

**МЕЖГОДОВАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ИНДЕКСА ВЫЖИВАНИЯ
БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MORHUA CALLARIAS*
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИЗМЕНЧИВОСТИ АБИОТИЧЕСКИХ
УСЛОВИЙ В 1991–2004 ГОДАХ**

Е.М. Карасева, А.С. Зезера, И.В. Карпушевский, В.М. Амосова

*ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград
karasiova@rambler.ru*

Карасева Е.М., Зезера А.С., Карпушевский И.В., Амосова В.М. Межгодовая вариабельность индекса выживания балтийской трески *Gadus morhua callarias* в зависимости от изменчивости абиотических условий в 1991–2004 годах // Труды АтлантНИРО. 2018. Том 2, № 1(5). Калининград: АтлантНИРО. С. 38–46.

Рассмотрена межгодовая динамика индекса выживания потомства ($\ln SI$) восточно-балтийской трески в 1991–2004 гг., рассчитанного как отношение численности пополнения к биомассе нерестового запаса. Была отмечена значительная вариабельность величин $\ln SI$, достигавших минимума ($-0,689$) в 1994 г. и максимума ($+0,541$) в 2003 г. Для выявления связи индекса выживания с изменениями окружающей среды проведен анализ корреляционной зависимости между динамикой $\ln SI$ и величиной репродуктивного объема вод (RV) с соленостью и содержанием кислорода не менее 11‰ и 2 мл/л. Используются данные по RV в Борнхольмской впадине, а также по общему RV для глубоководного района нереста восточно-балтийской трески, включая Гданьскую и Готландскую впадины. Были выделены два временных отрезка, 1991–1996 и 1997–2004 гг., различавшихся: 1) величиной нерестового запаса; 2) различным вкладом весеннего и летнего нереста в суммарную численность икры трески. Расчет связи между указанными параметрами проводился в трех вариантах: 1) RV в годы нереста, 2) RV со сдвигом на год вперед от года нереста; 3) RV со сдвигом на год назад. Связь между $\ln SI$ и RV в год нереста либо отсутствовала ($r=0,046$ в 1991–2004 гг.; $r=-0,206$ в 1991–1996 гг.), либо была слабой: $r=0,415$ в 1997–2004 гг. Высокий коэффициент корреляции ($r = 0,737$) был получен для данных 1991–1996 гг. при сдвиге $RV_{\text{Борнхольм}}$ на год вперед. При сдвиге $RV_{\text{общий}}$ на год назад коэффициент корреляции за 1997–2004 гг. увеличился до 0,512. После режимного сдвига 1988–1992 гг. влияние репродуктивного объема на воспроизводство трески могло распространяться как на поздние этапы раннего онтогенеза, так и на предшествующий нересту период созревания производителей. Предполагается, что в современный период выживание потомства трески обеспечивается набором разнообразных тактик, варьирующих в зависимости от условий среды и состояния нерестового запаса.

Ключевые слова: Балтийское море, треска, индекс выживания, репродуктивный объем

Karasiova E.M., Zezera A.S., Karpushevskiy I.V., Amosova V.M. The inter-annual variability of survival index of the Baltic cod *Gadus morhua callarias*, depending on the variability of the abiotic conditions in 1991–2004. // Trudy AtlantNIRO. 2018. Vol. 2, № 1(5). Kaliningrad: AtlantNIRO. P. 38–46.

The inter-annual dynamics of survival index (lnSI) of the Eastern Baltic cod offspring in 1991–2004, calculated as the ratio of the recruitment abundance to the spawning stock biomass, is considered. There was a significant variability in lnSI values reaching a minimum (-0.689) in 1994 and a maximum (+0.541) – in 2003. To reveal the relationship between the survival index and environmental changes, an analysis of correlation between lnSI dynamics and the reproductive volume of water (RV) with salinity and oxygen content of at least 11 ‰ and 2 ml/l was made. The data on RV in the Bornholm Deep as well as on the general RV for the deep-sea spawning area of the East Baltic cod, including the Gdansk and Gotland Deeps were used. Two time periods were identified, 1991–1996 and 1997–2004, differing in: 1) size of the spawning stock; 2) different contribution of spring and summer spawning to the total number of cod eggs. Calculation of the relationship between these parameters was carried out in three versions: 1) RV in spawning years, 2) RV with a shift one year ahead of the spawning year; 3) RV with a shift a year ago. The relationship between lnSI and RV in the spawning year was either absent ($r = 0.046$ in 1991–2004, $r = -0.206$ in 1991–1996) or was weak: $r = 0.415$ in 1997–2004. A high correlation coefficient ($r = 0.737$) was obtained for the data of 1991–1996 with a shift of RV_{Bornholm} a year ahead. With a shift of RV, the overall correlation coefficient for the years 1997–2004 increased to 0.512. After the regime shift of 1988–1992 the influence of the reproductive volume on the reproduction of cod could extend both to the late stages of early ontogeny and to the period of producers maturation preceding the spawning period. It is assumed that in the modern period the survival of the cod offspring is provided by a set of various tactics that vary depending on environmental conditions and state of the spawning stock.

Key words: Baltic Sea, cod, survival index, reproductive volume

Введение

Размножение восточно-балтийской трески происходит в гидрографической среде глубоководных впадин, соленость и кислородное насыщение вод которых возрастает в зависимости от интенсивности и частоты североморских адвекций [Антонов, 1987]. Уже первые исследователи этой популяции приходили к выводу, что урожайность ее поколений зависит от «притоков североморской воды и объема водных масс с повышенной соленостью» [Дементьева, 1954]. Проводимые с 1966 г. аналитические оценки этого запаса были начаты в период его высокой численности и обширного района репродукции. Современный период, начавшийся после режимного сдвига 1988–1992 гг. [Alheit et al., 2005], характеризуется низкой величиной запаса и резким сокращением акватории ежегодного размножения. Начиная с 1990-х годов ежегодный нерест восточно-балтийской трески происходит только в Борнхольмской котловине, где соленость придонных вод всегда соответствует оптимуму, необходимому для нереста трески. В связи с изменившимися гидрографическими условиями и новым статусом запаса влияние ключевых факторов на воспроизводство трески приобрело некоторые специфические особенности, заслуживающие нового рассмотрения.

Известно, что условия размножения балтийской трески ухудшались при уменьшении репродуктивного объема (слоя) вод, пригодных для выживания ее ранних онтогенетических стадий [Köster et al., 2003, 2009]. Связь между этим показателем, рассчитанным для года нереста, и выживанием потомства трески прослеживалась в 1971–1990-е гг., то есть в период высокой численности запаса, но отсутствовала в современный период [Карасева, 2017]. Цель данной работы – показать, что в современный период влияние величины репродуктивного объема на воспроизводство трески может распространяться как на поздние этапы раннего онтогенеза, так и на предшествующий нересту период созревания производителей.

Материал и методика

Индекс выживания потомства трески ($\ln SI$) был рассчитан как натуральный логарифм отношения численности пополнения R к величине нерестового запаса SSB : $\ln SI = R/SSB$ [Cushing, 1968; Карасева, 1983]. Для его расчета были использованы данные по численности пополнения R и биомассе нерестового запаса SSB за 1991–2004 гг. из отчета Рабочей группы ИКЕС [ICES, 2014]. В качестве фактора среды, в значительной мере определявшего выживание потомства трески, рассматривался репродуктивный объем воды (RV), соответствующий придонному слою с соленостью не менее 11 ‰ и содержанием кислорода не менее 2 мл/л [Plikshs et al., 1993]. Сведения о величине репродуктивного объема для Борнхольмской впадины $RV_{\text{Борнхольм}}$ и суммарного $RV_{\text{общий}}$ для трех районов размножения (Борнхольмской, Гданьской и Готландской впадин) были получены из литературных источников [MacKenzie et al., 2000; Зезера, 2009]. Информация о численности икры трески в Борнхольмской впадине отдельно для весеннего и летнего сезонов представлена на основании данных публикации [Neumann et al., 2014]. Местоположение глубоководных впадин Балтийского моря представлено на рис. 1.

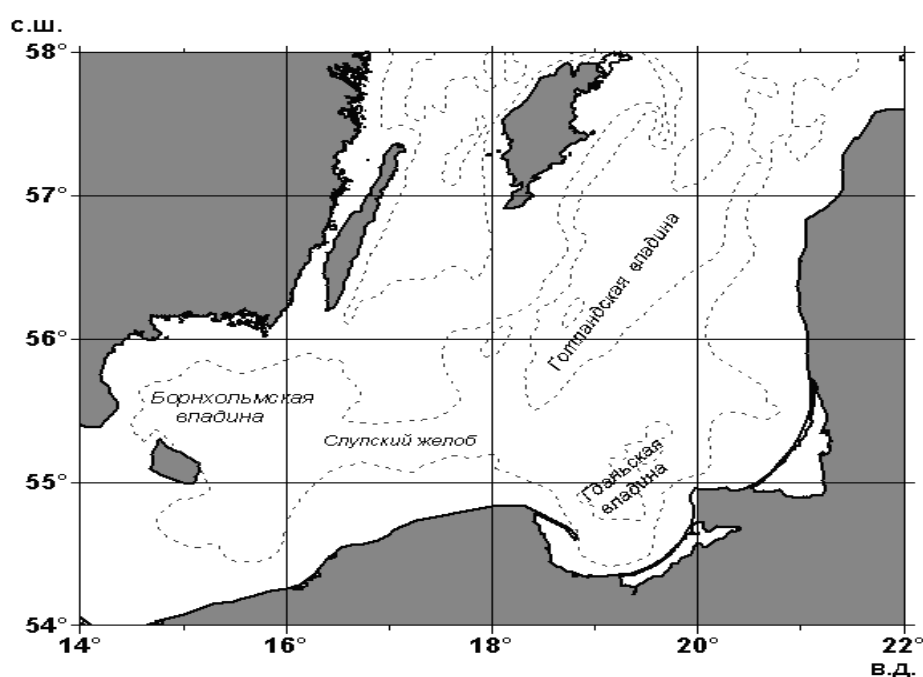


Рис. 1. Местоположение глубоководных впадин Балтийского моря
 Fig. 1. Location of the Baltic Sea deeps

Результаты

В 1991–2004 гг. показатели выживания потомства и суммарного репродуктивного объема были подвержены значительным межгодовым колебаниям (рис. 2).

Индекс выживания изменялся в диапазоне от минимума ($-0,689$) в 1994 г. до максимума ($+0,541$) в 2003 г. В динамике этого показателя прослеживались годы с его высокими (1992–1993, 1998–1999, 2003–2004 гг.) и низкими значениями, главным образом в 1994–1996 гг.

Динамика репродуктивного объема в целом не совпадала с динамикой индекса выживания, за исключением общего пика в 2003 г. Суммарный репродуктивный объем $RV_{\text{общий}}$ изменялся в диапазоне от минимума ($65,75 \text{ км}^3$) в 1999 г. до максимума ($464,35 \text{ км}^3$) в 2003 г. Этот показатель, рассчитанный для Борнхольмской впадины, достигал минимального ($51,4 \text{ км}^3$) и максимального ($325,5 \text{ км}^3$) значений в те же годы. Коэффициент корреляции между этими параметрами равнялся $0,958$. Рост репродуктивного объема сопровождался увеличением солености и содержания кислорода.

В 1994 г. и 2003 г. соленость у дна Борнхольмской впадины превысила 17 ‰, максимальное содержание кислорода достигало 3,5 мл/л. Это свидетельствовало о значительном улучшении условий размножения трески в эти годы.

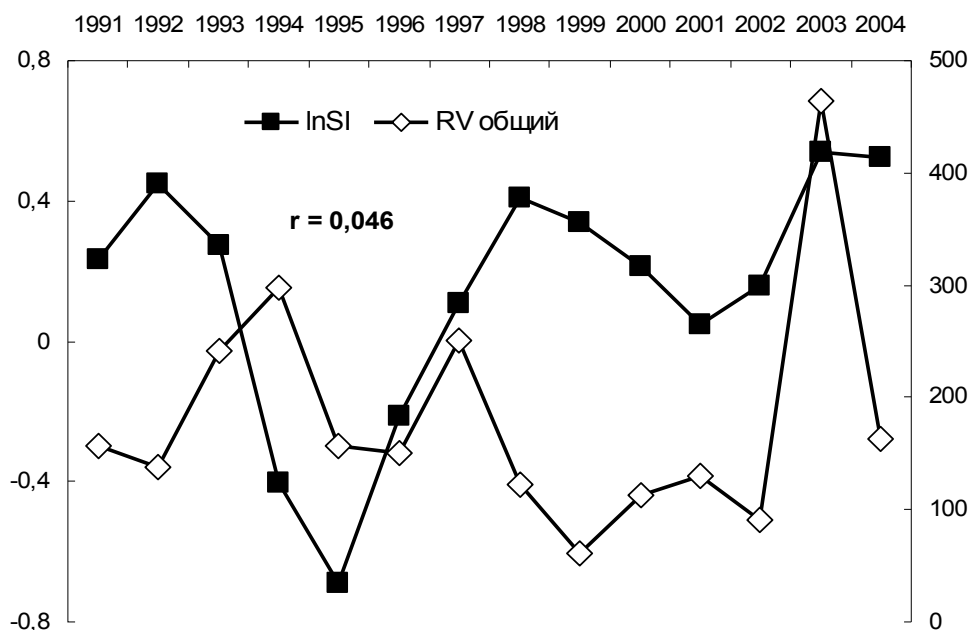


Рис. 2. Индекс выживания потомства трески lnSI и суммарный репродуктивный объем $RV_{общий}$ 1991–2004 гг.

Fig.2. Survival index of cod offspring lnSI and total reproductive volume RV_{total}

В рассматриваемом временном ряду были выделены два временных отрезка, различавшихся по средней величине нерестового запаса и соотношению численности икры от весеннего и летнего нереста в Борнхольмской впадине (табл. 1).

Таблица 1

Биомасса нерестового запаса SSB и численность икры трески
Biomass of spawning stock SSB and abundance of cod eggs

Годы	Биомасса SSB, тыс. т	Средняя численность икры, шт./м ²		
		весна	лето	лето/весна
1991–2004	110,32	12,45	36,28	2,91
1991–1996	138,21	11,88	54,65	4,60
1997–2004	893,88	12,93	22,5	1,74

В целом за весь рассматриваемый период 1991–2004 гг. численность икры трески в летние месяцы была в среднем выше по сравнению с весной. Эта разница была наиболее значительной в 1991–1996 гг. (в среднем до 4,6 раз) и заметно снижалась в 1997–2004 гг. (в среднем до 1,7 раз) В отдельные годы с наиболее высокой численностью икры в ихтиопланктоне (1994–1996 гг.) расхождение в численности между весенним и летним сезонами увеличивалось до 5–8 раз. При этом снижение численности икры трески в 1997–2004 гг. произошло исключительно за счет летнего сезона нереста, поскольку количество икры трески в эти годы весной даже несколько выросло. Указанное снижение численности икры трески, по-видимому, было следствием уменьшения величины нерестового запаса трески в 1997–2004гг. в 1,5 раза по сравнению с 1992–1996 гг.

Несмотря на значительное увеличение репродуктивного объема в 1994, 1997 и 2003 гг., корреляционная зависимость между индексом выживания и репродуктивным объемом отсутствовала в 1991–2004 и была отрицательной в 1991–1996 гг. Довольно низкий положительный коэффициент корреляции ($r = 0,415$) был отмечен в 1997–2004 гг. (табл. 2).

Таблица 2

Средние значения индекса выживания $\ln SI$ и репродуктивных объемов RV и коэффициенты корреляции по данным 1991–2004 гг.
Mean values of survival index $\ln SI$ and reproductive volume RV and correlation coefficients based on the data obtained in 1991–2004

Годы	Средние значения			Коэффициенты корреляции	
	$\ln SI$	$RV_{\text{общий}}$	$RV_{\text{Борнхольм}}$	$\ln SI - RV_{\text{общий}}$	$\ln SI - RV_{\text{Борнхольм}}$
1991–2004	0,106	180,997	153,820	0,046	-0,001
1991–1996	-0,084	190,132	173,495	-0,206	-0,036
1997–2004	0,289	174,146	139,060	0,415	0,409

Предполагается, что изменение соотношения в количестве икры трески от раннего (весеннего) и позднего (летнего) нереста в сторону последнего может влиять на сроки прохождения критической для выживания потомства фазы, сдвигая ее на более поздние сроки, вплоть до следующего года. Для верификации гипотезы о влиянии изменений количества икры от раннего и позднего нереста на сроки прохождения критической для формирования пополнения фазы следует рассмотреть результаты корреляционного анализа связи между индексом выживания и репродуктивным объемом с учетом возможного временного сдвига влияния последнего параметра на следующий год после нереста (рис. 3).

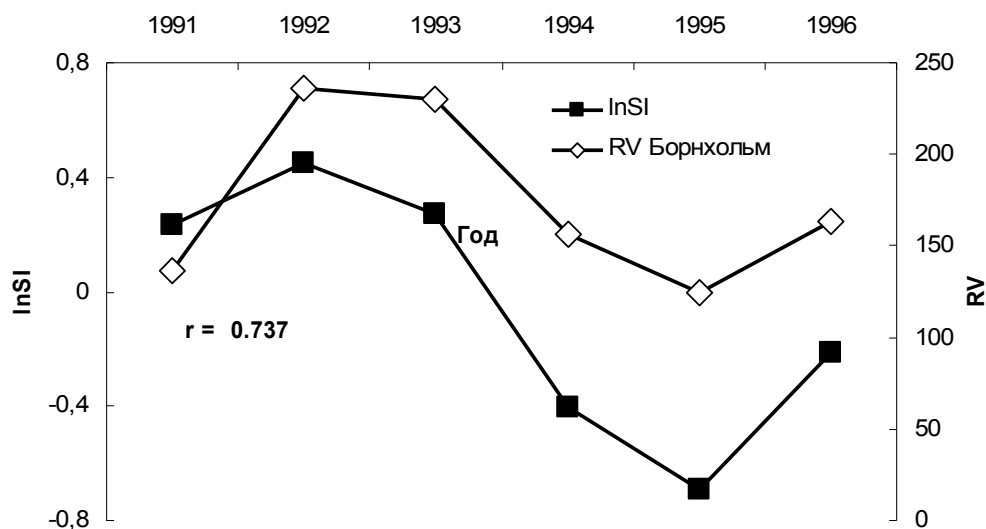


Рис. 3. Индекс выживания потомства трески $\ln SI$ в 1991–1996 гг. относительно репродуктивного объема $RV_{\text{Борнхольм}}$ на следующий год после нереста (1992–1997 гг.)

Fig.3. Survival index of cod offspring $\ln SI$ in 1991–1996 respective to reproductive volume RV_{Borholm} the next year after spawning (1992–1997)

Коэффициент связи между индексом выживания за 1991–1996 гг. и репродуктивным объемом в 1992–1997 гг. составил 0,500 при использовании суммарного объема $RV_{\text{общий}}$ и 0,737 при использовании $RV_{\text{Борнхольм}}$, что свидетельствует в пользу выдвинутого предположения для рассмотренного периода.

Так как в 1997–2004 гг. количество икры от позднего летнего нереста заметно уменьшилось одновременно с уменьшением биомассы нерестового запаса, то очевидно, что сдвиг критической фазы на более поздний срок был маловероятен. Коэффициент корреляции между $\ln SI$ и RV в этом случае уменьшился бы до $-0,255$. Более вероятным является предположение, что при уменьшении величины нерестового запаса численность потомства будет зависеть от величины и состояния нерестового запаса. Так как условия нагула половозрелой рыбы могут влиять на сроки ее созревания и, соответственно, на сроки начала нереста, то следует рассмотреть наличие или отсутствие связи между индексом выживания и репродуктивным объемом RV в год, предшествующий нересту (рис. 4). В 1997–2004 гг. коэффициент корреляции между $\ln SI$ и $RV_{\text{общий}}$ в год, предшествующий нересту, увеличился с $0,415$ до $0,512$, что не противоречит верифицируемой гипотезе.

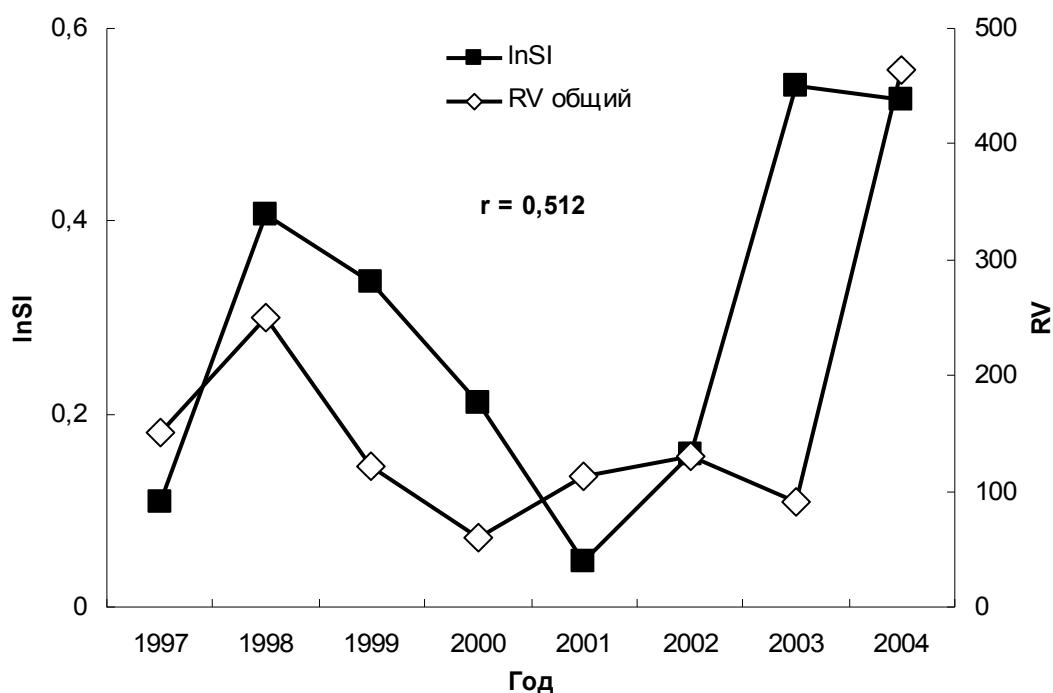


Рис. 4. Индекс выживания потомства трески $\ln SI$ в 1997–2004 гг. относительно репродуктивного объема $RV_{\text{общий}}$ в годы (1996–2003 гг.), предшествующие нересту
 Fig.4. Survival index of cod offspring $\ln SI$ in 1997–2004 in relation to reproductive volume RV_{total} in the years preceding spawning

Обсуждение

Выживание потомства рыб в течение различных этапов раннего онтогенеза, то есть эмбрионального (икра), личиночного и малькового периодов, имеет решающее значение для величины последующего пополнения [Никольский, 1974]. Применение отношения численности пополнения к величине нерестового запаса для оценки выживания имеет длительную историю [Rounsefell, 1958; Beverton, 1962; цит. по Cushing, 1968]. В отечественной литературе широкую известность получили работы [Serebryakov, 1990; Бондаренко и др., 2003], в которых коэффициент выживания S был рассчитан как отношение численности пополнения R к общему количеству выметанной икры E , или к популяционной плодовитости. В указанных работах коэффициент выживания рассмотрен как показатель условий среды и в итоге был использован для выделения трех основных градаций пополнения – урожайное, среднее и бедное.

По сравнению с другими популяциями трески Северной Атлантики, восточно-балтийская треска обитает в более экстремальных условиях среды, ухудшение которых при уменьшении частоты адвекций североморской воды приводит к снижению интенсивности размножения в глубоководных впадинах восточной части моря. В связи с этим весьма актуален поиск климатических и гидрографических факторов, влияющих на численность пополнения, в число которых входит репродуктивный объем [Köster et al., 2003; Margonski et al., 2010; Plikshs et al., 2015].

В современной динамике запаса восточно-балтийской трески принято выделять два периода, разделенных климатическим сдвигом конца 1980-х годов [Alheit et al., 2005; Möllmann et al., 2009; Casini et al., 2016]. В течение первого из них размножение трески проходило в трех глубоководных впадинах (Борнхольмской, Гданьской и Готландской) с пиком нереста, приходящимся на весну – начало лета [Грауман, 1980]. Достоверная положительная связь между индексом выживания и репродуктивным объемом ($r = 0,675$, $p < 0,99$) была получена для временного отрезка 1971–1990 гг., охватывающего как восходящую, так и нисходящую ветви популяционной волны [Karasiova, 1996; Карасева, 2017].

По данным за 1976–1996 гг. было показано, что критической фазой для пополнения трески является период между поздними стадиями развития икры и ранними стадиями развития личинок [Köster et al., 2003]. Согласно этим авторам включение репродуктивного объема в уравнение множественной линейной регрессии объясняло 65 % изменений в численности личинок трески. В современный период ежегодное размножение трески происходит только в Борнхольмской впадине и, таким образом, формирование численности пополнения должно во многом определяться условиями среды в этом районе моря, в том числе и колебаниями величины репродуктивного объема. Однако, несмотря на достоверную зависимость между численностью икры трески и репродуктивным объемом, в современный период связь между изменчивостью последнего параметра и индексом выживания потомства, а также пополнением трески отсутствовала [Карасева, 2017].

Известно, что в раннем онтогенезе рыб существуют несколько критических периодов с повышенной смертностью, включая метаморфоз [Cushing, 1968; Houde, 2008]. Полученные результаты, по-видимому, свидетельствуют, что в 1991–2004 гг. численность пополнения трески формировалась в течение всего периода от вымета икры до метаморфоза и даже в начале ювенильной стадии. При этом вклад каждой стадии развития в формирование потомства мог меняться по годам. Этому могли способствовать следующие факторы: 1) изменение соотношения в количестве икры, выметанной в весенние и летние месяцы; 2) усиление влияния слабых адвекций, не достигавших уровня больших балтийских затоков 1993 и 2003 гг., на режим глубинных слоев Борнхольмской впадины [Зезера, 2009].

Особенность нерестовых сезонов 1991–1996 гг. – резко выраженный сдвиг массового нереста с весны на лето. Следствием такого сдвига в сроках нереста могло быть более позднее в сезонном цикле появление пелагических мальков трески, а затем и сдвиг сроков их оседания на следующий год. Этим, видимо, объяснялось наличие положительной связи между индексом выживания и репродуктивным объемом на следующий год после нереста.

Установлено, что даже при благоприятных условиях среды низкая биомасса нерестового запаса может быть фактором, ограничивающим успешность воспроизводства восточно-балтийской трески [Köster et al., 2009]. Кроме того, относительная плодовитость восточно-балтийской трески значительно варьирует между годами, в зависимости от скорости роста, кормовой обеспеченности, температуры воды [Kraus et al., 2002]. По-видимому, при снижении размера нерестового запаса влияние этих факторов на репродукцию трески увеличивается. Соответственно, возрастает значение условий среды в год, предшествующий нересту, что и наблюдалось в 1997–2004 гг.

Несмотря на общий фон роста гипоксии, теплая бароклиническая адвекция, поступившая в Балтику летом 2002 г. и вызвавшая умеренную вентиляцию в галоклине Борнхольмской впадины [Feistel et al., 2003], могла иметь позитивное влияние на плодовитость и долю трески, созревшей к нерестовому сезону 2003 г. Увеличение репродуктивного объема увеличивало площадь нагула трески, а также способствовало ее более раннему созреванию. Совокупность всех указанных выше обстоятельств, возможно, являлась причиной положительной связи между индексом выживания и репродуктивным объемом в год, предшествующий нересту, по данным 1997–2004 гг.

К ключевым факторам, влияющим на динамику рыбных популяций, принято относить массу тела и упитанность [Dutil, Lambert, 2000; Morgan, 2004]. Во второй половине 1990-х годов (начиная с 1997 г. в среднем для Центральной Балтики) появилась тенденция к уменьшению массы тела и упитанности половозрелой восточно-балтийской трески, вызванная усилением гипоксии и ухудшением откорма производителей [Casini et al., 2016]. Гипоксия вызывала сокращение местообитания балтийской трески и влияла как на метаболизм, так и на поведение и трофические взаимоотношения [Casini et al., 2016]. Эти изменения, по-видимому, можно считать еще одной из предпосылок для существования временных отрезков с различным состоянием популяции и соответственно – с различной спецификой ее реакции на изменение условий среды.

Можно констатировать, что в современный период выживание потомства трески обеспечивается набором разнообразных тактик, варьирующих в зависимости от условий среды и состояния нерестового запаса. Вероятно, это разнообразие базируется на гетерогенности этой популяции, включающей группировки с разными сроками нереста и скоростью роста [Токарева, 1967].

Список литературы

Антонов А.Е. Крупномасштабная изменчивость гидрологического режима Балтийского моря и ее влияние на промысел. Л.: Гидрометиздат, 1987. 248с.

Бондаренко М.В., Кровнин А.С., Серебряков В.П. Ранжирование урожайности поколений и коэффициентов выживания поколений в раннем онтогенезе промысловых рыб Баренцева моря для определения биологических ориентиров и оценки изменчивости среды. 2003. М.: ВНИРО. 187с.

Грауман Г.Б. Экологические особенности воспроизводства основных пелагофильных рыб в Балтийском море // *Fischerei-Forschung*, 1980. Vol. 18, № 2. P. 77–81.

Дементьева Т.Ф. О состоянии запасов трески и салаки в Балтийском море // Труды ВНИРО, 1954. Т. 26. С. 79–101.

Зезера А.С. Многолетние изменения абиотических условий в Балтийском море (1975-2007 гг.) // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2006–2007 годах. Том I. Балтийское море и заливы. Калининград: АтлантНИРО, 2009. С. 6–17.

Карасева Е.М. О некоторых причинах депрессии осенненерестующей сельди Северного моря // Исследование динамики численности рыб Атлантического океана. Калининград: АтлантНИРО. 1983. С. 10–17.

Карасева Е.М. Межгодовые колебания численности икры и личинок трески в Гданьской впадине Балтийского моря в современный период в связи с изменениями условий среды и динамики индекса выживания // Труды АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Т. 1, № 2. Калининград: АтлантНИРО. С. 146–153.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая промышленность, 1974. 447 с.

Токарева Г.И. Динамика популяции балтийской трески в связи с особенностями ее биологии и промысла. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1967. 28с.

Alheit J. [et al.]. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and in the central North Sea in the late 1980s / Alheit J., Möllmann C., Dutz J., Kornilovs G., Loewe P., Mohrlolz V., Wasmund N. // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. V. 59. P. 1858–1873.

Casini M. [et al.]. Hypoxic areas, density-dependence and food limitation drive the body condition of a heavily exploited marine fish predator / Casini M., Käll F., Hansson M., Plikshs M., Baranova T., Karlsson O., Lundström K., Neuenfeldt S., Gärdmark A., Hjelm J. // *Royal Soc. Open Sci.*, 2016. Vol. 3. P. 160416.

Cushing D.H. *Fishery Biology. A study in Population Dynamics.* London: The University of Wisconsin Press, 1968. 200 p.

Dutil J.D., Lambert Y. Natural mortality from poor condition in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2000. Vol. 57. P. 826–836.

Feistel R. [et al.]. Warm waters of summer 2002 in the deep Baltic Proper / Feistel R., Nausch G., Mohrholz V., Lysiak-Pastuszek E., Seifert T., Matthaus W // *Oceanologia*, 2003. Vol. 45 (4). P. 571–592.

ICES. Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS), 3–10 April 2014 ICES HQ. 2014. ICES Document CM 2014/ACOM: 10. Copenhagen, Denmark, 2014. 919 p.

Houde E. D. Emerging from Hjort's shadow // *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 2008. Vol. 41. P. 53–70.

Karasiova E.M. On relations of recruitment and survival index of Baltic cod to spawning stock size // ICES. C.M. 1996/J: 6. Baltic Fish Committee. 10 p.

Köster F.W. [et al.]. Recruitment of Baltic cod and sprat stocks: identification of critical life stages and incorporation of environmental variability into stock-recruitment relationship / Köster F.W., Hinrichsen H.-H., Schnack D., St John M.A., MacKenzie B.R., Tomkiewicz J., Möllmann C., Kraus G. et al. // *Scientia marina*, 2003. Vol. 67 (9). Suppl. 1. P. 129–154.

Köster F.W. [et al.]. Environmental effects on recruitment and implications for biological reference points of eastern Baltic cod (*Gadus morhua*) / Köster F.W., Vinther M., MacKenzie B.R., Eero M., Plikshs M. // *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 2009. Vol. 41. P. 205–220.

Kraus G., Tomkiewicz J., Köster F.W. Egg production of Baltic cod in relation to variable sex ratio, maturity and fecundity // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2002. Vol. 59. P. 1908–1920.

MacKenzie B.R. [et al.]. Quantifying environmental heterogeneity: habitat size necessary for successful development of cod *Gadus morhua* eggs in the Baltic Sea / MacKenzie B.R., Hinrichsen H.-H., Plikshs, Wieland K., Zezera A. // *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2000. Vol. 193. P. 143–156.

Margonski P. [et al.]. Climate influence on Baltic cod, sprat and herring stock-recruitment relationships / Margonski P., Hansson S., Tomchak M., Grzebielec R. // *Progress in Oceanography*, 2010. Vol. 87. P. 277–288.

Morgan M.J. The relationship between fish condition and probability of being mature in American plaice (*Hypoglossoides platessoides*) // *ICES J. Mar. Sci.*, 2004. Vol. 61. P. 64–70.

Möllmann C. [et al.]. Reorganization of a large marine ecosystem due to atmospheric pressure: a discontinuous regime shift in the Central Baltic Sea / Möllmann C., Dieckmann C., Mueller-Karulis B., Kornilovs G., Plikshs M., Axe P. // *Global Change Biology*, 2009. Vol. 15. P. 1377–1393.

Neumann V. [et al.]. Recovery in eastern Baltic cod: is increased recruitment caused by decreased predation on early life stages? / Neumann V., Köster F.W., Schaber M., Eero M. // *ICES J. Mar. Sci.*, 2014. Vol. 71 (6). P. 1382–1392.

Plikshs M., Kaleis M., Grauman G.B. The influence of environmental conditions and spawning stock on strength of the eastern Baltic cod // *ICES CM 1993/ J: 22.* 15p.

Plikshs M. [et al.]. Reproduction of Baltic cod, *Gadus morhua* (*Actinopterygii: Gadiformes: Gadidae*), in Gotland Basin: Causes of annual variability / Plikshs M., Hinrichsen H.-

H., Elferts D., Sics I., Kornilovs G., Köster F.W. // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 2015. Vol. 45. P. 247–258.

Serebryakov V.P. Population fecundity and reproductive capacity of some food fishes in relation to year-class strength fluctuations // *J. Con. Int. Explor. Mer.*, 1990. Vol. 47. P. 267–272.