

УДК 597.562-116 (261.24)

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ТРЕСКИ (*Gadus morhua callarias* L.) ВОСТОЧНО-БАЛТИЙСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2011 г. М. А. Дмитриева, И. В. Карпушевский

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)

236022 Калининград, ул. Дм. Донского, 5

Поступила в редакцию 08.08.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Исследованы тенденции межгодовой изменчивости сроков созревания и нереста разных возрастных групп трески восточно-балтийской популяции в 1997–2009 годах. Выявлены особенности возрастной структуры половозрелой части популяции, сложившиеся к концу первого десятилетия 21 века. С привлечением данных по численности пополнения и плодовитости трески разного возраста рассмотрена роль возрастных групп трески в современном воспроизводстве популяции.

Ключевые слова: треска, созревание, возраст, пополнение.

В настоящее время в юго-восточной части Балтийского моря (26 подрайон ИКЕС) основной нерест трески привязан к Гданьской впадине (Карасева, 2006). Исследуемый период характеризуется повышенными значениями температуры воды глубоководной части моря, что стало следствием изменений, которые произошли в атмосфере в конце 80-х годов прошлого столетия (Alheit et al., 2005). Последствия этих изменений оказались столь значительны в динамике различных популяций трески, что рассматриваются наравне с промышленным воздействием (Cardinale, Svedäng, 2004; Köster et al., 2005; Ottersen et al., 2006; MacKenzie et al., 2007; Kraus et al., 2009).

Гидрологическая ситуация в Балтийском море и условия воспроизводства морских видов рыб зависят от объема и частоты поступающих североморских вод. Под влиянием втока в глубоководных впадинах на юго-востоке Балтийского моря складываются благоприятные условия для нереста трески, которые принято характеризовать как репродуктивный объем, т.е. водные массы с соленостью более 11‰ и кислородом более 2 мл/л (Plikshs et al., 1993). Такие параметры среды необходимы для активации сперматозоидов, выживания и оплодотворения икры балтийской трески (Грау-ман, 1968; Köster et al., 2005).

В прошлом объем репродуктивного слоя существенно возрастал в весенний период в результате поступления большого объема североморских вод (Plikshs et al., 1993; MacKenzie et al., 1996). Сокращение водообмена с Северным морем с конца 80-х годов привело к периоду стагнации. Изогалина 11‰ понизилась до глубин с дефицитом кислорода, что стало причиной значительной гибели ик-

ры (Plikshs et al., 1993; Карасева, 2006). С изменившимися температурными условиями связывают смещение массового нереста восточно-балтийской трески с весны на середину лета, а также резкое сокращение ежегодного пополнения (Wieland, Norbowa, 1996).

Несмотря на пессимистические прогнозы, касающиеся возможности восстановления численности сильно эксплуатируемого запаса балтийской трески (Jonzén, 2002; Kraus et al., 2009), в последнее время в восточно-балтийской популяции трески наметились существенные сдвиги. Появление в первом десятилетии 21 века нескольких поколений высокой численности (Report of ... ICES C.M. 2010/ACOM:10) можно рассматривать как свидетельства восстановления воспроизводства в изменившихся условиях.

В работе сделана попытка оценить репродуктивный потенциал и выяснить, какие внутривидовые процессы являются ведущими в динамике численности трески восточно-балтийской популяции в данном гидрологическом режиме Балтийского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для работы использованы данные биологических анализов 56,6 тыс. экз. трески, выполненных на научно-исследовательских и промысловых судах в 26 подрайоне ИКЕС (юго-восточная часть Балтийского моря) с 1997 по 2009 год. Основной объем данных получен при проведении учетных траловых съемок молоди донных видов рыб в научных экспедициях на судах ФГУП «АтлантНИРО» в феврале–марте и октябре–ноябре, а также в ре-

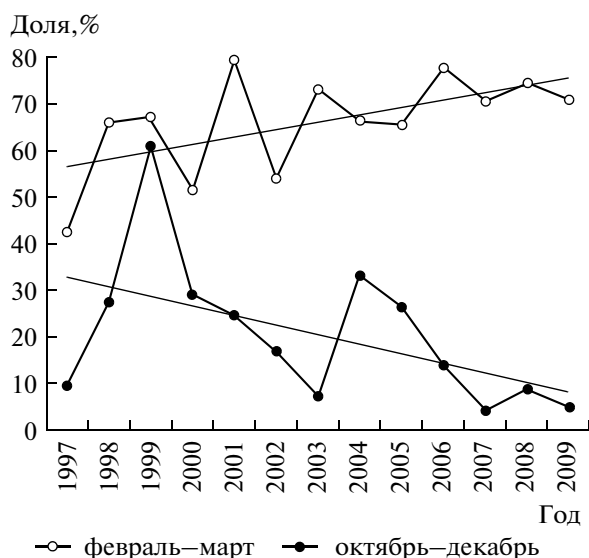


Рис. 1. Доля созревающей трески восточно-балтийской популяции в феврале–марте и октябре–декабре 1997–2009 годов.

зультате работы наблюдателей на промысловых судах в октябре–декабре. В нашем распоряжении также имелись данные биологических анализов, выполненных в мае 2004–2007 годов и июне 2008 года при проведении пелагических акустических съемок.

Для биологического анализа случайным образом отбирали выборку, включающую не менее 100 экз. трески. Если в улове было меньше 100 экз., то проводили анализ всех пойманных рыб. При проведении биологического анализа измеряли зоологическую длину с точностью до 1 см, общую массу и массу без внутренностей с точностью до 1 г. Пол и стадию зрелости определяли визуально по шестибалльной шкале, специально разработанной для балтийской трески (Алексеев, Алексеева, 1996). В интересах данной работы на основании определения стадий зрелости гонад их состояние оценивали следующим образом:

- созревающие (стадии зрелости III и IV),
- нерестящиеся (стадии зрелости IV–V, V, VI–IV–V, VI–V),
- отнерестившиеся (стадия зрелости VI),
- восстановительное состояние (стадия зрелости VI–II).

Такое разделение формально совпадает со стадиями зрелости II, III, IV и V по шкале, принятой в ИКЕС (Report of ... ICES C.M. 2010/SSGESST:07).

За пополнение восточно-балтийской популяции трески принимали рыб в возрасте 2 года.

Численность поколений оценивали через величину индекса численности, который рассчитыва-

ли по результатам проведения учетных траловых съемок в феврале–марте как количество экз. трески, выловленной за 1 час траления.

Основанием к объединению данных по всему подрайону за каждый исследуемый год послужили многочисленные доказательства существования единой популяции трески к востоку от 14°30' в.д. (Бирюков, 1971б; Bagge et al., 1994).

Определение возраста проводили по отолитам в соответствии с традиционной методикой (Чугунова, 1959; Токарева, 1963; Мина, Токарева, 1967).

Статистическая обработка данных заключалась в определении доверительных интервалов для 95%-ного уровня достоверности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Репродуктивный потенциал, или потенциальную скорость воспроизводства популяции (Малкин, 1999), необходимо рассматривать на основе следующих параметров: характер созревания особей, возрастная структура популяции, плодовитость, возраст наступления половой зрелости. От изменчивости возраста наступления половой зрелости зависит возрастная структура половозрелой части популяции и величина вклада каждой возрастной группы в популяционную плодовитость.

По нашим данным, в конце зимы–начале весны восточно-балтийская треска представлена в основном особями с незрелыми и созревающими гонадами.

На протяжении исследуемого периода с 1997 по 2009 год в составе созревающих в феврале–марте рыб прослеживались две основные тенденции: увеличение доли трески, созревающей весной и уменьшение доли трески, созревающей осенью (рис. 1).

Осенние данные получены в основном из промысловых уловов, различающихся по орудиям лова и времени ведения промысла. Поэтому мы не считаем необходимым приводить точное значение доли созревающих рыб в промысловых уловах, она всегда выше, чем в уловах из донных траловых съемок, проводившихся в тот же период. Это во многом связано с тем, что промысловые суда работают на основе скоплений трески. А донные траловые съемки осуществляются по определенной схеме тралений. Тем не менее, эти данные дают нам возможность утверждать, что к концу периода исследования доля созревающих осенью рыб значительно снизилась.

В период наблюдения в феврале–марте нерестящиеся рыбы встречались в крайне незначительном количестве. Исключение составили 1998 и

2009 годы, когда в нерестовой фазе находилось около 1.5% рыб.

Большой интерес представляет вопрос о том, как изменялась структура половозрелого контингента в ходе нерестового сезона. Чтобы выяснить это, состав созревающих рыб оценивали по их средней длине. В 2003, 2005, 2006–2008 годы средние значения длины созревающих самок из осенних промысловых уловов получили статистическое подтверждение на основе данных из проводимых в то же время донных траловых съемок.

Как показало сравнение, в феврале–марте 2007 года средняя длина созревающих самок была такой же, как и осенью предыдущего 2006 года. Весной 2008 года средняя длина созревающей трески оказалась ниже, чем осенью 2007 года. Еще более значительное снижение средней длины созревающих самок произошло весной 2009 года, по сравнению с осенью 2008 года. Это может свидетельствовать о пополнении числа созревающих весной рыб впервые созревающими особями, потому что весной 2008 года среди созревающих рыб, наряду с 3- и 4-годовиками, относительное количество двухгодовиков возросло до 11.0%. В конце зимы–начале весны 2009 года доля созревающих самок в возрасте 2 года была немного выше, чем в феврале–марте 2008 года (11.8%).

Обобщенные данные за период до начала 70-х годов свидетельствуют, что в прошлом в марте на Гданьском нерестилище происходило накопление рыб старших возрастов, а в мае–июне преобладала впервые созревающая и неполовозрелая треска.

Проведенное нами статистическое сравнение средней длины самок трески в феврале–марте и мае в каждом году периода с 2004 по 2007 год показало, что средняя длина созревающих самок в феврале–марте и мае достоверно не различалась (рис. 2). Можно заключить, что в эти годы весной контингент созревающих особей оставался сходным. В июне 2008 году созревающая треска была достоверно меньше, чем в феврале–марте за счет созревания более молодых самок.

Созревающие самцы весной в среднем были мельче, чем предшествующей осенью. Самцы созревают в более раннем возрасте, по сравнению с самками (Бирюков, 1971а). Вероятно, впервые созревающие самцы регулярно пополняют число созревающих весной особей.

Наши данные за май 2004–2007 и июнь 2008 годов позволяют уточнить сроки начала нереста в эти годы. В 2004–2007 годах доля нерестящихся самок изменялась от 10 до 30%, основную массу составляли созревающие самки (60–80%). В июне 2008 года доля нерестящихся рыб составляла почти

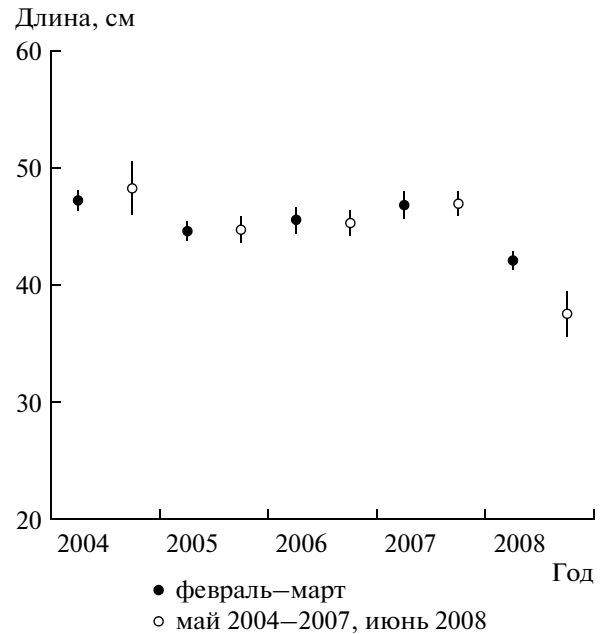


Рис. 2. Средняя длина созревающей трески восточно-балтийской популяции в феврале–марте и мае 2004–2007 годов, а также в феврале–марте и июне 2008 года; вертикальные линии — 95%-ный доверительный интервал.

70%, а доля созревающих в это время самок сократилась до 10% рыб. На основании такого большого значения относительного количества нерестящихся самок можно утверждать, что в 2008 году массовый нерест проходил в июне, т.е. в более ранние сроки, по сравнению с другими годами первой половины периода исследования.

Анализ возрастной структуры показал, что ежегодно в феврале–марте с 1997 по 2004 год среди созревающих самок преобладали рыбы возрастной группы 5 лет. В целом за период наблюдений с 1997 по 2009 год доля 5-летней трески, созревающей в начале весны, скачкообразно снижалась (рис. 3).

При изучении данных за февраль–март в 1997–2009 годах нами была обнаружена достоверная обратная связь между относительным количеством созревающих самок в возрасте 2 года и 5 лет, а также в возрасте 3 года и 5 лет. Коэффициенты корреляции составили в первом случае -0.78 и во втором -0.90 . Таким образом, в те годы, когда доля созревающих самок в возрасте 5 лет снижалась, доля самок в возрасте 2 и 3 года увеличивалась. В последние годы особенно заметно выросла доля созревающих самок в возрасте 2 года. Одновременно с этим доля рыб в возрасте 5 лет снижалась и в 2009 году почти сравнялась с долей самок в возрасте 2 года.

Доля созревающих самок старше 5 лет во все годы была значительно ниже. Как показывает тен-

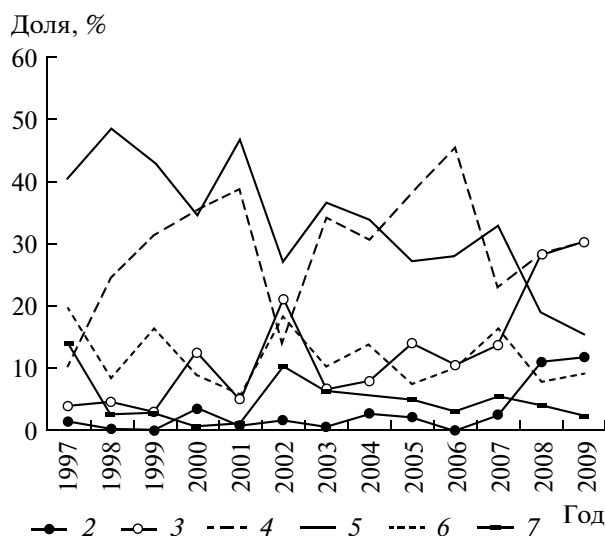


Рис. 3. Доля созревающих самок трески восточно-балтийской популяции в возрасте от 2 до 7 лет в феврале–марте 1997–2009 годов.

денция, к настоящему времени в составе созревающих весной рыб относительное количество самок в возрасте 6 и 7 лет также постепенно снижается. В феврале–марте 2008 и 2009 годах до-

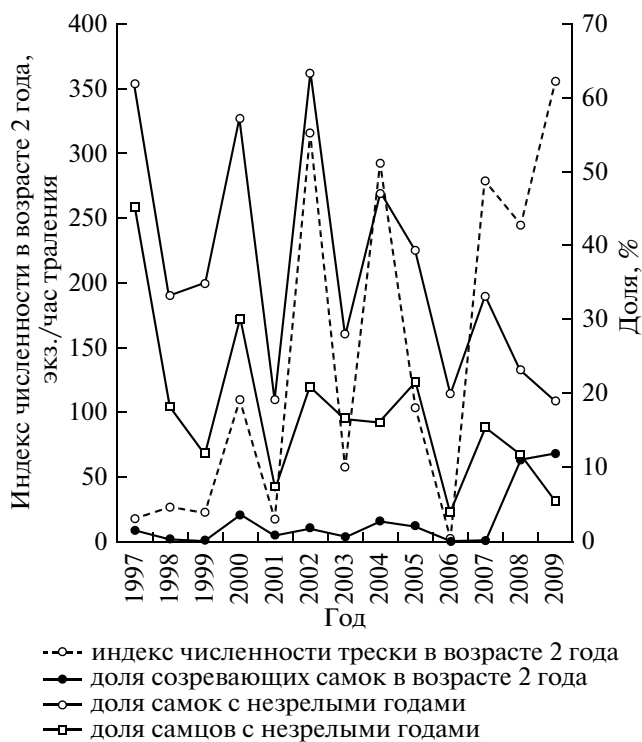


Рис. 4. Доля особей трески с незрелыми гонадами, доля созревающих самок и индекс численности трески в возрасте 2 года в 1997–2009 годах.

ля созревающих самок в возрасте 2 года превысила долю 6–7-летних самок того же состояния, а созревающих самок в возрасте 3 года оказалось больше, чем 5-летних.

Исходя из того представления, что гонады самок, отмеченных в феврале–марте как созревающие, в октябре–декабре находятся в восстановительном состоянии (положительная корреляционная зависимость), было проведено сравнение их долей весной и осенью отдельно по возрастам в 2003, 2005, 2006, 2007, 2008 годах. В выбранные годы объем осенних данных позволил провести такое сравнение. Как оказалось, в эти годы осенью, по сравнению с весной, среди самок, в гонадах которых проходили посленерестовые восстановительные процессы, было больше самок в возрасте 3 года (кроме 2008 года), а также 6 и 7 лет (кроме 2005 года).

Учет рыб в возрасте 2 года представляет интерес, поскольку по численности трески данной возрастной группы судят о величине пополнения, которое в следующем году должно вступить в промысел (Report of ... ICES C.M. 2010/ACOM:10). У самок балтийской трески возраст 2 года было принято считать нижней границей возраста наступления половой зрелости (Бирюков, 1971а).

Если отдельно рассматривать данные по созреванию трески в возрасте 2 года за каждый год, то оказывается, что наибольшее количество особей в возрасте 2 года имеет незрелые гонады. Нарастание доли созревающих самок трески этого возраста происходило в те годы, когда общее количество рыб соответствующего поколения в популяции возрастало (рис. 4).

По нашим наблюдениям, причины, по которым в отдельные годы самки в возрасте 2 года созревали или оставались с незрелыми гонадами, были различны.

В увеличении доли рыб с незрелыми гонадами в 1997 году, вероятнее всего, сыграла роль адвекция холодных североморских вод в 1996 году (Зезера, 2002). Поступление большого объема североморских вод – редкое в настоящее время явление, и в дальнейшем большого влияния на ход гидрологических параметров не имело. В 2000, 2002, 2004 и 2007 годах снова отмечено увеличение доли рыб с незрелыми гонадами. Как видно, это связано с появлением больших по численности поколений двухгодовиков в указанные годы. В 2004 году эта связь с численностью поколения была наиболее выражена у самок. В 2008 и 2009 годах, наоборот, доля рыб с незрелыми гонадами снизилась, хотя индексы численности трески в возрасте 2 года оказались наиболее высокими. В эти годы в феврале–марте доля самок, созревающих в 2 года, возросла и была самой большой в исследуемый период.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость сроков массового нереста балтийской трески прослеживалась исследователями с начала прошлого века (Bagge et al., 1994; Карасева, 2006). Было замечено, что между сроками, когда в нересте участвует наибольшее количество рыб, и величиной пополнения существует зависимость. Ранний весенний нерест сопровождается появлением многочисленного пополнения, а при запаздывании нереста пополнение бывает незначительным (Wieland, Horbowa, 1996; Wieland et al., 2000). Такая закономерность в первую очередь связана с величиной репродуктивного объема. Весной он значительно больше, чем летом (MacKenzie et al., 1996). В изучаемый нами отрезок времени ежегодный нерест происходил летом, с пиком в конце июля—начале августа (наши неопубликованные данные за 2005 год; Карасева, 2006; Tomkiewicz et al., 2009). В литературе имеется утверждение о том, что в середине 90-х годов такая ситуация сохранялась за счет поздних сроков рождения пополнения, которое, в свою очередь, созревало летом (Wieland et al., 2000).

Как известно, нерест самок невозможен без длительного периода трофоплазматического роста ооцитов, который у трески, как у всех самок борельных видов рыб, длится несколько месяцев. Очевидно, что если треска нерестилась летом, то она не будет готова к следующему икрометанию весной. Степень посленерестового истощения трески, особенно крупной, велика (Кривобок, Токарева, 1972). С возрастом увеличивается плодовитость, а, значит, и затраты на генеративный обмен (Kjesbu, 1994; Дмитриева, 2004).

В попытке объяснить причину, по которой поддерживаются поздние летние сроки массового икрометания, исследователи анализировали состав кормовых объектов преднерестовой трески, делая вывод, что недостаточное поступление ненасыщенных жирных кислот с кормовыми объектами является причиной удлинения периода созревания гонад (Tomkiewicz et al., 2009).

Наши данные о доле созревающих рыб весной и осенью свидетельствуют в пользу того, что к настоящему времени в популяции трески наметились признаки постепенного смещения нереста на более ранние весенние сроки. Наличие в июне 2008 года почти 70% самок в нерестовой фазе полового цикла позволяет говорить о том, что в этот год массовый нерест трески восточно-балтийской популяции проходил раньше, чем в предшествующий период.

В ходе работы мы обнаружили противоречие наших данных с общепринятым положением о более раннем подходе на нерест рыб старшего возраста, а также более крупных из молодых особей

(Бирюков, 1970). Этот вывод был основан на результатах исследований, проводившихся в 50-х—70-х годах прошлого столетия. Более поздняя информация, подтверждающая это положение, относится к периоду с 1995 по 2004 год (Tomkiewicz, Kraus, 2005).

Выяснилось, что весной 2008 года длина созревающих самок была меньше, чем осенью 2006 и 2007 годов, а также весной 2009 года меньше, чем осенью 2008 года. По данным за предшествующие годы (2004—2007) в феврале—марте и мае контингент созревающих рыб составляли одни и те же рыбы, их средний размер был аналогичным. Эти факты могут служить подтверждением тому, что к настоящему времени в весеннем ходе созревания популяции все большее значение стали иметь рыбы младших возрастных групп.

Таким образом, возникает необходимость пересмотреть изменчивость характера распределения рыб разного возраста в ходе созревания и нереста как формы адаптивного ответа в условиях температурного стресса.

Возрастной состав популяции принято считать важным компонентом при составлении модели запас—пополнение, поскольку возрастная структура влияет на пополнение через пространственные и временные вариации времени начала и продолжительности нереста, плодовитость и “материнский эффект” (Marteinsdottir, Thorarinnsson, 1998).

Самки трески восточно-балтийской популяции в возрасте 2—4 года обладают невысокой плодовитостью (Дмитриева, 2004). Суммарный вклад икры в популяционную плодовитость трески этих возрастов обеспечивается за счет их высокой численности. С 1997 по 2009 год отмечено постепенное снижение в числе созревающих в феврале—марте рыб доли самок в возрасте 5 лет. Балтийская треска этого возраста на 100% является половозрелой (наши неопубликованные данные). Вклад самок в популяционную плодовитость осуществляется за счет высокой численности и достаточно высокой относительной плодовитости. Плодовитость трески в возрасте 6 и 7 лет в среднем составляет 2—3 млн. шт., т.е. в 14 раз больше, чем средняя величина плодовитости самок в возрасте 2 года (Дмитриева, 2004). Суммарная доля самок более старших возрастов в числе созревающих весной рыб крайне незначительна. Наши данные дают основание считать, что в настоящее время восточно-балтийская треска 5—7 лет составляет фонд, обеспечивающий ежегодный нерест популяции и поддержание ее на уровне, достаточном для обеспечения дальнейшего воспроизводства. К подобному выводу пришли зарубежные исследователи (Vallin, Nissling, 2000). Они обнаружили положительную зависимость между

количеством икры, продуцируемой самками балтийской трески 5 лет и старше, и пополнением.

Возможно, доля самок старше 5 лет продолжает иметь существенное значение в общем нерестовом запасе. Осенью среди самок с гонадами, в которых проходят посленерестовые восстановительные процессы, увеличивается доля рыб в возрасте 6 лет, и, хотя менее значительно, 7-летних рыб. Это может свидетельствовать о том, что основная масса 6- и 7-летней трески подошла в районы нереста позже более молодых рыб и не была зарегистрирована нами в числе созревающих ранней весной особей. Более позднее созревание и нерест крупных рыб зарубежные исследователи отмечали в аркто-норвежской (Kjesbu, 1994) и ньюфаундлендо-лабораторской популяциях трески (Hutchings, Myers, 1993).

В исследуемый нами период вошли годы наиболее низкого уровня, которого достигли биомасса и численность трески восточно-балтийской популяции (Его et al., 2007). Начиная с 2000 года, как показывает индекс численности трески в возрасте 2 года, в популяции стали появляться значительные по величине пополнения. Биомасса нерестового запаса стала возрастать (Report of ... ICES C.M. 2010/АСОМ:10).

Балтийская треска обладает широким диапазоном возможностей, исторически позволивших ей приспособиться к воспроизводству в условиях сильного опреснения. Растянутый нерест популяции за счет одновременного созревания и икрометания рыб разного возраста дает возможность наиболее полно использовать нерестовые акватории с изменчивыми гидрологическими параметрами. В стрессовых условиях воспроизводство трески сократилось за счет угасания весеннего икрометания. С начала периода стагнации прошло не менее 20 лет, прежде чем наметились первые признаки устойчивого воспроизводства в новых условиях.

Наши данные приводят к заключению, что постепенное увеличение доли трески, созревающей весной, ведет к удлинению сроков икрометания за счет весеннего нереста и служит основой увеличения численности популяции. Данные о раннем нересте части особей в 2009 году, подтвердившиеся материалами за 2010 год (наши неопубликованные данные), являются свидетельством наметившегося сдвига.

Если в прошлые годы в течение весны происходило перераспределение группировок крупных и мелких особей половозрелых рыб, то в 2004–2007 годах мы не обнаружили различий в средних размерах созревающей трески в феврале–марте и мае. Увеличение масштабов весеннего созревания к концу первого десятилетия нового века

стало происходить за счет рыб младших возрастных групп 3–4 года. Начиная с 2008 года, в числе созревающих весной рыб существенно выросла доля самок в возрасте 2 года.

Обнаруженная тенденция нарастания в составе многочисленного поколения доли созревающих самок раннего возраста может быть объяснена тем, что выживание большого количества рыб до потенциального возраста наступления половой зрелости, которое у самок восточно-балтийской трески составляет 2 года, вносит в популяцию большее сочетание генов, отвечающих за скорость наступления половой зрелости. При этом повышается количество реализуемых возможностей ранней зрелости.

В эксплуатируемых популяциях рыб снижение возраста достижения половой зрелости стало обычным явлением. Вероятность выживания потомства от малоплодовитых особей трески младших возрастов обеспечивается за счет высокой численности родительского стада. Нерест впервые нерестящихся самок балтийской трески мало результативен из-за низкой выживаемости икры (Cardinale, Arrhenius, 2000b). Но уже при втором икрометании эти особи могут дать более жизнеспособное потомство (Cardinale, Arrhenius, 2000b). Согласно результатам исследования выживаемости икры от балтийской трески разного возраста, разница в выживаемости между потомством молодых и старых особей будет минимальной, если в районах нереста концентрация кислорода, соленость и температура находятся на необходимом уровне (Cardinale, Arrhenius, 2000a). Моделирование показало, что популяции, в которых рыбы созревают в 2 года, как правило, уже через несколько лет переходят на этап неуклонного увеличения приростов численности (Малкин, 1999).

Снижение возраста достижения половой зрелости повышает способность популяции к быстрому увеличению численности, но делает ее более уязвимой к негативному внешнему воздействию. Популяция трески, размножающейся в юго-восточной части Балтийского моря, будет находиться в более выигрышном положении, по сравнению с настоящими короткоцикловыми популяциями рыб, пока ней присутствуют особи 5 лет и старше, которые выполняют функцию нерестового фонда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И.* Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Методическое пособие. Калининград: АтлантНИРО, 1996. 73 с.
- Бирюков Н.П.* Балтийская треска. Калининград: АтлантНИРО, 1970. 168 с.

- Бирюков Н.П. Некоторые вопросы биологии промысловых рыб Балтийского моря в связи с их продуктивностью // Тр. АтлантНИРО. 1971а. Вып. 35. С. 3–57.
- Бирюков Н.П. Нерестовые сообщества трески Балтийского моря и степень их смешения // Тр. АтлантНИРО. 1971б. Вып. 35. С. 59–68.
- Грауман Г.Б. Экология нереста балтийской трески (*Gadus morhua callarias* L.) и факторы, определяющие его эффективность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИ, 1968. 20 с.
- Дмитриева М.А. Плодовитость трески юго-восточной части Балтийского моря // Тр. АтлантНИРО. 2004. Т. 2. С. 35–45.
- Зезера А.С. Многолетние изменения гидрологических характеристик глубинных вод юго-восточной Балтики (1980–2000 годы) // Тр. АтлантНИРО. 2002. Т. 2. С. 7–12.
- Карасева Е.М. Многолетняя изменчивость сроков массового нереста трески *Gadus morhua callarias* (Gadidae) в юго-восточной части Балтийского моря // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 3. С. 345–355.
- Кривобок М.Н., Токарева Г.И. Динамика веса тела и отдельных органов Балтийской трески при созревании половых продуктов // Тр. ВНИРО. Т. 85. 1972. С. 46–55.
- Малкин Е.М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб. М.: ВНИРО, 1999. 146 с.
- Мина М.В., Токарева Г.И. О структуре отолиров трески (*Gadus morhua callarias* L.) юго-восточной части Балтийского моря // Вопросы ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 2(43). С. 326–337.
- Токарева Г.И. Методика определения возраста и особенности роста трески Балтийского моря // Сб. науч. тр. АтлантНИРО. 1963. Вып. 10. С. 179–191.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Академия наук СССР, 1959. 164 с.
- Alheit J., Möllmann C., Dutz J., Kornilovs G. et al. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s // ICES J. Mar. Sci. 2005. V. 62. P. 1205–1215.
- Bagge O., Thurow F., Steffensen E. et al. The Baltic cod // Dana. 1994. V. 10. P. 1–28.
- Cardinale M., Arrhenius F. The influence of stock structure and environmental conditions on the recruitment process of Baltic cod estimated using a generalized additive model // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000a. V. 57. P. 2402–2409.
- Cardinale M., Arrhenius F. The relationship between stock and recruitment: are the assumptions valid? // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2000b. V. 196. P. 305–309.
- Cardinale M., Svedäng H. Modelling recruitment and abundance of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the eastern Skagerrak-Kattegat (North Sea): evidence of severe depletion due to a prolonged period of high fishing pressure // Fish. Res. 2004. V. 69. P. 263–282.
- Eero M., Köster F.W., Plikshs M. et al. Eastern Baltic cod (*Gadus morhua callarias*) stock dynamics: extending the analytical assessment back to the mid-1940s // ICES J. Mar. Sci. 2007. V. 64. P. 1257–1271.
- Hutchings J.A., Myers R. Effect of age on the seasonality of maturation and spawning of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the Northwest Atlantic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 2468–2474.
- Jonzén N., Cardinale M., Gårdmark A. et al. Risk of collapse in the eastern Baltic cod fishery // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. vol. 240. P. 225–233.
- Kjesbu O.S. Time of start of spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) females in relation to vitellogenic oocyte diameter, temperature, fish length and condition // Journal of Fish Biology. 1994. V. 45. P. 719–735.
- Köster F.W., Möllmann C., Hinrichsen H.-H. et al. Baltic cod recruitment – the impact of climate variability on key processes // ICES J. Mar. Sci. 2005. V. 62. P. 1408–1425.
- Kraus G., Pelletier D., Dubreuil J. et al. A model-based evaluation of Marine Protected Areas: the example of eastern Baltic cod (*Gadus morhua callarias* L.) // ICES J. Mar. Sci. 2009. V. 66. P. 109–121.
- MacKenzie B., Gislason H., Möllman C. et al. Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries // Global Change Biol. 2007. V. 13. P. 1348–1367.
- MacKenzie B., St. John M., Plikshs M., et al. Oceanographic process influencing seasonal and interannual variability in cod spawning habitat in the eastern Baltic Sea // ICES C.M. 1996/C+J:4.
- Marteinsdottir G., Thorarinnsson K. Improving the stock-recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V. 55. P. 1372–1377.
- Ottersen G., Hjermann D.Ø., Stenseth N. Chr. Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (*Gadus morhua*) stock // Fisheries Oceanography. 2006. V. 15. P. 230–243.
- Plikshs M., Kalejs M., Grauman G. The influence of environmental conditions and spawning stock size on the year-class strength of the Eastern Baltic cod // ICES C.M. 1993/J:22.
- Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS), 15–22 April 2010. Copenhagen. ICES C.M. 2010/ACOM:10. 630 p.
- Report of the Baltic International Fish Survey Working Group (WGBIFS), 22–26 March 2010. Klaipeda. ICES C.M. 2010/SSGESST:07. 83 p.
- Tomkiewicz J., Kraus G. Timing of Baltic cod spawning and spawner demography. ICES C.M. 2005/Q:23.
- Tomkiewicz J., Støttrup J.G., Jacobsen Ch. et al. Influence of lipids and fatty acid composition in eastern Baltic cod (*Gadus morhua*) and its prey with emphasis on the timing of maturation and spawning: ICES Annual Science Conference 21–25 September 2009. Berlin. 272 p.
- Vallin L., Nissling A. Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*: Implications for stock structure effects on recruitment // Fish. Res. 2000. V. 49(1). P. 21–37.
- Wieland K., Horbowa K. Recent changes in peak spawning time and location of spawning of cod in the Bornholm Basin, Baltic Sea // ICES C.M. 1996/J:15.

Wieland K., Jarre-Teichmann A., K. Horbowa. Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes

and implications for recruitment // ICES J. Mar. Sci. 2000. V. 57. P. 452–464.

Reproductive Potential of the Eastern Baltic Cod *Gadus morhua callarias* L. Population

M. A. Dmitrieva and I. V. Karpushevsky

Atlantic Institute of Fisheries and Oceanography (AtlantNIRO), ul. Dm. Donskogo 5, Kaliningrad, 236022 Russia

Abstract—Trends in interannual variation in maturation and spawning terms of various age cohorts in the Eastern Baltic cod population in 1997–2009 were studied. Specific features in the age structure of the mature population part that were established by the end of the first decade of the 21st century were clarified. The role of cod age cohorts in the current population reproduction was considered taking into account the data on cod recruitment and fecundity.

Keywords: cod, maturation, age, recruitment