

УДК 639.371:597.562(261.1)

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПОЛНЕНИЯ И НЕРЕСТОВОЙ БИОМАССЫ ЗАПАСОВ ТРЕСКОВЫХ (GADIFORMES: GADIDAE) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

© 2025 г. С. П. Мельников*, А. С. Кровнин, Г. П. Мурый

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (“ВНИРО”)
Окружной проезд, 19, Москва, 105187 Россия

*E-mail: melnikov@vniro.ru

Поступила в редакцию 21.12.2024 г.

После доработки 18.02.2025 г.

Принята в печать 16.03.2025 г.

Выявлены региональные и трансатлантические статистические связи между многолетними колебаниями численности пополнения и нерестовой биомассы 11 запасов трески, 5 запасов пикши и 4 запасов сайды из различных районов северной части Атлантического океана за период 1946–2020 гг. Для изучения закономерностей пространственно-временной изменчивости выявленных связей проанализированы особенности биологии и популяционной структуры исследуемых видов, а также антропогенное воздействие (рыболовство) на структуру запасов. Совпадения в колебаниях численности пополнения отмечаются между теми запасами тресковых, которые распределяются в районах с близким диапазоном среднегодовой придонной температура воды, вне зависимости от их географической удаленности. Отсутствие репродуктивной изоляции между запасами способствует синхронизации динамики численности их пополнения. При увеличении временного сдвига от 0 до 5 лет наблюдается рост абсолютных значений коэффициентов корреляции между нерестовой биомассой запасов у всех трех исследуемых видов. Чрезмерная эксплуатация вызывает значительные изменения в структуре нерестовых запасов тресковых. Рост доли рыб младших возрастов и увеличение скорости их полового созревания ведет к снижению качества производителей, существенно влияя на численность пополнения и величину нерестовой биомассы запасов тресковых.

DOI: 10.31857/S0044459625020043, EDN: AIZLTO

В ходе эволюции тресковые рыбы сем. Gadidae освоили разнообразные места обитания и экологические ниши в северной части Атлантического океана и сопредельных водах. Такие виды, как треска, пикша и сайда, являются одними из доминирующих компонентов в экосистемах континентального шельфа Баренцева, Норвежского, Северного и Балтийского морей, Гренландии, Исландии, Фарерских островов, полуострова Лабрадора и Ньюфаундленда, банок Большая Ньюфаундлендская и Флемиш-Кап, залива Святого Лаврентия, североамериканского побережья от Новой Шотландии до мыса Гаттерас. Высокая адаптивность физиологии атлантической трески позволила ей стать наиболее

распространенным и многочисленным видом среди других тресковых рыб в североатлантическом регионе, населяющим придонные слои в широком диапазоне температур и солености. Пикша является не столь толерантным видом к изменчивости условий окружающей среды, предпочитая более теплые бентические места обитания. Сайда, в отличие от держащихся преимущественно у дна атлантической трески и пикши, успешно освоила всю толщу вод континентального шельфа (Лукманов и др., 1975; Сонина, 1977; Clark et al., 1982; Bergstad et al., 1987; Mahon, Smith, 1989; Бойцов и др., 2003; Robichaud, Rose, 2004; Саускан, 2011; Atlantic Cod..., 2019).

Обширные ареалы с гетерогенными условиями окружающей среды обусловили особенности популяционной организации тресковых рыб в североатлантическом бассейне. Выделение запасов тресковых как основных единиц управления рыболовством происходило главным образом на основе географического распределения, миграций, изменчивости морфологических признаков, особенностей паразитофауны, по мере развития промысла и в ряде случаев без учета реальной популяционной структуры видов. При этом в своем фундаментальном значении популяция представляет собой самовоспроизводящуюся группу организмов, динамика которой, особенно пополнение и смертность, практически не зависит от других популяций. Поэтому далеко не всегда число запасов тресковых, выделенных в целях практического управления рыболовством, тождественно числу репродуктивно изолированных популяций. Так, на сегодняшний день в североатлантическом бассейне у трески выделено 26 единиц запасов, часть из которых в северо-западной части Атлантического океана представляет собой фактически интегрированные метапопуляции с различными нерестовыми группировками рыб (Templeman, 1966; Rose, Rowe, 2018). Регулирование промысла пикши осуществляется на основе 10 единиц запасов, большая часть из которых находится в северо-восточной части Атлантического океана. При этом так же, как и у трески, выделяемые 3 запаса пикши в северо-западной части Атлантического океана, вероятно, включают в себя большее количество репродуктивно изолированных группировок, адаптированных к конкретным условиям мест обитания (Waiwood, Buzeta, 1989; Begg, 1998). Аналогичная ситуация наблюдается у сайды, для которой в юго-западной части ее ареала, от мыса Гаттерас до южной части полуострова Лабрадор, выделено несколько нерестовых группировок с неясной степенью репродуктивной изоляции (Clay et al., 1989; Mayo et al., 1989).

Поскольку тресковые рыбы относятся к традиционным объектам рыболовства, многие их запасы еще с 20-го столетия подвергаются существенной эксплуатации. Развитие технологий промышленного рыболовства наряду с нерегулируемым промыслом подорвали в XX в. многие популяции тресковых рыб и поставили их на грань существования. С середины 1970-х по конец 1990-х гг. международный вылов атлантической трески, пикши и сайды сократился с 5.1 до 1.5 млн т. Только внедрение научно

обоснованных мер регулирования промысла позволило избежать полного коллапса одних популяций и способствовало восстановлению других запасов. В результате тесного взаимодействия ученых и рыбохозяйственных управленцев с начала 2000-х гг. ежегодные уловы тресковых рыб постепенно возросли до 2 млн т.

Однако, несмотря на безусловную важность антропогенного влияния (рыболовство и меры его регулирования) на динамику запасов промысловых рыб, формирование их численности и величины пополнения в значительной мере определяется воздействием целого комплекса абиотических, биотических и внутрипопуляционных факторов (Бирман, 1966; Лебедев, 1972; Дементьева, 1976; Күшинг, 1979; Hennemuth et al., 1980; Борисов, 1985; Криксунов, Снетков, 1985; O'Boyle, 1993).

Проведенный нами ранее анализ динамики запасов тресковых рыб в североатлантическом регионе выявил существенную межгодовую изменчивость нерестовой биомассы, численности пополнения и коэффициентов выживания рыб в раннем онтогенезе у всех рассматриваемых популяций (Кровнин, Мельников, 2023). Полученные в ходе этой работы данные обуславливают необходимость продолжения исследований по уточнению механизма и выявлению всего спектра факторов, влияющих на многолетнюю динамику запасов тресковых рыб.

Цель работы – изучение эколого-биологических особенностей многолетних изменений численности пополнения и нерестовой биомассы тресковых рыб в северной части Атлантического океана для улучшения прогнозирования динамики их запасов в рамках внедрения экосистемного подхода к управлению рыболовством.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использованы данные по численности пополнения и нерестовой биомассе для 11 запасов трески, 5 запасов пикши и 4 запасов сайды из различных районов северной Атлантики. Источниками информации послужили официальные отчеты Рабочих групп и рекомендации Международного Совета по исследованию моря (ИКЕС), Комиссии по рыболовству в северо-восточной части Атлантического океана (НЕАФК) и Организации по рыболовству в северо-западной части Атлантического океана (НАФО) (табл. 1). Схематичное положение

Таблица 1. Запасы трески, пикши и сайды, используемые при анализе динамики численности их пополнения и нерестовой биомассы

№	Запас	Район	Период, гг.
1	Лабрадорская треска	Подрайоны НАФО 2J3KL	1978–2019
2	Треска шельфа Новой Шотландии и залива Мэн	Подрайоны НАФО 4X5Y	1983–2018
3	Пикша шельфа Новой Шотландии и залива Мэн	Подрайоны НАФО 4X5Y	1983–2018
4	Треска Большой Ньюфаундлендской банки	Подрайоны НАФО 3NO	1959–2018
5	Треска банки Флемиш-Кап	Подрайон НАФО 3M	1972–2017
6	Гренландская треска	Подрайоны НАФО 1F, ИКЕС 14b	1973–2019
7	Исландская треска	Подрайон ИКЕС 5a	1953–2020
8	Исландская пикша	Подрайон ИКЕС 5a	1979–2020
9	Исландская сайда	Подрайон ИКЕС 5a	1960–2021
10	Треска Фарерского плато	Подрайон ИКЕС 5b1	1959–2020
11	Фарерская пикша	Подрайон ИКЕС 5b	1957–2021
12	Фарерская сайда	Подрайон ИКЕС 5b	1961–2021
13	Треска Северного моря	Подрайоны ИКЕС 4, 7d, 20	1963–2020
14	Пикша Северного моря	Подрайоны ИКЕС 4, 6a, 20	1972–2021
15	Сайда Северного моря	Подрайоны ИКЕС 4, 6, 3a	1972–2021
16	Восточно-балтийская треска	Подрайоны ИКЕС 24–32	1946–2021
17	Западно-балтийская треска	Подрайоны ИКЕС 22–24	1983–2021
18	Треска Норвежского и Баренцева морей	Районы ИКЕС 1 и 2	1946–2020
19	Пикша Норвежского и Баренцева морей	Районы ИКЕС 1 и 2	1950–2021
20	Сайда Норвежского и Баренцева морей	Районы ИКЕС 1 и 2	1960–2021

районов распределения исследуемых запасов тресковых рыб представлено на рис. 1.

Для изучения статистических связей между многолетними изменениями численности пополнения и биомассой нерестовых запасов

(БНЗ) были применены методы корреляционного анализа и главных компонент (ГК). Первый метод позволяет выявить значимые корреляционные связи между вариациями рассматриваемых параметров для отдельных пар запасов

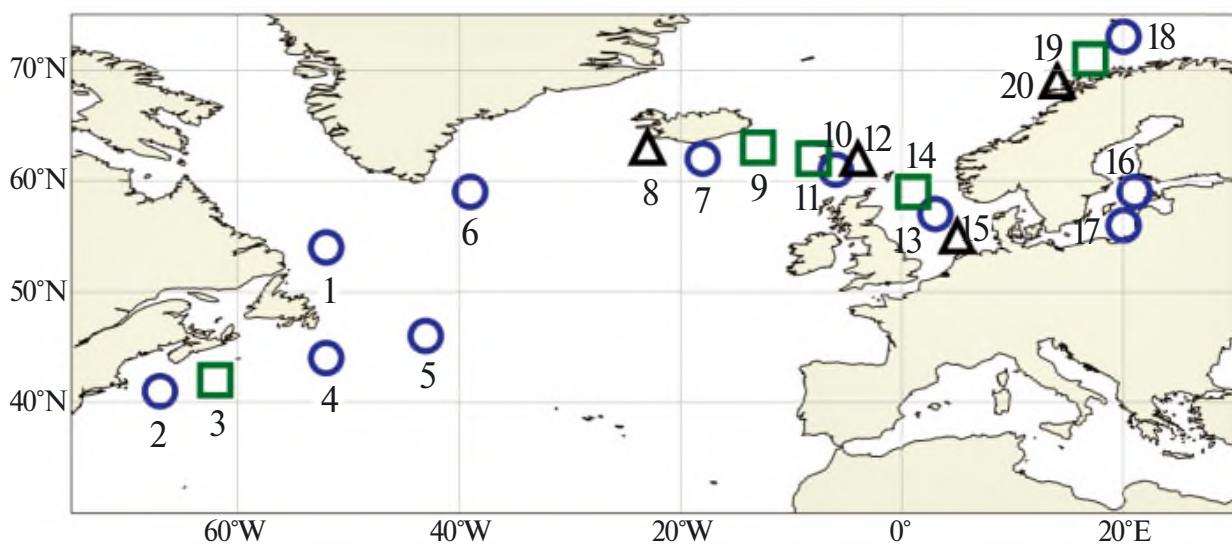


Рис. 1. Схематичное положение районов распределения запасов трески, пикши и сайды в северной части Атлантического океана. Кружки соответствуют запасам трески, квадраты – запасам пикши, треугольники – запасам сайды. Нумерация запасов тресковых в соответствии с табл. 1.

тресковых. Второй метод использован для выделения групп запасов со схожей динамикой численности пополнения и нерестовой биомассы запасов. Периоды расчета коэффициентов корреляции для каждой пары запасов определялись годами начала и окончания временных рядов численности их пополнения и нерестовой биомассы. Расчеты методом главных компонент проведены за период 1984–2015 гг., для которого имеются данные по всем 20 запасам тресковых. Численность пополнения для различных запасов тресковых оценивалась для возраста от 0 до 3 лет. Оценка синхронных и асинхронных статистических связей между различными запасами трески, пикши и сайды была выполнена на основе расчетов коэффициентов корреляции между временными рядами численности пополнения их запасов, приведенной к году нереста, с временными сдвигами от –5 до 5 лет. С использованием метода главных компонент выделены общие моды временной изменчивости у большого числа временных рядов численности пополнения запасов, что позволило исследовать общие

закономерности пространственной изменчивости рассматриваемых видов рыб.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика численности пополнения запасов тресковых рыб в северной части Атлантического океана характеризуется полученными 95 статистически значимыми (при $p < 0.05$) положительными и отрицательными коэффициентами корреляции с временными сдвигами от –5 до 5 лет (рис. 2). Стрелки на рисунке направлены к запасу, изменения численности пополнения которого запаздывают от соответствующих изменений в базовом запасе (т.е. запасе, от которого стрелка начинается) на величину сдвига в годах. Для отрицательных временных сдвигов направление стрелок изменено на противоположное.

Синхронные связи (временной сдвиг 0 лет) демонстрируют положительные корреляции в динамике численности пополнения запасов всех трех исследуемых видов, распределяющихся как в пределах одного, так и в смежных

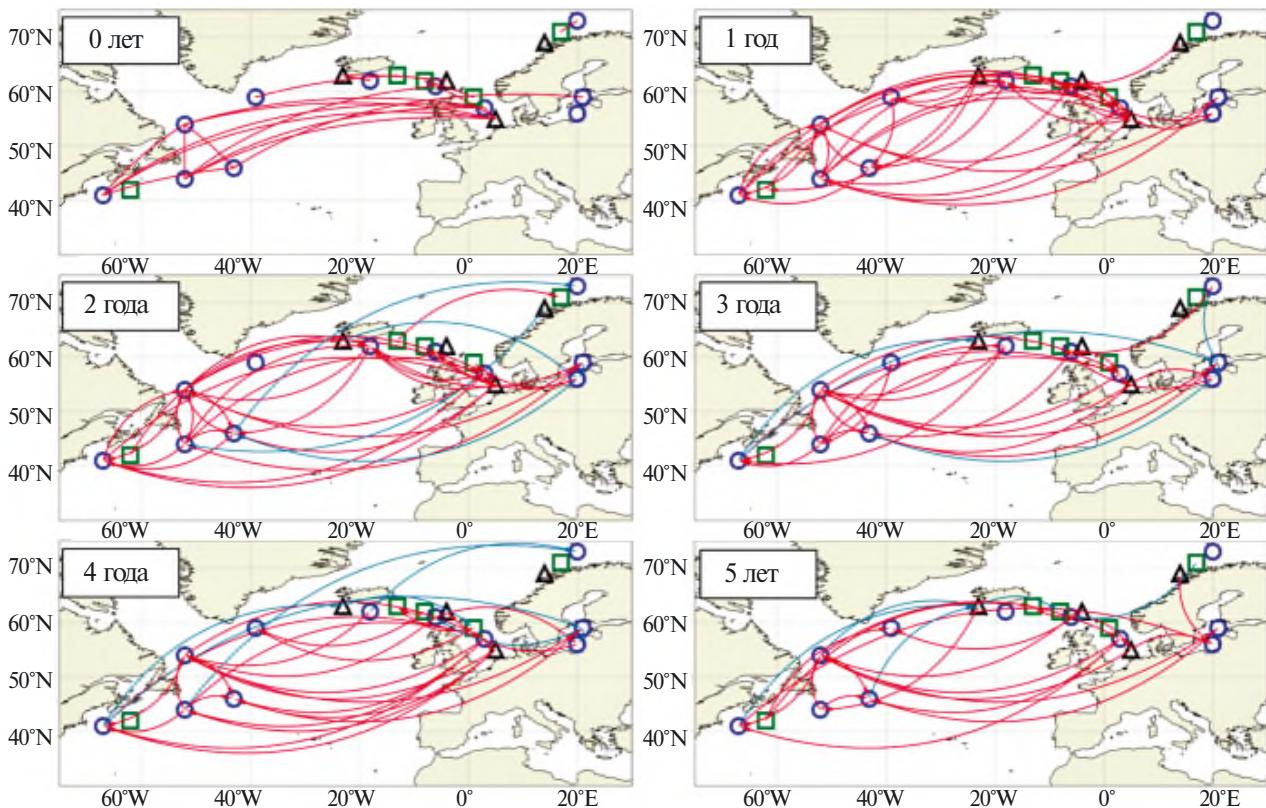


Рис. 2. Положительные (красные линии) и отрицательные (синие линии) корреляционные связи между численностью пополнения различных запасов трески, пикши и сайды на временных сдвигах от 0 до 5 лет. Кружки соответствуют запасам трески, квадраты – запасам пикши, треугольники – запасам сайды.

районах океана. Наибольшее количество тесных связей ($|r| > 0.40$) выявлено для запасов трески, обитающих в водах северо-западной части Атлантического океана (r от 0.47 до 0.75). В северо-восточной части Атлантического океана синхронные колебания в пополнении запасов трески, пикши и сайды отмечены в исландско-фарерском районе и смежной акватории Северного моря (r от 0.53 до 0.78), а также трески и пикши Норвежского и Баренцева морей в районах ИКЕС 1 и 2 ($r = 0.48$).

Помимо локальных связей, выявлена синхронность в многолетней динамике пополнения запасов тресковых в географически удаленных районах. Статистически значимые трансатлантические связи отмечались между временными рядами пополнения запасов трески районов Лабрадора, Большой Ньюфаундлендской банки, шельфа Новой Шотландии и залива Мэн с запасами трески и сайды Северного моря и Фарерского плато (r от 0.49 до 0.66).

Анализ асинхронных изменений (временной сдвиг от 1 до 5 лет) в динамике численности пополнения рассматриваемых запасов тресковых показал, что выявленные синхронные локальные и трансатлантические связи между парами запасов сохранились и во многих случаях стали еще более значимыми. Так, например, между численностью пополнения запасов трески Лабрадора и шельфа Новой Шотландии коэффициент корреляции составлял при нулевом сдвиге 0.55, сдвиге

5 лет – 0.69; Лабрадора и Большой Ньюфаундлендской банки при нулевом сдвиге – 0.75, сдвиге –5 лет – 0.87; Лабрадора и банки Флемиш-Кап при нулевом сдвиге – 0.49, 4 года – 0.71; Лабрадора и Северного моря при нулевом сдвиге – 0.55, 4 года – 0.67. Сходные изменения в коэффициентах корреляции были отмечены и для пар запасов треска/сайда и треска/пикша.

В ряде случаев асинхронные связи демонстрировали отрицательные корреляции в пополнении запасов тресковых, чего не наблюдалось в выявленных синхронных связях. Как правило, эти связи носили трансатлантический характер и отмечались между удаленными районами Атлантического океана. Запасы трески северо-западной части Атлантического океана отрицательно коррелировали с запасами исландской трески ($r = -0.45$, сдвиг 3 года), восточно-балтийской трески ($r = -0.58$, сдвиг 3 года), западно-балтийской трески ($r = -0.46$, сдвиг –2 года), трески районов ИКЕС 1 и 2 ($r = -0.48$, сдвиг 4 года), сайды районов ИКЕС 1 и 2 ($r = -0.42$, сдвиг –2 года).

Данные расчетов пяти первых главных компонент (ГК), объясняющих 65.31% общей дисперсии колебаний 20 временных рядов запасов тресковых и позволяющие более детально рассмотреть пространственные связи между динамикой численности их пополнения, представлены в табл. 2 и на рис. 3.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между пятью первыми главными компонентами (ГК) 20 временных рядов численности пополнения тресковых рыб в североатлантическом бассейне и каждым из рядов за период 1984–2014 гг.

Запас	ГК1	ГК2	ГК3	ГК4	ГК5
	17.66%	16.60%	13.51%	9.11%	8.43%
Треска в подрайонах НАФО 2J3KL	0.79	0.17	-0.14	-0.39	-0.18
Треска в подрайонах НАФО 4X5Y	0.57	0.44	-0.39	0.07	-0.12
Пикша в подрайонах НАФО 4X5Y	-0.20	-0.07	0.03	-0.26	0.53
Треска в подрайонах НАФО 3NO	0.50	-0.13	0.02	-0.18	-0.67
Треска в подрайоне НАФО 3M	0.82	0.09	0.16	-0.18	-0.07
Треска в подрайонах НАФО 1F, ИКЕС 14b	0.31	0.20	0.64	0.39	0.06
Треска в подрайоне ИКЕС 5a	0.15	0.33	0.58	-0.13	-0.15
Пикша в подрайоне ИКЕС 5a	-0.01	0.34	0.52	0.44	-0.11
Сайда в подрайоне ИКЕС 5a	-0.08	0.35	0.74	-0.35	0.22
Треска в подрайоне ИКЕС 5b1	-0.28	0.76	-0.21	-0.06	-0.11
Пикша в подрайоне ИКЕС 5b	-0.47	0.75	-0.04	-0.18	-0.12
Сайда в подрайоне ИКЕС 5b	-0.17	0.51	0.48	0.03	-0.12
Треска в подрайонах ИКЕС 4, 7d, 20	0.50	0.34	-0.35	0.13	0.13
Пикша в подрайонах ИКЕС 4, 6a, 20	-0.43	0.54	-0.07	-0.17	-0.34

Таблица 2. Окончание

Запас	ГК1	ГК2	ГК3	ГК4	ГК5
	17.66%	16.60%	13.51%	9.11%	8.43%
Сайды в подрайонах ИКЕС 4, 6, 3а	0.18	0.55	-0.30	0.29	-0.11
Треска в подрайонах ИКЕС 24–32	0.38	-0.18	0.60	0.06	0.12
Треска в подрайонах ИКЕС 22–24	0.00	0.44	-0.23	0.67	0.20
Треска в районах ИКЕС 1 и 2	-0.39	-0.42	0.06	0.50	-0.36
Пикша в районах ИКЕС 1 и 2	-0.30	-0.39	0.16	0.05	-0.67
Сайды в районах ИКЕС 1 и 2	-0.55	0.14	-0.05	-0.42	-0.06

Примечание. Выделены коэффициенты корреляции со значениями $|r| \geq 0.40$.

ГК1 (17.66%) отражает трансатлантические отрицательные связи многолетней динамики пополнения запасов трески северо-западной части Атлантического океана с изменениями пополнения трески и сайды Норвежского и Баренцева морей, фарерской и североморской пикши (r от -0.41 до -0.55), а также ее положительную связь с динамикой пополнения запаса североморской трески ($r = 0.50$).

ГК2 (16.60%) характеризует региональные положительные связи между запасами тресковых рыб в районе Фарерского плато, Северного и Балтийского морей (r от -0.44 до -0.76). Эта компонента отражает также противофазную связь пополнения указанных запасов с треской районов ИКЕС 1 и 2 ($r = -0.42$) и их трансатлантическую положительную связь с треской шельфа Новой Шотландии и залива Мэн ($r = 0.44$).

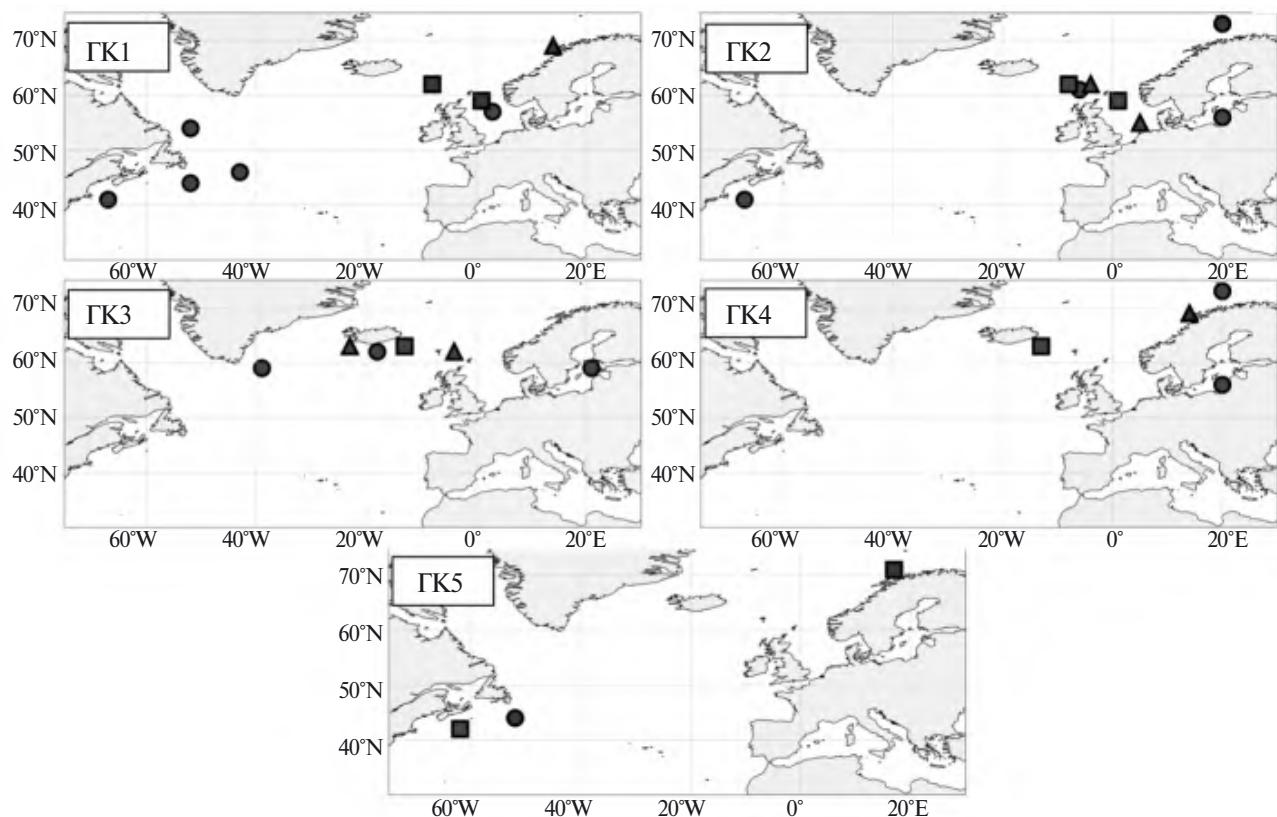


Рис. 3. Запасы трески, пикши и сайды, связанные с каждой из пяти первых главных компонент 20 временных рядов численности их пополнения. Кружки соответствуют запасам трески, квадраты – запасам пикши, треугольники – запасам сайды; красный цвет – положительная связь, синий цвет – отрицательная связь.

ГК3 (13.51%) описывает только положительные связи в многолетних вариациях численности пополнения запасов тресковых рыб, локализованных в центральной части североатлантического региона: гренландской, исландской трески, исландской пикши и сайды, а также восточно-балтийской трески (r от 0.52 до 0.74).

ГК4 (9.11%) отражает региональные связи динамики пополнения северо-восточных запасов тресковых, включая исландскую пикшу, треску и сайду районов ИКЕС 1 и 2, западно-балтийскую треску (r от 0.42 до 0.67).

ГК5 (8.43%) демонстрирует трансатлантические связи многолетних изменений численности пополнения запасов пикши шельфа Новой Шотландии и трески Большой Ньюфаундлендской банки с запасом пикши районов ИКЕС 1 и 2 (с коэффициентами корреляции, равными соответственно 0.53 и -0.67).

Динамика нерестовой биомассы запасов тресковых рыб характеризуется данными рассчитанных 190 статистически значимых (при $p < 0.05$)

положительных и отрицательных коэффициентов корреляции на временных сдвигах от -5 до 5 лет между биомассой нерестового запаса трех исследуемых видов (рис. 4).

Тесные региональные синхронные связи (временной сдвиг 0 лет) отмечались между БНЗ всех пяти запасов трески в северо-западной части Атлантического океана (r от 0.44 до 0.77). Также статистически значимые коэффициенты корреляции динамики нерестовой биомассы зарегистрированы у тресковых Исландии, Фарерского плато и Северного моря (r от 0.42 до 0.76). Трансатлантические синхронные положительные связи наблюдались между временными рядами нерестовой биомассы запасов трески и пикши районов НАФО и всеми запасами тресковых из исландско-фарерского района, Северного и Балтийского морей (r от 0.44 до 0.75).

Как и в случае с корреляционными связями в динамике численности пополнения, асинхронные связи (временной сдвиг от 1 до 5 лет) в динамике нерестовой биомассы между парами

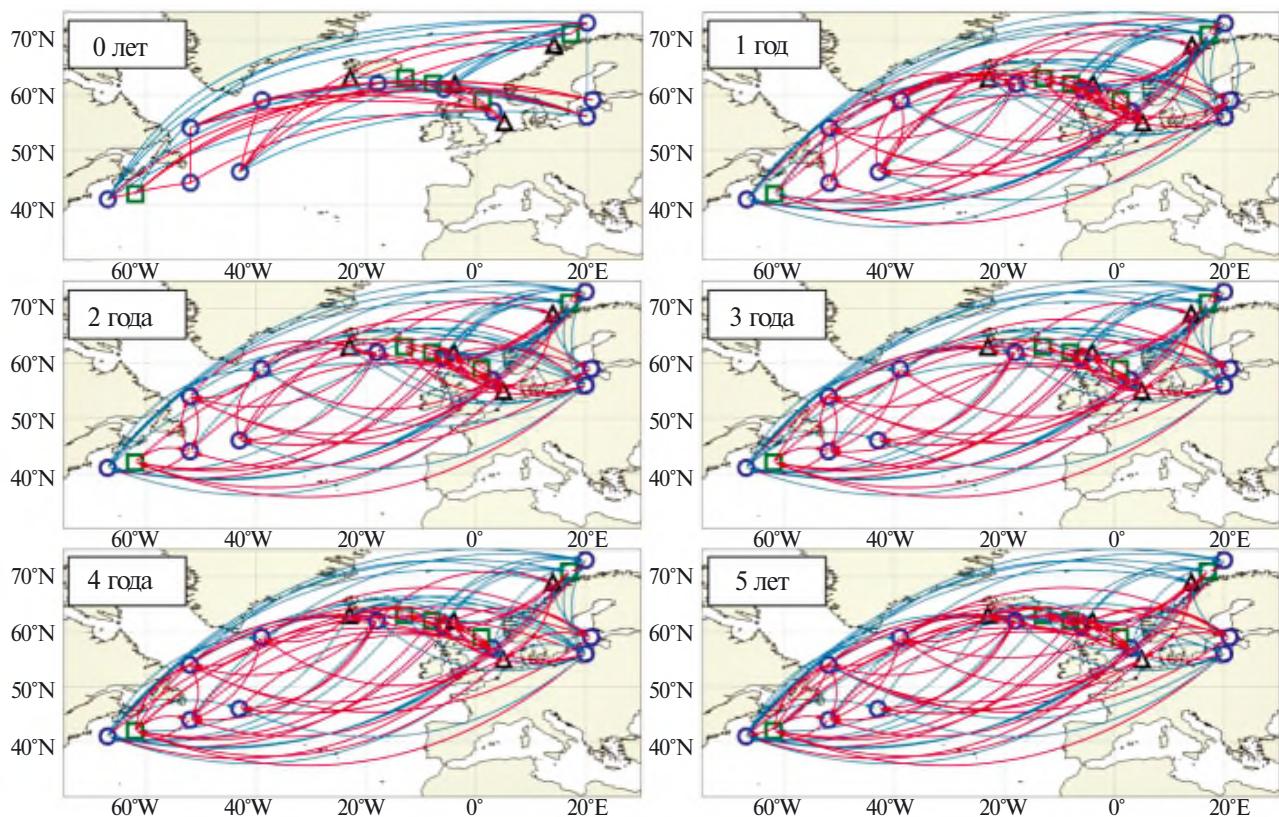


Рис. 4. Положительные (красные линии) и отрицательные (синие линии) корреляционные связи между нерестовой биомассой запасов трески, пикши и сайды на временных сдвигах от 0 до 5 лет. Кружки соответствуют запасам трески, квадраты – запасам пикши, треугольники – запасам сайды.

запасов всех трех видов тресковых были еще теснее выявленных синхронных связей между теми же запасами. Например, между БНЗ трески Лабрадора и банки Флемиш-Кап коэффициент корреляции составлял при нулевом сдвиге 0.6, сдвиге –3 года – 0.73; Лабрадора и района Исландии при нулевом сдвиге – 0.44, –5 лет – 0.71; Лабрадора и восточной части Балтийского моря при нулевом сдвиге – 0.52, –5 лет – 0.69. Мы предполагаем, что наблюдаемые более тесные асинхронные связи могут быть обусловлены сложной возрастной структурой нерестовых запасов трески. С учетом доминирования в БНЗ в разные годы отличающихся своей биомассой отдельных возрастных классов, при временных сдвигах корреляционные связи в парах запасов могут становиться еще более высокими, чем при нулевом сдвиге.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для понимания природы выявленных синхронных и асинхронных пространственно-временных связей между изменениями численности пополнения у различных запасов трески, пикши и сайды следует рассмотреть особенности экологии, биологии и популяционной организации этих рыб, изменчивости условий окружающей среды на протяжении обширных ареалов исследуемых видов. Проанализирована также роль антропогенного фактора (рыболовства), степень воздействия которого на динамику численности пополнения и нерестовую биомассу разных запасов тресковых рыб была от умеренной до полного их коллапса. Следует отметить, что наряду с указанными факторами на динамику численности пополнения и нерестовой биомассы запасов рыб влияют и региональные, и глобальные изменения климата, которые в данной работе не рассматриваются.

Температура воды в местах распределения запасов. Окружающая среда является одним из ключевых факторов в динамике популяций морских рыб. В биологических исследованиях температура воды, регулирующая скорость физиологических процессов у рыб, рассматривается как значимый параметр окружающей среды, оказывавший существенное влияние на формирование численности пополнения запасов промысловых рыб, в том числе и тресковых (Brander, Mahon, 2004; Brander, 2005; Brodziak, O'Brian, 2005; Cook, Heath, 2005; Megrey et al., 2005).

В местах обитания трески среднесуточная температура воды колеблется в диапазоне от –1.3 до 19.4°C. Диапазон среднегодовой придонной температуры более узкий и составляет 0–12°C. Предполагается, что при долгосрочном потеплении популяции трески деградируют и исчезнут в тех районах, где среднегодовая придонная температура воды превысит 12°C (Dutil, Brander, 2003; Righton et al., 2010).

Величина пополнения трески напрямую связана с колебаниями температуры воды. Более чем вековой период наблюдений показывает, что в период потепления в североатлантическом бассейне отмечается рост запасов атлантической трески. Как правило, с ростом температуры воды появляются преимущественно урожайные поколения, в то время как отрицательные аномалии температуры способствуют формированию бедных годовых классов (Sætersdal, Loeng, 1987). Это довольно общая картина связи динамики запасов рыб с температурными колебаниями. В то же время результаты ряда исследований показывают, что запасы трески по-разному реагируют на изменения температуры воды в зависимости от их конкретного местонахождения (Planque, Fredou, 1999). В соответствии с установленной для большинства запасов трески зависимостью, при среднегодовой придонной температуре менее 5°C численность пополнения с повышением температуры увеличивается, а при температурах более 8.5°C, наоборот, уменьшается. При температурах между этими двумя значениями численность пополнения запасов меняется незначительно.

Все 11 исследуемых запасов трески были дифференцированы по трем группам в зависимости от среднегодовой придонной температуры воды в местах их обитания (табл. 3). Практически все холодноводные запасы трески (температура воды менее 5°C) распределялись в северо-восточной и северо-западной частях ареала. Большая часть запасов трески умеренных вод (температура воды 5–8.5°C) населяет воды континентального шельфа Исландии и Фарерских островов, а также Балтийского моря. Из рассматриваемых запасов только запас трески Северного моря относится к тепловодным (температура воды более 8.5°C).

Принимая во внимание вышесказанное, выявленные в Северо-Западной Атлантике при нулевом временном сдвиге тесные положительные связи в колебаниях численности пополнения запасов трески Лабрадора, банок Флемиш-Кап

Таблица 3. Среднегодовая придонная температура распределения запасов в северной части Атлантического океана

Запас	Температура, °C*
Холодноводные запасы (<5°C)	
Подрайоны НАФО 2J3KL	2.0
Подрайоны НАФО 3NO	2.5
Подрайоны НАФО 3M	4.0
Подрайоны НАФО 1F, ИКЕС 14b	3.0
Районы ИКЕС 1 и 2	4.0
Запасы умеренных вод (5–8.5°C)	
Подрайоны НАФО 4X5Y	6.8
Подрайон ИКЕС 5a	5.8
Подрайон ИКЕС 5b1	7.4
Подрайоны ИКЕС 24–32	5.0
Подрайоны ИКЕС 22–24	5.0
Тепловодные запасы (>8.5°C)	
Подрайоны ИКЕС 4, 7d, 20	8.6–11.0

Примечание. * Brander, 1994, 2007; Righton et al., 2010.

и Большая Ньюфаундлендская (r от 0.50 до 0.75) обусловлены приуроченностью этих запасов к холодным придонным водам. С учетом колебаний температуры воды в придонном слое в условиях наблюдаемых изменений климата происходят и синхронные колебания в пополнении вышеуказанных запасов. В Северо-Восточной Атлантике в исландско-фарерском районе зависимость корреляционных связей между численностью пополнения различных запасов тресковых рыб и придонной температурой их местообитания еще очевидней. Во многих случаях отмечаются статистически значимые положительные связи в динамике пополнения запасов всех трех видов тресковых, распределяющихся как в одних и тех же, так и в географически смежных районах со схожими придонными температурами воды (r от 0.51 до 0.78). Аналогичная синхронная связь выявлена и для распределяющихся в холодных арктических водах запасов трески и пикши районов ИКЕС 1 и 2 ($r = 0.48$) (см. рис. 2).

Сходство температурных условий в районах распределения тресковых рыб, значительно удаленных друг от друга, является одной из причин наблюдаемых трансатлантических связей в динамике численности пополнения запасов. Так, статистически значимая корреляция между запасами трески шельфа Новой Шотландии и трески и сайды Северного моря ($r = 0.56$ и $r = 0.52$ соответственно) связана с близким

диапазоном придонной температуры воды в местах их распределения.

ГК1 отчетливо выделяет региональную группу со схожей динамикой численности пополнения холодноводных запасов трески Лабрадора, банок Флемиш-Кап и Большая Ньюфаундлендская (r от 0.44 до 0.67). Тесные региональные связи в вариациях пополнения запасов всех трех видов тресковых также отражают ГК2, ГК3 и ГК4, когда группы запасов со сходной динамикой численности пополнения распределяются в географических смежных районах с близкими температурами придонных вод (районы Фарерских островов, Исландии, Северного и Балтийского морей). Характеризуемые ГК1 и ГК2 положительные трансатлантические связи наблюдаются у географически удаленных друг от друга, но приуроченных к теплым или умеренным водам запасов трески шельфа Новой Шотландии и залива Мэн, Северного и Балтийского морей (r от 0.44 до 0.57) (см. рис. 3).

Аналогичным образом обусловлена отмечаемая статистически значимая корреляция в динамике нерестовой биомассы запасов тресковых, распределяющихся в сходном диапазоне придонной температуры воды. Происходящие изменения в термических условиях придонных вод вызывают синхронные колебания в численности пополнения таких запасов, что в дальнейшем сказывается и на схожей динамике их БНЗ.

Степень репродуктивной изоляции запасов.

Выявленная для ряда запасов тресковых, населяющих разные по придонной температуре воды, но географически смежные районы, статистически значимая связь в динамике численности их пополнения может быть обусловлена особенностями популяционной структуры исследуемых видов. Так, в северо-западной части Атлантического океана положительно коррелирует численность пополнения холодноводного запаса трески Лабрадора и запаса умеренных вод шельфа Новой Шотландии и залива Мэн ($r = 0.55$). Известно, что запасы трески от банки Джорджес до полуострова Лабрадор включают в себя целый ряд локальных группировок с неполной репродуктивной изоляцией (Koslow et al., 1987; Smedbol, Wroblewski, 2002; Rose et al., 2011). Запас трески Лабрадора является здесь наиболее крупным, а его численность пополнения и БНЗ в последнее время неуклонно возрастают (Кровнин, Мельников, 2023). Вполне допустимо, что часть молоди урожайных поколений 2006–2013 гг. была разнесена водами Лабрадорского течения вдоль канадского побережья и пополнила смежные запасы трески. Это подтверждается результатами проведенного нами анализа, когда по мере отдаления от района нерестилищ континентального шельфа Лабрадора положительная связь в динамике численности пополнения между запасом лабрадорской трески и запасами Большой Ньюфаундлендской банки и шельфа Новой Шотландии и залива Мэн последовательно снижается с коэффициента корреляции $r = 0.75$ до $r = 0.55$. Наиболее вероятно, что по мере дальнейшего потепления придонных вод выше 5°C рост пополнения запаса лабрадорской трески стабилизируется, а величина запаса трески шельфа Новой Шотландии и залива Мэн ввиду прекращения пополнения извне начнет сокращаться (см. рис. 2).

Данные биологических и генетических исследований, а также мечения в северо-восточной части Атлантического океана свидетельствуют, что, несмотря на имеющиеся различия по ряду популяционных параметров, полная репродуктивная изоляция между многими популяциями трески отсутствует (Munk et al., 1999; Sundby, 2000; Salvanes et al., 2004; Chen et al., 2005). Протяженные миграции взрослых особей в нерестовый период, обширный перенос личинок между нерестилищами и миграции созревающих особей способствуют синхронизации в динамике численности пополнения между различными

запасами трески. При этом крупные популяции при благоприятных условиях могут вносить существенный вклад в пополнение соседних популяций. Так, подсчитано, что в 70-х годах прошлого столетия несколько десятков миллионов половозрелых особей трески мигрировали от побережья Гренландии в воды Исландии (ICES, 2002; Chen et al., 2005).

ГК1 характеризует тесные региональные положительные связи в динамике пополнения всех четырех исследуемых запасов трески в северо-западной части Атлантического океана, что также может быть следствием отсутствия репродуктивной изоляции в регионе и синхронного пополнения смежных запасов (r от 0.50 до 0.82). В ГК3 также положительно коррелируют временные ряды численности пополнения запасов гренландской ($r = 0.64$) и исландской трески ($r = 0.58$) с отличающимися температурными условиями обитания, но при этом с отсутствием полной репродуктивной изоляции между ними (см. рис. 3).

Воздействие фактора репродуктивной изоляции на колебания численности пополнения запасов трески, пикши и сайды также объясняет наблюдаемую корреляцию в динамике нерестовой биомассы этих же запасов. Отсутствие географических барьеров в пределах одних и тех же или близлежащих районов способствует обмену половозрелыми особями и синхронизации колебаний нерестовой биомассы между смежными запасами рыб.

Роль антропогенного воздействия (рыболовства) наглядно проявляется при анализе выявленных отрицательных корреляционных связей в динамике нерестовой биомассы запасов трески из географически удаленных районов ее обширного ареала. Полученные данные демонстрируют синхронную и асинхронную противофазность между динамикой БНЗ трески районов ИКЕС 1 и 2 и пятью запасами трески: Большой Ньюфаундлендской банки (r от -0.47 до -0.52), шельфа Новой Шотландии и залива Мэн ($r = -0.74$), Фарерского плато (r от -0.64 до -0.70), Северного моря (r от -0.43 до -0.57) и западной части Балтийского моря (r от -0.61 до -0.67) (см. рис. 4).

Для наглядного представления и удобства сравнения временные ряды нерестовой биомассы всех этих запасов были стандартизированы со смещением значения рядов на среднее и масштабированы на среднеквадратическое отклонение соответствующего ряда (рис. 5). Из графиков видно, что во второй половине

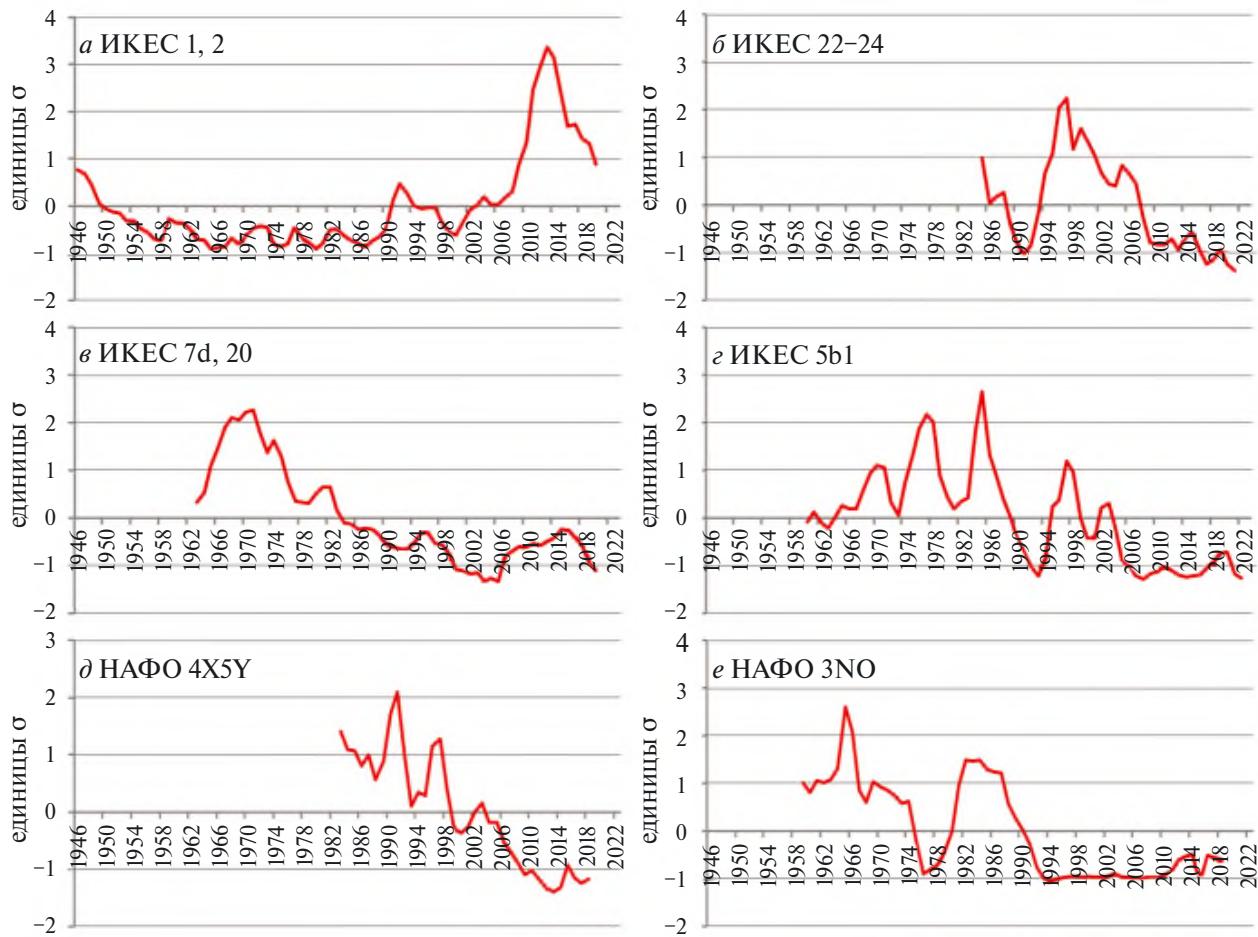


Рис. 5. Изменения нерестовой биомассы запасов трески районов ИКЕС 1 и 2 (а), западно-балтийской (б), Северного моря (в), Фарерского плато (г), шельфа Новой Шотландии и залива Мэн (д), Большой Ньюфаундлендской банки (е) в единицах среднеквадратичного отклонения (σ) в 1946–2024 гг.

прошлого столетия БНЗ трески районов ИКЕС 1 и 2 не превышала среднемноголетнего уровня, а нерестовая биомасса всех других запасов трески неуклонно снижалась с пиковых значений в 1960–1990-х гг. до уровней среднемноголетнего и ниже. С начала 2000-х гг. стала проявляться разнонаправленность в динамике нерестовой биомассы запасов трески, что и продемонстрировали данные корреляционного анализа в виде отчетливо выраженной противофазности колебаний временных рядов БНЗ. У трески районов ИКЕС 1 и 2 произошел резкий рост нерестовой биомассы, в то время как у остальных запасов она продолжала снижаться или находилась на стабильно низком уровне, несмотря на отмечаемые благоприятные условия выживания пополнения практически во всей районах распределения этих запасов и появление в отдельные годы средних по численности поколений.

Как уже отмечалось, во второй половине XX в. большинство популяций тресковых рыб были подвергнуты интенсивной, а зачастую и чрезмерной эксплуатации. Последствия перелова самым негативным образом сказались не только на величине запасов, но и привели к значимым изменениям в их популяционной структуре, и в первую очередь в структуре родительского стада.

С возобновлением в послевоенный период масштабного рыболовства в Баренцевом и Норвежском морях возрастная структура нерестового запаса трески в этом районе претерпела существенные изменения. Проведенный анализ показал, что если во второй половине 1940-х гг. доля рыб старшего возраста (10 лет и старше) составляла 5.7%, то через два десятилетия она снизилась десятикратно, а в 1980-е гг. – более чем в 30 раз (рис. 6). В результате сложная многовозрастная структура нерестового запаса трески районов ИКЕС 1 и 2, обеспечивающая его

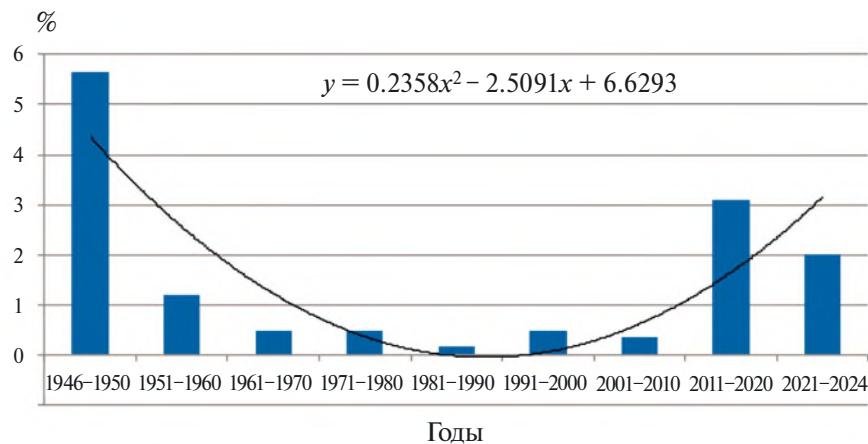


Рис. 6. Доля рыб в возрасте 10 лет и старше в нерестовом запасе трески в районах ИКЕС 1 и 2 в 1946–2024 гг.

нормальное воспроизводство при резких колебаниях численности пополнения, была нарушена. Уменьшение доли крупных производителей привело к снижению популяционной плодовитости трески и появлению череды неурожайных поколений, особенно в те периоды, когда нерестовая биомасса трески существенно снижалась (Бойцов и др., 2003). Кроме того, стабильность пополнения нерестового запаса трески напрямую связана с тем, что икра производителей в возрасте старше 10 лет более крупная и с повышенным запасом питательных веществ, что положительно влияет на выживаемость молоди (Мухина, Яригина, 1988).

Наряду с изменениями в возрастной структуре нерестового запаса произошли и значительные изменения в скорости полового созревания трески. С увеличением промыслового воздействия на запас массовое (50% от всех особей) созревание трески во второй половине 1940-х гг. происходило в возрасте 10 лет, в 1970-е гг. – 8.5 лет, достигнув минимального значения в 6.5 лет в 1990-е – начале 2000-х гг. (рис. 7). Такая приспособительная реакция популяции на промысел, с одной стороны, позволила увеличить популяционную плодовитость и вероятность появления поколений с высокой численностью. С другой стороны, это вызвало снижение качества производителей трески за счет более низкой выживаемости икры от молодых и впервые нерестящихся особей, что не привело к значимому росту нерестовой биомассы.

Предпринятые в 1990-е гг. комплексные меры регулирования промысла трески привели к появлению ряда среднеурожайных поколений

и дальнейшему росту ее нерестовой биомассы, достигшей в 2010-е гг. своих максимальных исторических значений (Кровнин, Мельников, 2023). Улучшение воспроизводства трески, в том числе и за счет ограничения промысла в период нереста, отразилось и на структуре нерестового запаса. С начала 2000-х гг. доля рыб в возрасте старше 10 лет возросла с 0.4 до 3%, а возраст массового созревания увеличился с 6.5 до 7.4 лет (см. рис. 6, 7).

При этом у других запасов, с которыми у трески районов ИКЕС 1 и 2 были выявлены тесные асинхронные отрицательные связи, наблюдалась иная динамика изменений структуры родительского стада. У этих запасов после периода интенсивной эксплуатации в конце прошлого – начале нынешнего столетия произошло увеличение доли младшевозрастных групп и скорости полового созревания рыб. Однако, несмотря на предпринятые усилия по совершенствованию мер регулирования промысла, структура нерестовой части у всех запасов так и не была полностью восстановлена.

Чрезмерная промысловая нагрузка и совпавшие по времени изменения основных режимообразующих факторов водной среды в Балтийском море привели к тому, что в последние два десятилетия в запасе западно-балтийской трески существенно снизилась доля рыб старше 5 лет, а доля половозрелых рыб в возрасте 2 лет возросла с 30 до 70% (ICES, 2021a, 2023). У трески Северного моря доля рыб в возрасте 6–10 лет с 1960-х до конца 2000-х гг. уменьшилась в 3–5 раз, и только в последнее десятилетие наметилась тенденция к ее росту. В то же время треска стала созревать

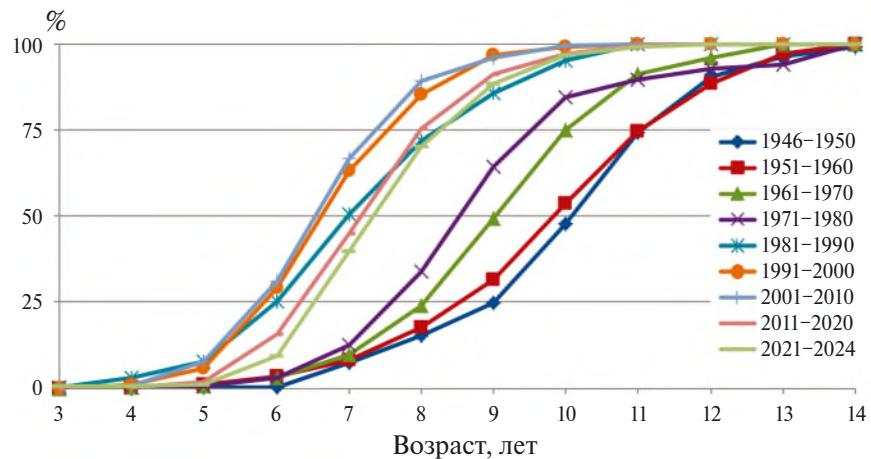


Рис. 7. Доля половозрелых особей по возрастным группам в нерестовом запасе трески в районах ИКЕС 1 и 2 в 1946–2024 гг.

при меньших размерах и в более раннем возрасте, когда доля половозрелых рыб в возрасте 2 лет возросла с 6% в начале 1980 гг. до 30–35% в последние два десятилетия (ICES, 2020). У трески Фарерского плато с начала 1970-х гг. до момента закрытия ее промысла в 2023 г. в связи с истощением запаса доля рыб в возрасте 6–10 лет уменьшилась на 25–30%. Доля половозрелых особей в возрасте 2 лет в период интенсивной эксплуатации этого запаса в 2006–2017 гг. выросла втрое – с 4 до 12% (ICES, 2021b). В Северо-Западной Атлантике интенсивный промысел трески на шельфе Новой Шотландии и заливе Мэн не только подорвал запас, но и привел к существенному изменению возрастной структуры, когда доля рыб в возрасте 6 лет и старше с 1980-х гг. по настоящее время сократилась с 7.5 до 2.8%. Схожая динамика старших возрастных групп трески отмечалась в этот период и у запаса Большой Ньюфаундлендской банки. В обоих районах с конца 1970-х по начало 2000-х гг. возраст начала массового созревания трески снизился на 2–3 года, а длина, при которой начинается ее созревание, уменьшилась с 42 до 32 см (Hutchings, 2005; DFO, 2023).

Таким образом, чрезмерная эксплуатация ведет к изменениям структуры родительского стада и снижению качества производителей, что является одной из причин наблюдаемой разнонаправленной динамики в нерестовой биомассе запасов трески из различных регионов в северной части Атлантического океана.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам исследований выявлены статистические связи в динамике численности пополнения и нерестовой биомассы для 20 запасов атлантической трески, пикши и сайды в северной части Атлантического океана.

Установлено, что синхронизация колебаний численности пополнения отмечалась у тех запасов тресковых, которые распределялись в районах со сходным диапазоном среднегодовой придонной температуры воды, вне зависимости от их географической удаленности. Региональные синхронные (временной сдвиг 0 лет) положительные связи наблюдались в пополнении у холодноводных запасов трески Лабрадора, банок Флемиш-Кап и Большая Ньюфаундлендская, холодноводных запасов трески и пикши районов ИКЕС 1 и 2, всех трех видов запасов тресковых умеренных вод в исландско-фарерском районе. Трансатлантические синхронные положительные связи отмечались между пополнением запасов трески шельфа Новой Шотландии и залива Мэн и запасами трески и сайды Северного моря, населяющими воды с близким диапазоном придонной температуры. Асинхронные (временной сдвиг от 1 до 5 лет) положительные и отрицательные связи в динамике численности пополнения между запасами во многих случаях были еще более значимыми, чем синхронные связи.

Для запасов из регионов с разными значениями среднегодовой температуры придонных вод синхронизация динамики численности

пополнения в ряде случаев была связана с отсутствием полной репродуктивной изоляции. Широкий разнос личинок из нерестилищ и миграции молоди способствовали положительной корреляции в численности пополнения запасов трески Лабрадора, Большой Ньюфаундлендской банки, шельфа Новой Шотландии и залива Мэн, а также запасов всех трех видов тресковых в районах Гренландии, Исландии, Фарерских островов и Северного моря.

Статистически значимые связи в динамике нерестовой биомассы выявлены для тех запасов тресковых, которые распределялись в районах со сходными придонными температурами воды или с неполной репродуктивной изоляцией между запасами. При увеличении временного сдвига от 0 до 5 лет наблюдался рост абсолютных значений коэффициентов корреляции между нерестовой биомассой запасов у всех трех исследуемых видов. Это может быть обусловлено сложной возрастной структурой популяций с доминированием в нерестовой биомассе в разные годы отдельных возрастных классов. В этом случае при временных сдвигах корреляционные связи в парах запасов могут становиться еще более высокими, чем при нулевом сдвиге.

Влияние рыболовства на динамику нерестовой биомассы запасов тресковых рыб показано на примере анализа отрицательных корреляционных связей между БНЗ трески районов ИКЕС 1 и 2 и пяти запасов трески Большой Ньюфаундлендской банки, шельфа Новой Шотландии и залива Мэн, Фарерского плато, Северного и западной части Балтийского морей. Чрезмерная эксплуатация запасов привела к изменениям в их структуре. Рост доли рыб младших возрастов и увеличение скорости их полового созревания обусловили снижение качества производителей, существенно повлияв на численность пополнения и величину нерестовой биомассы запасов трески. Своевременное применение научно обоснованных мер по поддержанию устойчивого вылова трески в районах ИКЕС 1 и 2 позволило сохранить нерестовый запас, сделав преобладающей тенденцию на восстановление прежней структуры родительского стада, что наилучшим образом повлияло на воспроизводство запаса. Предпринятые усилия в отношении других запасов трески не привели к восстановлению величины и структуры их БНЗ. Это явилось одной из причин разнонаправленной динамики в нерестовой биомассе трески указанных районов, что и подтверждают выявленные корреляционные синхронные и асинхронные связи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования ГНЦ РФ ФГБНУ “ВНИРО”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирман И.Б.,* 1966. Влияние климатических факторов на динамику численности горбушки // Вопр. ихтиологии. Т. 6. № 2. С. 208–221.
- Бойцов В.Д., Лебедь Н.И., Пономаренко В.П., Пономаренко И.Я., Терещенко В.В. и др.,* 2003. Треска Баренцева моря: биология и промысел. Изд. 2-е. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 296 с.
- Борисов В.М.,* 1985. Естественная смертность как фактор динамики численности промысловых популяций рыб // Теория формирования численности стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 158–166.
- Дементьева Т.Ф.,* 1976. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Пищ. пром-сть. 236 с.
- Криксунов Е.А., Снетков М.А.,* 1985. Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб // Теория формирования численности стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 46–55.
- Кровнин А.С., Мельников С.П.,* 2023. Динамика запасов тресковых рыб в североатлантическом регионе // Тр. ВНИРО. Т. 192. С. 55–67. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-192-55-67>
- Кушинг Д.Х.,* 1979. Морская экология и рыболовство. М.: Пищ. пром-сть. 288 с.
- Лебедев В.Д.,* 1972. Автоколебания и эволюция живой материи // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 77. № 2. С. 132–139.
- Лукманов Э.Г., Бараненкова А.С., Клименков А.И.,* 1975. Биология и промысел сайды в североевропейских морях. Мурманск: Мурманское книжное изд-во. 64 с.
- Мухина Н.В., Ярагина Н.А.,* 1988. Некоторые аспекты динамики пополнения лофотено-баренцевоморской трески в связи с величиной родительского стада // Биология рыб в морях Европейского Севера: Сб. науч. тр. ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 15–25.
- Саускан В.И.,* 2011. Рыбы и рыболовство в Атлантическом океане. Калининград: Изд-во КГТУ. 285 с.

- Сонина М.А., 1977. Аркто-норвежская пикша // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Т. 1. М.: Пищ. пром-сть. С. 321–333.
- Atlantic Cod: A Bio-Ecology, 2019 / Ed. Rose G.A. Hoboken: John Wiley & Sons. 416 p.
- Begg G., 1998. A Review of Stock Identification of Haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, in the Northwest Atlantic Ocean // Mar. Fish. Rev. V. 60. № 4. P. 1–15.
- Bergstad O.A., Jorgensen T., Dragesund O., 1987. Life history and ecology of the gadoid resources of the Barents Sea // Fish. Res. V. 5. P. 119–161.
[https://doi.org/10.1016/0165-7836\(87\)90037-3](https://doi.org/10.1016/0165-7836(87)90037-3)
- Brander K.M., 1994. Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod: The utility of inter-regional comparisons // ICES Mar. Sci. Symp. V. 198. P. 406–413.
- Brander K.M., 2005. Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low // ICES J. Mar. Sci. V. 62. P. 339–343.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.07.029>
- Brander K.M., 2007. The role of growth changes in the decline and recovery of North Atlantic cod stocks since 1970 // ICES J. Mar. Sci. V. 64. P. 211–217.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl021>
- Brander K., Mahon R., 2004. Effect of the North Atlantic Oscillation on recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 2069–2077.
<https://doi.org/10.1139/f04-087>
- Brodziak J., O'Brian L., 2005. Do environmental factors affect recruits per spawner anomalies of New England groundfish? // ICES J. Mar. Sci. V. 62. P. 1394–1407.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.019>
- Chen Q., Chan K.S., Lekve K., Torstensen E., Gjøsæter J., et al., 2005. Population dynamics of cod *Gadus morhua* in the North Sea region: Biological density-dependent and climatic density-independent effects // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 302. P. 219–232.
<https://doi.org/10.3354/meps302219>
- Clark S.H., Overholtz W.J., Hennemuth R.C., 1982. Review and assessment of the Georges Bank and Gulf of Maine haddock fishery // J. Northwest Atl. Fish. Sci. V. 3. P. 1–27.
- Clay D., Stobo W.T., Hurley P.C., 1989. Growth of juvenile pollock (*Pollachius virens* L.) along the Atlantic coast of Canada with inference of inshore-offshore movements // J. Northwest Atl. Fish. Sci. V. 9. P. 37–43.
<http://dx.doi.org/10.2960/J.v9.a3>
- Cook R.M., Heath M.R., 2005. The implications of warming climate for the management of North Sea demersal fisheries // ICES J. Mar. Sci. V. 62. P. 1322–1326.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.006>
- DFO, 2023. Stock Status Update of Atlantic Cod (*Gadus morhua*) in NAFO Divisions 4X5Y for 2022 // DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Resp. 2023/017. 22 p.
- Dutil J.D., Brander K., 2003. Comparing productivity of North Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks and limits to growth production // Fish. Oceanogr. V. 12. P. 502–512.
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2419.2003.00243.x>
- Hennemuth R.C., Palmer J.E., Brown B.E., 1980. A statistical description of recruitment in eighteen selected fish stocks // J. Northwest Atl. Fish. Sci. V. 1. P. 101–111.
<http://dx.doi.org/10.2960/J.v1.a10>
- Hutchings J.A., 2005. Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 62. № 4. P. 824–832.
<http://dx.doi.org/10.1139/f05-081>
- ICES, 2002. Workshop on the transport of cod larvae // ICES CM 2002/C:13. 44 p.
- ICES, 2020. Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak (WGNSSK). 1353 p.
<http://dx.doi.org/10.17895/ices.pub.6092>
- ICES, 2021a. Inter-Benchmark Process on Western Baltic cod (IBPWEB). 76 p.
<https://doi.org/10.17895/ices.pub.5257>
- ICES, 2021b. Northwestern Working Group (NWWG). 766 p.
<https://doi.org/10.17895/ices.pub.8186>
- ICES, 2023. Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS). 606 p.
<https://doi.org/10.17895/ices.pub.23123768>
- Koslow A.J., Thompson K.R., Silvert W., 1987. Recruitment to northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stocks: Influence of stock size and climate // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 44. P. 26–39.
<http://dx.doi.org/10.1139/f87-004>
- Mahon R., Smith R.W., 1989. Demersal fish assemblages on the Scotian Shelf, northwest Atlantic: spatial distribution and persistence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 46. № S1. P. 134–152.
<http://dx.doi.org/10.1139/f89-285>
- Mayo R.K., McGlade J.M., Clark S.H., 1989. Patterns of exploitation and biological status of pollock (*Pollachius virens* L.) in the Scotian Shelf, Georges Bank, and Gulf of Maine Area // J. Northwest Atl. Fish. Sci. V. 9. P. 13–36.
- Megrey A.B., Lee Y.W., Macklin S.A., 2005. Comparative analysis of statistical tools to identify recruitment-environment relationship and forecast recruitment strength // ICES J. Mar. Sci. V. 62. P. 1327–1337.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.018>
- Munk P., Larsson P.O., Danielsen D., Moksness E., 1999. Variability in frontal zone formation and distribution of gadoid fish larvae at the shelf break in the northeastern North Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 177. P. 221–233.
<http://dx.doi.org/10.3354/meps177221>
- O'Boyle R., 1993. Fisheries management organizations: A study of uncertainty // Risk Evaluation and

- Biological Reference Points for Fisheries Management / Eds Smith J.S., Hunt J.J., Rivard D. Ottawa: National Research Council of Canada. P. 423–436.
- Planque B., Fredou T.*, 1999. Temperature and the recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 56. P. 2069–2077.
<https://doi.org/10.1139/f99-114>
- Righton D.A., Andersen K.H., Neat F.*, 2010. Thermal niche of Atlantic cod *Gadus morhua*: limits, tolerance and optima // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 420. P. 1–13.
<http://dx.doi.org/10.3354/meps08889>
- Robichaud D., Rose G.A.*, 2004. Stock structure and range in Atlantic cod (*Gadus morhua*): Inference from 100 years of tagging // *Fish Fish.* V. 5. № 3. P. 185–214.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2004.00141.x>
- Rose G.A., Nelson J., Mello L.G.S.*, 2011. Isolation or metapopulation: Whence and whither the smith sound cod // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 68. P. 152–169.
<http://dx.doi.org/10.1139/F10-135>
- Rose G.A., Rowe S.*, 2018. Does redistribution or local growth underpin rebuilding of Canada's Northern cod? // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 75. P. 825–835.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0421>
- Salvanes A.G.V., Skjæraasen J.E., Nilsen T.*, 2004. Sub-populations of coastal cod with different behavior and life-history strategies // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 267. P. 241–251.
<http://dx.doi.org/10.3354/meps267241>
- Sætersdal G., Loeng H.*, 1987. Ecological adaptation of reproduction in Northeast Arctic cod // *Fish. Res.* V. 5. P. 253–270.
[https://doi.org/10.1016/0165-7836\(87\)90045-2](https://doi.org/10.1016/0165-7836(87)90045-2)
- Smedbol R.K., Wroblewski J.S.*, 2002. Metapopulation theory and northern cod population structure: interdependency of subpopulations in recovery of a groundfish population // *Fish. Res.* V. 55. P. 161–174.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00289-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00289-2)
- Sundby S.*, 2000. Recruitment of Atlantic cod stocks in relation to temperature and advection of copepod populations // *Sarsia.* V. 85. P. 277–298.
<http://dx.doi.org/10.1080/00364827.2000.10414580>
- Templeman W.*, 1966. Marine Resource of Newfoundland. Ottawa: Fisheries Research Board of Canada. 170 p.
- Waiwood K.G., Buzeta M.-I.*, 1989. Reproductive biology of southwest Scotian Shelf haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 46. № S1. P. 153–170.
<http://dx.doi.org/10.1139/f89-286>

Ecological and biological features in the dynamics of recruitment and spawning stock biomass of gadids (Gadiformes: Gadidae) in the North Atlantic

S. P. Melnikov*, A. S. Krovinn, G. P. Moury

Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography (VNIRO)

Okruzhnoy Proezd, 19, Moscow, 105187 Russia

*E-mail: melnikov@vniro.ru

Regional and trans-Atlantic statistical relationships among multi-year variations of recruitment abundance and spawning biomass of 11 cod stocks, 5 haddock stocks, and 4 saithe stocks from different areas in the North Atlantic Ocean for the period of 1946–2020 have been identified. To study the patterns of spatial and temporal variability of the identified relationships, the peculiarities of biology and population structure of the species under study, as well as anthropogenic impact (fishing) on stock structure were analyzed. Coincidences in variations of recruitment abundance were noted among those gadid stocks that were distributed in areas with a similar range of mean annual near-bottom water temperature, regardless of their geographical remoteness. The lack of reproductive isolation between stocks contributes to the synchronization of their recruitment dynamics. With increasing time shift from 0 to 5 years, an increase in the absolute values of correlation coefficients between spawning stock biomass was observed for all three studied species. Overexploitation leads to changes in the structure of spawning stocks. An increase in the proportion of younger fish and in the rate of sexual maturation results in decrease in the quality of producers, affecting significantly the recruitment abundance and spawning biomass of gadid stocks.