37 также была отмечена взаимосвязь поведения сайки подо льдом с наблюдаемой синоптической обстановкой. Наибольшее количество рыб в лунке появлялось при штормовой погоде: наиболее “рыбные” дни наблюдались при скорости ветра более 8–10 м/с, а при ослаблении ветра рыбы из лунки исчезали, по-видимому, рассредоточиваясь подо льдом.

Как можно связать поведение сайки с синоптической обстановкой? Известно, что с глубиной скорость течения подо льдом возрастает (Беляков, 1974). Поскольку лёд неподвижен, а дрейфует, то при движении он увлекает поверхность

ную воду (слой прилипания), и эта водно-ледовая масса как бы скользит над глубже лежащей водой. При усилении ветра, а следовательно, возрастании скорости дрейфа, у льда гидродинамическая обстановка более спокойная, чем на глубине. Поскольку специальные наблюдения за поведением скоплений *B. saida* на СП-37 не проводили, мы можем судить о поведении сайки по поведению криля *Euphausia superba* (Euphausiacea) и мальков антарктических рыб *Cryodraco atkinsoni* и *Neopagetopsis ionah* (Channichthyidae) в сходных гидрометеорологических условиях, которое мы наблюдали в Антарктике зимой 1992 г. в период проведения водолазных работ на российско-американской дрейфующей станции в западной части моря Уэдделла (Евсеев, 1993; Melnikov, Spiridonov, 1996). В спокойную погоду, когда дрейф льда был слабый, криль и мальки рыб держались на расстоянии 5–10 м ото льда, а когда начинался сильный дрейф, животные скапливались у его поверхности, причём большинство особей рачков и рыб скапливались в зонах так называемой “гидродинамической тени” (Мельников, 1984). При ослаблении ветра и криль, и мальки рыб вновь возвращались на глубину. Можно предположить, что гидробионты предпочитают держаться именно в более спокойных гидродинамических условиях у льда, когда начинается сильный дрейф, чтобы не тратить энергию на активное плавание. По всей видимости, особенности поведения скоплений арктической сайки при изменении синоптических условий, наблюдаемые полярниками на СП-37, объясняются теми же причинами.

Каковы пространственные размеры стай и плотность скоплений сайки подо льдом? Сравнительные данные имеются для свободных ото льда акваторий. Например, в прол. Ланкастер у о-ва Корнваллис (Канадский Арктический архипелаг) Кроуфорд и Йоргенсон (Crawford, Jorgenson, 1996) в 1989 и 1990 гг. наблюдали огромные скопления взрослой сайки, которые в оба года наблюдений появлялись в одно и то же время года (август), что может свидетельствовать о регулярности этого явления и приуроченности к одному и тому же географическому району. В скоплении площадью 4,6 га биомасса рыб составляла 2,8 тыс. т или 616 т/га. Плотность скоплений составляла в среднем 70–90 экз/м³, но в одном случае достигала 307 экз/м³. По данным акустического зондирования, общая численность сайки в двух скоплениях в 1989 г. составила 900 млн экз., биомасса — 30,7 тыс. т или 520 т/га.

Поскольку на СП-16 и СП-37 специальных исследований (например, подлёдные видео- или акустические наблюдения за распределением *B. saida*) не проводили, о пространственных размерах скоплений и их плотности можно судить только по записям полярников. Учитывая регулярность появления рыб в лунке, можно утверждать, что стайные скопления рыб у льда наблю-

даются в течение полярной ночи: ноябрь—март на СП-16 и ноябрь—январь — на СП-37. О количестве рыб в скоплениях подо льдом чётких сведений нет. Такие комментарии, как “косяк рыбы был огромен; мы проходили милю за милей, а море по-прежнему было полно рыбы”, “рыба кишела в лунке”, “тысячные стаи” (СП-16; Калверт, 1962), “за 2–3 ч можно выловить до 150 кг рыбы” (СП-37), дают лишь общее представление о массовости этого явления. На основании таких записей можно лишь предполагать, что в количественном отношении скопления тресковых под паковыми льдами в Центральном Арктическом бассейне сопоставимы с таковыми в открытых ото льда водах на периферии бассейна.

Почему сайка объединяется в стаи? Есть предположение: для защиты от хищников (Cushing, Harden, 1968; Burgess, Shaw, 1979; Hemelrijk et al., 2010). Но зимой, в полярную ночь, в Центральном Арктическом бассейне нет хищников, например тюленей и птиц, — основных потребителей сайки в открытых ото льда водах (Welch et al., 1993), поэтому маловероятно, что этот фактор может быть причиной для агрегации рыб. Ниже рассматриваются два сценария появления массовых скоплений тресковых рыб подо льдами в Арктическом бассейне.

1. Возможно, чтобы произошло объединение в стаю, должен быть какой-то сигнал, который заставляет одиночных рыб покидать места своего обитания подо льдом и собираться в том месте, откуда идёт этот сигнал. Известно, что для образования стай в местах, где много пищи, рыбы пользуются обонянием (Касумян, 1997), но какие именно “запахи” привлекают рыб, оставалось неясным. Эксперименты, выполненные на разных видах коралловых рыб (DeBose et al., 2008), позволили установить, что в образовании скопления рыб играет роль продукт метаболизма планктонных водорослей — диметилсульфониопропионат (ДМСП). Это вещество выделяют планктонные водоросли, когда их поедает зоопланктон. Несколько видов планктоноядных рыб скапливались у источника ДМСП с расстояния 14 км достоверно чаще, чем у контрольного источника, не содержащего это вещество. Если предположить, что ДМСП или подобное ему вещество является сигналом для объединения рыб в стаю, то в СЛО должны быть районы, где создаются условия для появления такого сигнала. В Центральном Арктическом бассейне это может быть район, где соприкасаются водные массы двух генеральных циркуляций поверхностных вод и льда: антициклональный круговорот (круговорот Бофорта), расположенный в амеразийском суббассейне СЛО, и Трансарктический дрейф, направленный от шельфа Чукотского и Восточно-Сибирского морей через Северный полюс в прол. Фрама. Как известно, в районах контакта мощных течений (так называемые фронтальные зоны) создаются

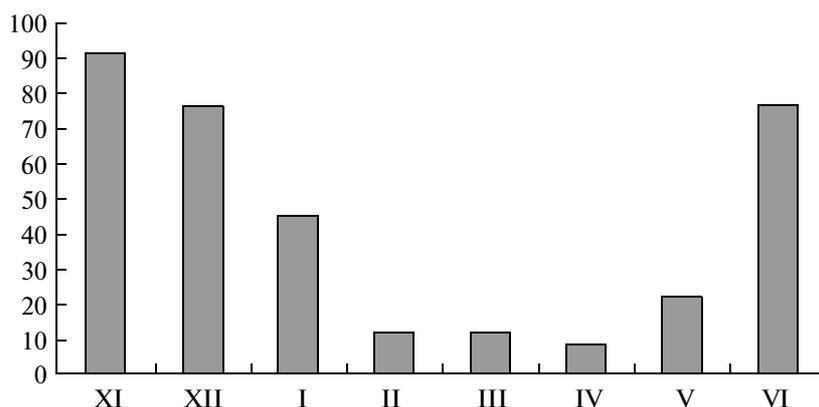


Рис. 3. Биомасса зоопланктона (по оси ординат, мг/м³) в слое 0–30 м по данным наблюдений на дрейфующей станции СП-35 за период с 13.11.2007 г. (82°08' с.ш., 98°10' в.д.) по 14.06.2008 г. (81° 53' с.ш., 29°09' в.д.).

условия для высокой биологической продуктивности. Дрейф СП-16 и СП-37 проходил именно вдоль фронтальной зоны. Район дрейфа располагался между крайней восточной периферией Трансарктического течения и краем западной периферии круговорота Бофорта, т.е. находился преимущественно в зоне воздействия отдельных вихрей этих течений. В таких областях при отсутствии сильных и устойчивых глубоководных течений в “мёртвой” зоне могут создаваться благоприятные условия для высокой концентрации биомассы водорослей и, следовательно, выделения ДМСП при выедании зоопланктоном, что и привлекает рыб. Действительно, высокая степень наполнения желудков сайки пищей (II–V по 6-балльной шкале) свидетельствует о её интенсивном откорме в районе скопления. Уменьшение биомассы зоопланктона в поверхностной водной массе с ноября по март может быть косвенным свидетельством выедания рыбами планктона, в котором доминируют *Calanus glacialis*, *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus* и *Metridia longa*, составляющие около 90% биомассы в слое 0–30 м (рис. 3).

Мы предполагаем, что в современных условиях именно планктонная, а не криопелагическая фауна может быть основным источником пищи для сайки в стайных скоплениях. Фауна современного криопелагического биоценоза бедна как по числу видов, так и по численности особей подо льдом. Из 20 видов, связанных с обитанием под многолетними льдами в зимний период (Мельников, 1989), в настоящее время подо льдом встречены единичные особи амфипод *Gammarus wilkitzkii*, *Apherusa glacialis* и циклопоиды *Oithona similis* (данные собственных наблюдений в Панарктической ледовой дрейфующей экспедиции, 2007–2011 гг.). Такое заметное различие, вероятно, связано с перестроением функционирования экосистемы арктического морского льда с многолетнего на сезонный цикл развития сообществ вследствие климатических изменений в Арктике (Мельников, 2008).

2. Образование массовых скоплений может быть обусловлено особенностями жизненного цикла сайки и связью с дрейфом льда в Центральном Арктическом бассейне. В пелагиали сайка размножается подо льдом в январе–феврале, но в прибрежных районах в зависимости от гидрологических условий возможен растянутый нерест с ноября по март (Расс, 1934, 1949; Покровский, 1936; Есипов, 1937; Боркин, Оганин, 2004; Долгов, 2011). Из всех тресковых у сайки наиболее крупная икра с тонкой мягкой оболочкой, что обеспечивает возможность длительного развития в условиях низкой температуры и сохранность при пребывании подо льдом. После оплодотворения икра находится во взвешенном состоянии в контактном слое “вода–лёд” при температуре около -1.8°C . По наблюдениям *in situ*, инкубационный период длится 75–105 сут. (Расс, 1949; Бараненкова и др., 1966; Пономаренко, 1967), по наблюдениям *in vitro*, – 87–97 сут. (Craig et al., 1982; Bradstreet et al., 1986). Массовое вылупление личинок зависит от температуры воды, состояния льда и происходит в основном в мае–июне (Аронович и др., 1974; Боркин, 2004). В первые дни жизни личинки остаются у поверхности льда и продолжают питаться желтком ещё 20–40 сут. после вылупления (Graham, Нор, 1995).

В случае, когда сайка нерестится подо льдом в море Бофорта и икра остаётся в зоне контакта вода–лёд, её дальнейшее развитие проходит в этом биотопе. В данном районе СЛО лёд дрейфует вдоль Аляски от моря Бофорта в сторону Чукотского моря, время дрейфа составляет около 4–5 мес. (Гудкович, Доронин, 2001). За этот период личинки заканчивают питаться желтком, начинают плавать и самостоятельно искать пищу. Дальнейшая судьба молоди будет зависеть от того, растает лёд или сохранится. В случае потери ледового субстрата мальки продолжат своё развитие в открытой ото льда акватории, а в случае, если лёд сохранится и мальки останутся у льда, их дальнейший цикл развития будет связан с генераль-

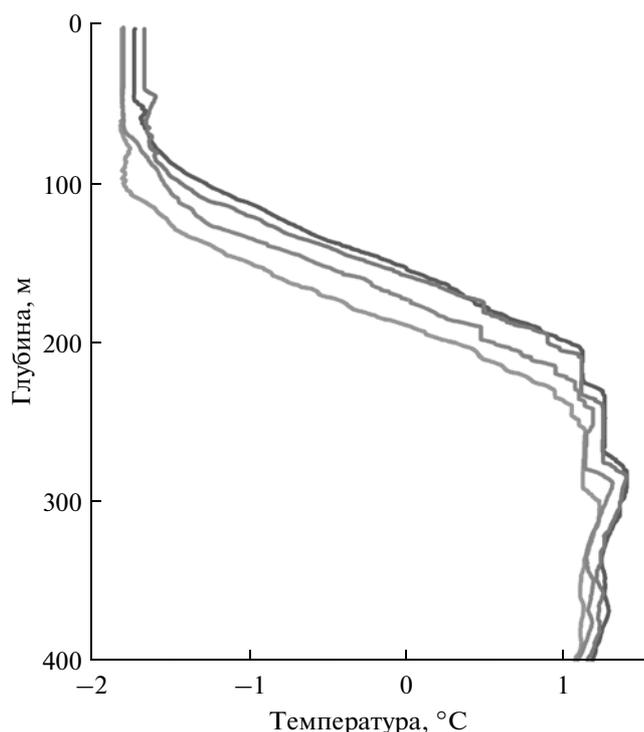


Рис. 4. Вертикальное распределение температуры в водном слое 0–400 м в районе Северного полюса, по данным наблюдений в Панарктической ледовой дрейфующей экспедиции (ПАЛЭКС) в 2007–2011 гг.

ной циркуляцией льда в СЛО. Мальки и сеголетки сайки, вероятно, не рассеиваются, а держатся стаями, поскольку они ещё не активные пловцы. Стайное скопление молоди сайки оказывается связано со льдом, дрейфующим от периферии бассейна в высокие широты. В районах с бедной кормовой базой, где гидрологические условия неблагоприятны для массового развития зоопланктона, выживаемость личинок сайки, вынесенных течениями с нерестилищ, при переходе на внешнее питание предположительно будет низкая, и численность сайки окажется невелика. В периферийных районах фронтальных зон, где создаются условия формирования высокой биомассы зоопланктона, кормовые условия складываются благоприятно для массового выживания и роста личинок сайки и её молоди. В таких районах можно ожидать образования её подлёдных скоплений. Именно в таких районах и были обнаружены массовые скопления молоди *B. saida* во время работы СП-16 и СП-37. Можно предположить, что за время пребывания в Трансарктическом дрейфе со льдом личинки сайки, вовлечённые в циркуляцию в этом направлении, могут пройти полный цикл развития и при выносе льда в северную Атлантику достичь половозрелого возраста.

В настоящее время не имеется достаточных оснований отдавать предпочтение первому или второму сценарию образования стайных скоплений

сайки в высоких широтах. Слабое звено первого сценария — конкуренция за пищу. Известно, что в стае рыб пищевая конкуренция возрастает в сравнении с условиями, когда рыба находится вне стаи. Например, для *B. saida* показано, что в стайном скоплении частота встречаемости рыб с пустыми желудками составляет 65%, а вне стаи — только 3% (Welch et al., 1993). Для подтверждения второго сценария не хватает продолжительных наблюдений за развитием и ростом сайки под одним и тем же ледовым полем, дрейфующим в СЛО, и в данном конкретном случае — от моря Бофорта в сторону Чукотского и Восточно-Сибирского морей и далее. В его пользу свидетельствуют данные экспериментальных наблюдений за развитием ранней молоди и хорошо документированные данные дрейфа ледовых полей. По всей вероятности, “работают” оба сценария.

О следующих этапах жизненного цикла сайки из подлёдных скоплений в высоких широтах СЛО можно предположить следующее. Во-первых, возможные возвратные миграции половозрелых рыб на шельфы морей Чукотского и Бофорта, часть подросшей молоди, вероятно, может возвращаться в районы нерестилищ вместе со льдами антициклонального круговорота Бофорта, где время круговорота составляет от 4 до 10 лет (Гудкович, Доронин, 2001). Кроме того, возможно, что подросшая в подлёдных условиях сайка, приобретая всё большие возможности активного плавания, начинает совершать вертикальные миграции вместе с зоопланктоном, а по достижении полового созревания опускается на глубину, и возвратные миграции на шельф могут происходить в струях вод атлантического промежуточного слоя, направленных противоположно дрейфу ледовых полей. Не исключено также, что некоторая часть молоди может быть вовлечена в Трансарктический дрейф льдов через Центральный Арктический бассейн в северную Атлантику. За время пребывания в Трансарктическом дрейфе в течение 3–4 лет (Гудкович, Доронин, 2001) молодь сайки, вовлечённая в циркуляцию в этом направлении, может пройти полный цикл развития. При выносе льда в северную Атлантику достигшие половой зрелости рыбы могут пополнить нерестовую часть популяции сайки приатлантического сектора Арктики (вероятно, преимущественно в районах северной Гренландии и Шпицбергена).

Другой аспект обсуждаемого вопроса связан с образованием антифризов в тканях рыб полярных регионов, обитающих при отрицательной температуре. В настоящее время показано, что в крови криопелагических нототениевых рыб *Pagothenia borchgrevinki* и *Dissostichus mawsoni* (Nototheniidae, Perciformes) в Антарктике и у тресковых *B. saida* и *A. glacialis* в Арктике содержатся высокомолекулярные антифризы белковой природы — гликопротеины, понижающие точку замерзания крови в теле рыб, что препятствует образованию

кристаллов льда в крови при низких значениях температуры (DeVries, 1971; Osuga, Feeney, 1978; Chen et al., 1997; Cheng, 1998; Praebel, Ramlov, 2005). Иными словами, обитающие биполярно криопелагические рыбы разных таксономических групп в отличие от большинства других видов независимо выработали способность выживать в переохлаждённой среде, что связывают с конвергентной молекулярной эволюцией белков-антифризов (Cheng, 1998; Enevoldsen et al., 2003). Гликопротеины у *P. borchgrevinki* и *D. mawsoni* в Антарктике синтезируются в течение всего года, поскольку температура воды держится около -1.9°C , а в Арктике, где летняя температура поверхностных вод может быть выше точки замерзания, синтез гликопротеинов у сайки происходит только зимой, когда температура воды у льда понижается до $-1.7...-1.9^{\circ}\text{C}$ (Chen, DeVries, 1991; Wöhmann, 1997). Летом с повышением температуры синтез гликопротеинов у этих рыб сокращается на 53% (Jin, DeVries, 2006). В Центральном Арктическом бассейне температура воды изменяется от $-1.7...-1.8^{\circ}\text{C}$ подо льдом до 0°C на глубине 150–200 м (рис. 4).

Можно предположить, что периодическое появление стайных скоплений сайки у поверхности льда, наблюдавшееся на СП-16 и СП-37, сопровождается изменением содержания гликопротеинов в крови рыб, которые способны пребывать в переохлаждённой воде только при достаточном количестве антифриза в тканях. Наличие в тканях высоких концентраций антифризов у рыб в переохлаждённых поверхностных водах может, вероятно, служить физиологическим фактором, ограничивающим глубину вертикального распределения сайки границей термоклина (0°C). Миграции рыб на глубину ниже термоклина, в толщу вод с положительной температурой, по-видимому, должны сопровождаться уменьшением концентрации антифризов в тканях. Следует ожидать и обратное: возврат в подлёдные переохлаждённые воды может осуществляться только при условии запуска механизма выработки антифризов и их достаточной выработки, т. е. постепенно. Периодическое пребывание сайки у льда, где температура воды зимой составляет около -1.8°C (наблюдения на СП-16 и СП-37), и на глубине 122 м, где температура близка к 0°C (наблюдения с подводной лодки “Скейт”), может служить косвенным свидетельством существования такого механизма.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны полярникам СП-37, собравшим рыб, сохранившим и передавшим их для последующего изучения – И.С. Ужакину, В.П. Зимичеву и М.В. Гаврило, а также В.Т. Соколову и А.Э. Лесенкову (АНИИ), способствовавшим передаче данных в ЗИН РАН. Авторы также благодарны С.А. Евсеенко (ИО РАН)

за ценные замечания по теме настоящего исследования.

Работа поддержана грантом РФФИ № 12-05-00269.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- АНИИ. 2010. Дрейфующая станция Северный полюс-37. (<http://www.aari.nw.ru/resources/d0014/np37/default.asp?id=info&lang=1>)
- Андряшев А.П. 1948. К познанию рыб моря Лаптевых // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 7. С. 76–100.
- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. Определители по фауне СССР. № 53. Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Андряшев А.П., Мухомедияров Б.Ф., Павитикс Е.А. 1980. О массовых скоплениях криопелагических рыб (*Boreogadus saida*) и (*Arctogadus glacialis*) в околорайонных районах Арктики // Биология Центрального Арктического бассейна / Под ред. Виноградова М.Е., Мельникова И.А. М.: Наука. С. 196–211.
- 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: ПИНРО. С. 9–11.
- Бараненкова А.С., Пономаренко В.П., Хохлина Н.С. 1966. Распространение, размер и рост личинок и молоди полярной трески *Boreogadus saida*, Лер. в Баренцевом море // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 6. С. 498–518.
- Беляков Л.И. 1974. Дрейфовое течение подо льдом в Арктическом бассейне // Океанология. Т. 14. № 2. С. 256–262.
- Боркин И.В. 2004. Ихтиопланктон прибрежных вод Западного Шпицбергена // Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. Мурманск: ПИНРО. С. 109–114.
- Боркин И.В., Оганин И.А. 2004. Сайка // Там же. С. 129–139.
- Долгов А.В. 2011. Атлас-определитель рыб Баренцева моря. Мурманск: ПИНРО, 188 с.
- Голиков А.Н., Аверинцев В.Г. 1977. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земли Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения // Исследования фауны морей. Т. 14. № 22. С. 5–54.
- Гудкович З.М., Доронин Ю.П. 2001. Дрейф морских льдов. СПб.: Гидрометеиздат, 112 с.
- Евсеенко С.А. 1993. Личинки и мальки рыб из подледных сборов в море Уэдделла // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 5. С. 724–727.
- Есинов В.К. 1937. Промысловые рыбы Баренцева моря. М.: Пищепромиздат, 110 с.
- Калверт Д. 1962. Подо льдом к полюсу. М.: Воениздат, 208 с.
- Касумян А.О. 1997. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 78–93.
- Клумов С.К. 1937. Сайка (*Boreogadus saida* Lerechin, 1774) и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 175–195.
- Мельников И.А. 1984. Об особенностях распределения и поведения криопелагической фауны под дрейфую-

- шим арктическим льдом // Зоол. журн. Т. 63. № 1. С. 16–21.
- Мельников И.А. 1989. Экосистемы арктического морского льда. М.: Изд-во ИО РАН, 191 с.
- Мельников И.А. 2008. Современная экосистема арктического морского льда: динамика и прогноз // Докл. РАН. Т. 423. № 6. С. 1–4.
- Мельников И.А., Куликов А.С. 1980. Криопелагическая фауна Центрального Арктического бассейна // Биология Центрального Арктического бассейна / Под ред. Виноградова М.Е., Мельникова И.А. М.: Наука. С. 97–111.
- Москаленко Б.К. 1964. О биологии полярной трески (сайки) (*Boreogadus saida*, Lepechin, 1774) // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 3 (32). С. 433–443.
- Покровский С.И. 1936. Полярная треска – сайка // За рыбную индустрию Севера. № 1. С. 28–30.
- Пономаренко В.П. 1967. Районы осенне-зимнего распределения сайки в южной части Баренцева моря как индикатор весеннего распределения мойвы и мойвеной трески у берегов // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 6(47). С. 1073–1079.
- Пономаренко В.П. 1968. Миграции сайки в Советском секторе Арктики // Тр. ПИНРО. Вып. 23. С. 505–512.
- Расс Т.С. 1934. Нерест, икра и мальки промысловых рыб Баренцева моря // Карело-Мурманский край. № 3–4. С. 58–60.
- Расс Т.С. 1949. Материалы о размножении трески и о распределении ее икринок, личинок, мальков в Баренцевом море // Тр. ВНИРО. Т. 27. С. 69–138.
- Световидов А.Н. 1948. Трескообразные // Фауна СССР. Рыбы. Т. 9. Вып. 4. М.; Л.: АН СССР, 222 с.
- 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.
- Bradstreet M.S.W., Finley K.J., Sekerak A.D. et al. 1986. Aspects of the feeding biology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and its importance in Arctic marine food chains // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 1491. 193 p.
- Burgess J.W., Shaw E. 1979. Development and ecology of fish schooling // Oceanus. V. 22. P. 11–17.
- Chen L., DeVries A.L. 1991. The role of antifreeze glycopeptides and peptides in the freezing avoidance of cold-water fish // Life under extreme conditions: biochemical adaptation / Ed. di Pisco G. Berlin: Springer Verlag. P. 1–15.
- Chen L., DeVries A.L., Cheng C.-H. 1997. Convergent evolution of antifreeze glycoproteins in Antarctic notothenioid fish and Arctic cod // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 94. P. 3817–3822.
- Cheng C.-H. 1998. Origin and mechanism of evolution of antifreeze glycoproteins in polar fishes // Fishes of Antarctica. A biological overview / Eds. di Prisco G. et al. Berlin: Springer-Verlag. P. 311–328.
- Craig P.C., Griffiths W.B., Haldorson L., McElderry H. 1982. Ecological studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in Beaufort Sea coastal waters // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. P. 395–406.
- 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.
- Cushing D.H., Harden J.F.R. 1968. Why do fish school? // Nature. № 218. P. 918–920.
- DeVries A.L. 1971. Glycoproteins as biological antifreeze agents in Antarctic fish // Science. V. 172. P. 1152–1155.
- DeBose J.L., Lema S.C., Nevitt G.A. 2008. Dimethylsulfoxoniopropionate as a foraging cue for reef fishes // Ibid. V. 319. P. 1356.
- Enevoldsen L.T., Heiner I., DeVries A.L., Steffensen J.F. 2003. Does fish from the Disco Bay area of Greenland possess antifreeze proteins during the summer? // Polar Biol. V. 26. P. 365–370.
- Falk-Petersen I.B., Frivoll V., Gulliksen B., Haug T. 1986. Occurrence and size/age relations of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin), in Spitzbergen coastal waters // Sarsia. V. 71. P. 235–245.
- Finley K.J., Bradstreet M.S.W., Miller G.W. 1990. Summer feeding ecology of harp seals (*Phoca groenlandicus*) in relation to Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Canadian high Arctic // Polar Biol. V. 10. P. 609–618.
- Gradinger R.R., Bluhm B.A. 2004. *In situ* observations on the distribution and behavior of amphipods and Arctic cod (*Boreogadus saida*) under the sea ice of the high Arctic Canada basin // Ibid. V. 27. P. 595–603.
- Graham M., Hop H. 1995. Aspects of reproduction and larval biology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) // Arctic. V. 48. № 2. P. 130–135.
- Gulliksen B. 1984. Under-ice fauna from Svalbard waters // Sarsia. V. 69. P. 17–23.
- Hemelrijk C.K., Hildenbrandt H., Reinders J., Stamhuis E.J. 2010. Emergence of oblong school shape: models and empirical data of fish // Ethology. V. 116. P. 1099–1112.
- Jensen A.S. 1948. Contributions to the ichthyofauna of Greenland, 8–24 // Spolia Zoologica Musei Hauniensis. V. 9. 182 p.
- Jin Y., DeVries A.L. 2006. Antifreeze protein levels in Antarctic notothenioid fish inhabiting different thermal environments and the effect of warm acclimation // Biochem. Physiol. Pt. B. V. 144. P. 290–300.
- Lønne O.J., Gulliksen B. 1989. Size, age and diet of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1774), in ice covered waters // Polar Biol. V. 9. P. 187–191.
- Melnikov I.A. 1989. Ecology of Arctic Ocean cryopelagic fauna // The Arctic seas: climatology, oceanography, geology and biology / Ed. Herman I. N.Y.: Van Nostrand Reinhold. P. 235–255.
- Melnikov I.A., Spiridonov V.V. 1996. Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana (Crustacea, Euphausiacea) under perennial sea ice in the western Weddell Sea // Antarctic Sci. V. 8. № 4. P. 323–329.
- Osuga D.T., Fenney R.E. 1978. Antefreeze glicoproteines from Arctic fish // J. Biol. Chem. № 253. P. 5338–5343.
- Praebel K., Ramlov H. 2005. Antifreeze activity in the gastrointestinal fluids of *Arctogadus glacialis* (Peters 1874) is dependent on food type // J. Experim. Biol. V. 208. P. 2609–2613.
- Welch H.E., Bergmann M.A., Siferd T.D. et al. 1992. Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound region, Arctic Canada // Arctic. V. 45. P. 343–357.
- 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.
- Wöhrmann A.P.A. 1997. Freezing resistance in Antarctic fish // Antarctic communities. Species, structure and survival / Eds. Bataglia B. et al.. Cambridge: Univ. Press. P. 209–216.