



Водные биологические ресурсы

Влияние факторов среды на величины запасов рыб в Балтийском море

В.М. Амосова, А.С. Зезера, Т.А. Голубкова

Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АтлантНИРО»), ул. Дм. Донского 5, Калининград, 236022

E-mail: amosova@atlantniro.ru

Цель работы: оценить влияние абиотических условий на водные биологические ресурсы (шпрот, сельдь, треска) Балтийского моря. Необходимость данного исследования обусловлена выраженной изменчивостью климата в современный период. Отмечается возросшая роль воздействия условий среды на промысловые виды рыб и, часто, неблагоприятных для их нереста, выживаемости потомства, нагула и т. д.

Используемые методы: проводили интегрированный экосистемный анализ методом главных компонент в программной среде R. Для обнаружения статистически значимых уровней изменений во временных рядах главных компонент применялась программа STARS, представленная надстройкой Excel. Для анализа абиотических условий были использованы многолетние ряды по температуре воздуха, данные регулярных океанологических наблюдений на мониторинговой станции. Поскольку запасы промысловых видов рыб в Балтийском море относятся к трансграничным, величины их нерестовых биомасс, биологические параметры популяций анализировались по данным Рабочих групп ИКЕС.

Новизна: подобный анализ для 30-летнего периода, адаптированный к российской акватории 26 ПР ИКЕС, проводится впервые.

Результат: интегрированный анализ абиотической и биотической компонент моря за последние три десятилетия показал «мезомасштабные» сдвиги в 2002 и 2013 гг. Прямое и опосредованное влияние климата на запасы рыб Балтийского моря явилось важным неблагоприятным фактором, определяющим современное состояние, размерно-весовые параметры, репродуктивную способность и динамику водных биологических ресурсов Балтийского моря. Наиболее выраженное негативное влияние факторов среды отмечено для запаса трески.

Практическая значимость: результаты проведенного анализа необходимы при прогнозировании величин вылова водных биологических ресурсов в Балтийском море на краткосрочную и долгосрочную перспективы, для принятия управленческих решений по регулированию промысла с точки зрения понимания рисков в современных условиях изменения климата.

Ключевые слова: Балтийское море, факторы среды, шпрот (килька), балтийская сельдь (салака), треска, запас, промысел.

Influence of environmental factors on fish stocks in the Baltic Sea

Victoria M. Amosova, Alexander S. Zezera, Tatyana A. Golubkova

Atlantic Branch of «VNIRO» («AtlantNIRO»), 5, Dm. Donskoy street, Kaliningrad, Russia, 236022

The aim of this article: assess the impact of abiotic conditions on aquatic biological resources (sprat, herring, cod) of the Baltic Sea. The need for this study is due to the pronounced climate variability in the modern period. There is an increased role of the impact of environmental conditions on commercial fish species and, often, unfavorable for their spawning, survival of offspring, feeding, etc.

Methods used: carried out an integrated ecosystem analysis using the method of principal components in the R software environment. To detect statistically significant levels of changes in the time series of principal components, the STARS program, represented by an Excel add-in, was used. For the analysis of abiotic conditions, long-term series of air temperature, data from regular oceanological observations at a monitoring station were used. Since the stocks of commercial fish species in the Baltic Sea are transboundary, the values of their spawning biomass and biological parameters of populations were analyzed according to the data of the ICES Working Groups.

Novelty: this is the first time that such an analysis for a 30-year period adapted to the Russian water area in SD ICES 26 has been carried out.

Result: an integrated analysis of the abiotic and biotic components of the sea over the past three decades showed «mesoscale» shifts in 2002 and 2013. The direct and indirect impact of climate on the fish stocks of the Baltic Sea was an important unfavorable factor determining the current state, size and weight parameters, reproductive capacity and stocks dynamics. The most pronounced negative impact of environmental factors was noted for the stock of cod.

Practical significance: the results of the analysis carried out are necessary when predicting the catch of aquatic biological resources in the Baltic Sea for the short and long term, for making management decisions on the regulation of fishing in terms of understanding the risks in the current conditions of climate change.

Keywords: Baltic Sea, environmental factors, sprat, herring, cod, stock, fishery.

ВВЕДЕНИЕ

Водные биологические ресурсы (ВБР) Балтийского моря имеют важное значение в экономике прибалтийских стран, что обусловлено близостью промышленных районов от незамерзающих портов, береговых предприятий переработки и сбыта продукции, климатическими и гидрологическими условиями, определяющими круглогодичный лов рыбы. Отечественный рыболовный промысел в Балтийском море нацелен на такие промысловые виды ВБР, как шпрот (килька) (*Sprattus sprattus balticus* Schneider, 1908), балтийская сельдь (салака) (*Clupea harengus membras* L., 1761), треска (*Gadus morhua callarias* L., 1758). Популяции данных видов рыб в Балтийском море относятся к трансграничным, имеют обособленные ареалы распределения, поэтому разделены на единицы запасов международного регулирования. Российский промысел, в первую очередь, интересуется шпрот 22–32 подрайонов ИКЕС, балтийская сельдь Центрального запаса (запас сельди 25–29 и 32 подрайонов ИКЕС (исключая Рижский залив)), треска 25–32 подрайонов ИКЕС Балтики (восточно-балтийская треска или треска восточного запаса) [Report of the..., 2021 a].

Экосистема Балтийского моря в конце 1980-х, в начале 1990-х гг. «перешла» в новое качественное состояние. В ихтиоценозе произошёл переход от системы, в которой доминировала треска, к системе с доминированием шпрота (top down контроль сменился up-down контролем). Основными причинами режимного сдвига наряду с антропогенным влиянием (промысел, эвтрофикация и др.) были изменения основных режимобразующих факторов, определяющих температурный, солевой, кислородный режимы в различных слоях моря и соответственно условия нереста, нагула, питания основных промысловых рыб. Влияние абиотических факторов отразилось на видовом составе, численности и функционировании зоопланктонного и рыбного сообществ [MacKenzie et al., 2000; MacKenzie, Koster, 2004; Зезера, 2009; Зезера, Иванович, 2011; Зезера и др., 2012, 2014; Карпушевский и др., 2013; Amosova et al., 2016; Amosova и др., 2017]. Увеличилась пространственная неоднородность распределения промысловых видов рыб в рамках единиц запаса, усилилась межвидовая и внутривидовая конкуренция мелкосельдевых из-за снижения пресса хищничества трески и сокращения её запаса [Amosova et al., 2016; Report of the Inter-Benchmark, ... 2020; Report of the ICES..., 2021]. Изменилась не только структура рыбного сообщества в целом, но и биологические и физиологические параметры самих популяций. С начала 1990-х гг. характерным стало доминирование более мелких видов

рыб, а внутри отдельных видов – особей более мелкого размера, и, соответственно, массы [Daufresne et al., 2009].

Прямое и опосредованное влияние климата на ВБР Балтийского моря является важным фактором, определяющим современное состояние, размерно-весовые параметры, репродуктивную способность, динамику, величины запасов и объёмы добычи ВБР Балтийского моря. Для принятия управленческих решений по регулированию промысла с точки зрения понимания рисков в современных условиях изменения климата, в данной работе проведена оценка влияния абиотических условий на основные промысловые виды рыб (шпрот, сельдь, треска) Балтийского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Карта подрайонов ИКЕС и расположение мониторинговой океанографической станции Р-1 в Балтийском море представлены на рис. 1.

Рассматривали временной период после основного «режимного сдвига» в конце 1980-х, в начале 1990-х гг., а именно, 1991–2020 гг. Под негативным влиянием факторов среды на величины запасов рыб, составляющих основу сырьевой базы отечественного рыболовства, подразумевали такое влияние абиотических факторов на биотическую компоненту экосистемы моря, которое влечёт за собой снижение величин запасов ВБР, изменение их биологических и физиологических параметров. В работе приведён достаточно полный литературный обзор отечественных и зарубежных научных публикаций. Величина нерестовой биомассы рыб в рамках единиц запасов, их общий вылов всеми прибалтийскими странами, биологические и физиологические параметры популяций анализировались по данным Рабочих групп ИКЕС по оценке запасов рыб и рыболовства в Балтийском море 2021 г. (ICES WGBFAS 2021) и по Балтийским Международным съёмкам рыб (ICES WGBIFS 2021) [Report of the..., 2021 a, b], в которых регулярно (на постоянной основе) работают специалисты АтлантНИРО. Инструменты оценок запасов рыб Балтики представляют собой общепризнанные модели расчётов и используются для описания, текущего состояния популяций, ретроспективного анализа и прогнозирования. В качестве биотических переменных при анализе были использованы многолетние ряды по динамике нерестовой биомассы, численности пополнения, естественной смертности, средней массы, длины и т. д. для шпрота, балтийской сельди и трески. Российский вылов основных водных биологических ресурсов, добываемых в 26 и 32 подрайонах ИКЕС,

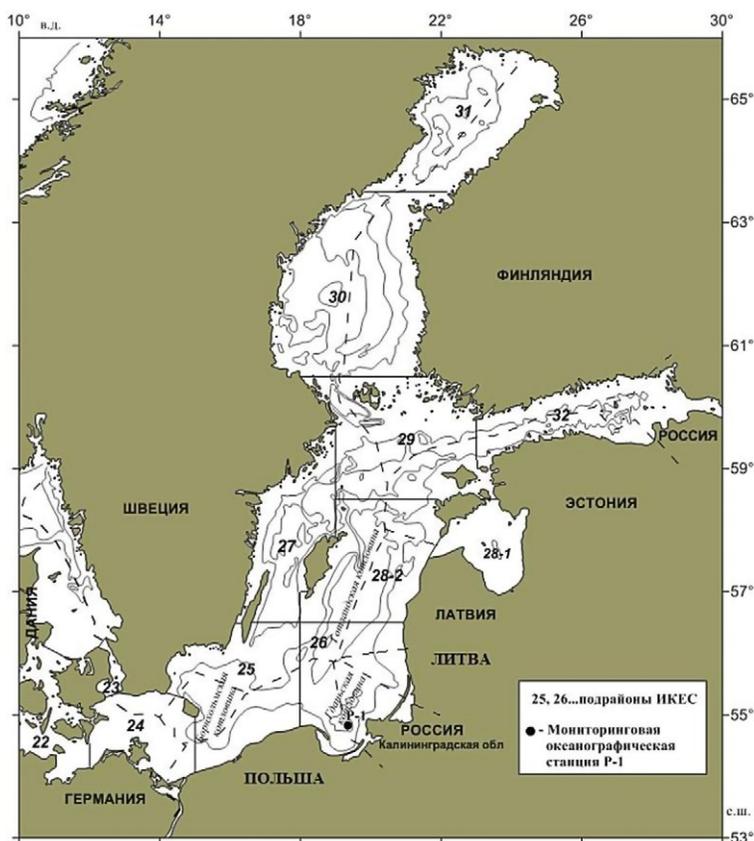


Рис. 1. Подрайоны ИКЕС Балтийского моря и расположение мониторинговой океанографической станции P-1
Fig. 1. The Baltic Sea ICES subdivisions and location of an oceanographic monitoring station P-1

анализировался по ежегодным отчётам Западно-Балтийского и Северо-Западного территориальных управлений Росрыболовства об освоении выделенных российских квот вылова рыбы в 26-м и 32-м подрайонах ИКЕС Балтийского моря, а также по данным судовых суточных донесений из «Информационно-справочной системы АтлантНИРО» [Коломейко, Васильев, 2019].

Для анализа абиотических условий в юго-восточной части Балтийского моря были использованы данные регулярных океанологических наблюдений на мониторинговой станции P1 в Гданьской котловине, многолетние ряды измерений на которой корректно характеризуют основные тренды изменения характеристик водных масс [база данных Атлантического филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АтлантНИРО»),¹ океанографическая база данных ИКЕС²]. За период 1991–2020 гг. были рассчитаны средние месячные значе-

ния температуры, солёности и содержания кислорода в различных слоях моря. Для анализа были приняты средние значения по августу, который наиболее показателен для оценки среднегодовой ситуации абиотических условий, является периодом окончания нереста трески и шпрота, важен для выживаемости их потомства, а также нагула рыб. Концентрация сероводорода в глубинном слое Гданьской котловины представлена выборкой из базы ИКЕС всех случаев фиксации данного показателя газового режима в пределах каждого года за исследуемый период. Проанализированы среднегодовые температуры воздуха в г. Калининград,³ среднегодовые температуры моря на поверхности,⁴ многолетние данные по аноксии и гипоксии в Балтийском море [Hansson, Viktorsson, 2020].

Для оценки изменчивости абиотической и биотической компонент моря был использован Интегрированный экосистемный анализ (ИЭА, Integrated ecosystem analysis – IEA), проведённый согласно Руководству по проведению Интегрированного Экокси-

¹ Коломейко Ф.В. 2020. Автоматизированная система поддержки принятия решений в научных исследованиях водных биоресурсов и их промысле на основе пространственно-временного мониторинга. Дисс... канд. техн. наук. Калининград: МГУПП. 216 с.

² Океанографическая база данных ИКЕС. Доступно через: <https://www.ices.dk/data/data-portals/Pages/ocean.aspx> 16.03.2022.

³ Гидрометцентр России. Доступно через: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=26702> 16.03.2022.

⁴ База данных BSH. Доступно через: <http://www.bsh.de/DE> 05.12.2021 16.03.2022.

стемного Анализа.⁵ Для статистических вычислений методом главных компонент (principal component analysis – PCA) использовалась программная среда R version 3.6.3 for Windows⁶ и её пакеты для статистических вычислений (factoextra,⁷ gridExtra,⁸ ggplot2,⁹ reshape2,¹⁰ rmarkdown,¹¹ dplyr,¹² foreach,¹³ corrplot,¹⁴ explor¹⁵). Применялся программный скрипт ИКЕС 2010 г., модифицированный с учётом современной версии R и её пакетов. Модификация скрипта предоставлена руководителем группы математического моделирования и прогноза Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») Пятинским М.М. в рамках обучения по Программе развития кадрового потенциала ФГБНУ «ВНИРО» по теме «Применение языка R в рыбохозяйственных исследованиях». Согласно методике проведения ИЭА¹⁶ анализировались первые две главные компоненты (ГК1 и ГК2), объясняющие в сумме не менее 50% дисперсии (разброса) значений; компоненты с дисперсией менее 10% не анализировались. Изучение временной динамики первых двух главных компонент и соответствующих факторных нагрузок на эти компоненты позволяло проследить и оценить основные структурные изменения, которые происходят с течением времени в экосистеме [Подгорный, 2017]. Доступные нам перемен-

ные с непрерывными рядами данных, которые были включены в представленный в работе ИЭА, отражают конкретную цель проведения исследования – оценить влияние абиотических факторов среды на промысловые виды рыб (шпрот, сельдь, треска) Балтийского моря. Среди них 15 абиотических и 18 биотических переменных (см. табл. 1, 2).

Для определения «мезомасштабных» временных «сдвигов» в исследуемый период проведён анализ временных рядов главных компонент абиотической и биотической переменных по алгоритму STARS [Rodionov, 2004], представленный надстройкой Excel¹⁷ и зарекомендовавший себя на международной и отечественной научной арене как основополагающий для подобных исследований. Метод STARS имеет ряд неоспоримых преимуществ по сравнению с другими способами обнаружения «режимного сдвига». Этот метод не требует никаких априорных гипотез о предполагаемых сроках наступления смены режима; может обнаруживать как резкие, так и постепенные изменения режима; способен достаточно рано обнаруживать «сдвиг» режима [Подгорный, 2017].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Вылов и состояние запасов основных промысловых видов рыб в Балтийском море

Ежегодный российский вылов основных промысловых видов рыб в исключительной экономической зоне России 26 и 32 подрайонов ИКЕС в Балтийском море за период 1992–2020 гг. варьировал от 33 до 74 тыс. т и в среднем составил около 46 тыс. т. При условии полного освоения российской квоты по основным промысловым видам рыб годовой вылов отечественных рыбодобывающих организаций в настоящее время может достигать около 80 тыс. т. Суммарный российский вылов шпрота, балтийской сельди, трески представлен на рис. 2.

Традиционно шпрот и сельдь составляли и составляют основу сырьевой базы отечественного рыболовства в Балтийском море. На долю пелагических видов ВБР в среднем за 1992–2021 гг. приходилось 92% вылова. Общий отечественный вылов в 2020–2021 гг. в Балтийском море основных промысловых видов рыб достиг исторического максимума и составил соответственно около 74 и 70 тыс. т.

В суммарном объёме вылова (всеми прибалтийскими странами) с середины 1990-х гг. доминирует шпрот (около 60% от общего объёма добычи). Около 30% приходится на сельдь центрального запаса,

⁵ Report of the ICES/HELCOM Working Group on Integrated Assessments of the Baltic Sea (WGIAB), 4–8 April 2011, Mallorca, Spain. ICES CM 2011/SSGRSP:03. 139 pp.

⁶ R-3.6.3 for Windows (32/64 bit). 2020 Доступно через: <https://cran.r-project.org/bin/windows/base/old/3.6.3> 15.03.2022.

⁷ Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. 2020. Доступно через: <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/index.html> 15.03.2022.

⁸ Miscellaneous Functions for “Grid” Graphics. 2017. Доступно через: <https://cran.r-project.org/web/packages/gridExtra/index.html> 15.03.2022.

⁹ Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. 2021. Доступно через: <https://cran.r-project.org/web/packages/ggplot2/index.html> 15.03.2022.

¹⁰ Flexibly Reshape Data: A Reboot of the Reshape Package. 2020. Доступно через: <https://cran.r-project.org/web/packages/reshape2/index.html> 15.03.2022.

¹¹ R Markdown. Analyze. Share. Reproduce. 2020. Доступно через: <https://rmarkdown.rstudio.com/> 15.03.2022

¹² A Grammar of Data Manipulation. 2022. Доступно через: <https://cran.r-project.org/web/packages/dplyr/index.html> 15.03.2022.

¹³ Массив: перебирающие методы. 2019. Доступно через: <https://learn.javascript.ru/array-iteration> 15.03.2022.

¹⁴ An Introduction to corrplot Package. 2021. Доступно через: <https://cran.r-project.org/web/packages/corrplot/vignettes/corrplot-intro.html> 15.03.2022.

¹⁵ Interactive Interfaces for Results Exploration. 2021. Доступно через: <https://cran.r-project.org/web/packages/explor/index.html> 15.03.2022.

¹⁶ Report of the ICES/HELCOM Working Group on Integrated Assessments of the Baltic Sea (WGIAB), 4–8 April 2011, Mallorca, Spain. ICES CM 2011/SSGRSP:03. 139 pp.

¹⁷ Regime Shift Detection. 2006. Доступно через: <https://www.beringclimate.noaa.gov/regimes/> 17.03.2022.

Таблица 1. Абиотические переменные, использованные для ИЭА

Table 1. Abiotic variables used for IEA

| № п/п | Условное обозначение | Значение переменной (единица измерения) |
|-------|----------------------|---|
| 1 | Tair_year_month | Среднегодовая температура воздуха в Калининграде (°C) |
| 2 | SST_Balt_aver_year | Среднегодовая поверхностная температура моря (°C) |
| 3 | T_0_10 | Температура воды в слое 0–10 м (°C) в августе |
| 4 | T_80_100 | Температура воды в слое 80–100 м (°C) в августе |
| 5 | T_100_dno | Температура воды в слое 100 м-дно (°C) в августе |
| 6 | S_0_10 | Солёность воды в слое 0–10 м (‰) в августе |
| 7 | S_80_100 | Солёность воды в слое 80–100 м (‰) в августе |
| 8 | S_0_100 | Солёность воды в слое 0–100 м (‰) в августе |
| 9 | S_100_dno | Солёность воды в слое 100 м-дно (‰) в августе |
| 10 | O2_80 | Содержание кислорода на 80 м (мл/л) в августе |
| 11 | O2_80_100 | Содержание кислорода в слое 80–100 м (мл/л) в августе |
| 12 | O2_100_dno | Содержание кислорода в слое 100 м-дно (мл/л) в августе |
| 13 | level_Hupo | Глубина слоя с концентрацией кислорода менее 2 мл/л (гипоксия) в августе |
| 14 | H2S_average_dno | Среднегодовая концентрация сероводорода у дна (µmol/l) |
| 15 | Vol_H2S | Среднегодовой Объём вод (%) с аноксией (отсутствие кислорода – сероводород) |

Таблица 2. Биотические переменные, использованные для ИЭА

Table 2. Biotic variables used for IEA

| № п/п | Условное обозначение | Значение переменной (единица измерения) |
|-------|----------------------|---|
| 1 | sprat_ssb | Нерестовая биомасса шпрота (тыс. т) |
| 2 | sprat_rec | Численность пополнения шпрота в возрасте 1 (млрд экз.) |
| 3 | sprat_W3_5 | Средняя масса шпрота для возрастных групп 3–5 (г) |
| 4 | sprat_M3_5 | Естественная смертность шпрота для возрастных групп 3–5 |
| 5 | sprat_f3_5 | Промысловая смертность шпрота для возрастных групп 3–5 |
| 6 | her_ssb | Нерестовая биомасса сельди (тыс. т) |
| 7 | her_rec | Численность пополнения сельди в возрасте 1 (млрд экз.) |
| 8 | her_W3_6 | Средняя масса сельди для возрастных групп 3–6 (г) |
| 9 | her_M3_6 | Естественная смертность сельди для возрастных групп 3–6 |
| 10 | her_f3_6 | Промысловая смертность сельди для возрастных групп 3–6 |
| 11 | cod_ssb | Нерестовая биомасса трески (тыс. т) |
| 12 | cod_rec | Численность пополнения трески в возрасте 0 (млн экз.) |
| 13 | cod_f4_6 | Промысловая смертность трески в возрасте 4–6 |
| 14 | CodMat50 | Длина 50% созревания трески (см) |
| 15 | CodM4_6 | Естественная смертность трески в возрасте 4–6 |
| 16 | CodLinf | Теоретическая предельная длина трески (см) |
| 17 | CodLen4_6 | Средняя длина трески в возрасте 4–6 (см) |
| 18 | CodW4_6 | Средняя масса трески в возрасте 4–6 (г) |

менее 10% – на треску. Суммарная величина вылова основных промысловых видов рыб в рамках единиц запасов всеми прибалтийскими странами была минимальной в 1992 г. (391 тыс. т), максимальной – в середине 1990-х гг. (около 790 тыс. т). В 2020 г. общий вылов шпрота, балтийской сельди и трески составил 454 тыс. т при среднемноголетнем значении

за 1974–2020 гг.– 583 тыс. т (см. рис. 3) [Report of the..., 2021 a].

Величина нерестовой биомассы запасов рыб является одним из важнейших показателей продукционной способности популяций и их биологического состояния. Текущие математические оценки запасов балтийских рыб, выполненные при помощи совре-

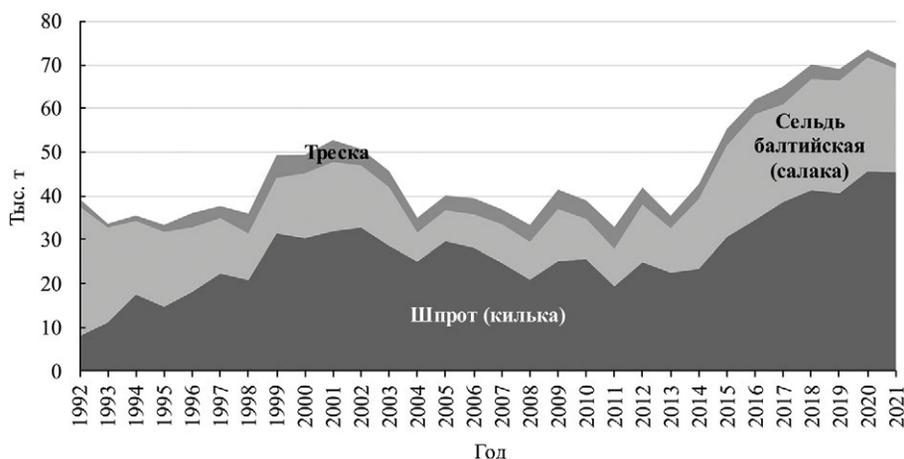


Рис. 2. Суммарный российский вылов шпрота, балтийской сельди (салаки) и трески в 26 и 32 подрайонах ИКЕС, трески в 26 подрайоне ИКЕС в 1992–2021 гг.

Fig. 2. Total Russian catch of sprat and herring in ICES Subdivisions 26 and 32, cod in ICES Subdivision 26 in 1992–2021

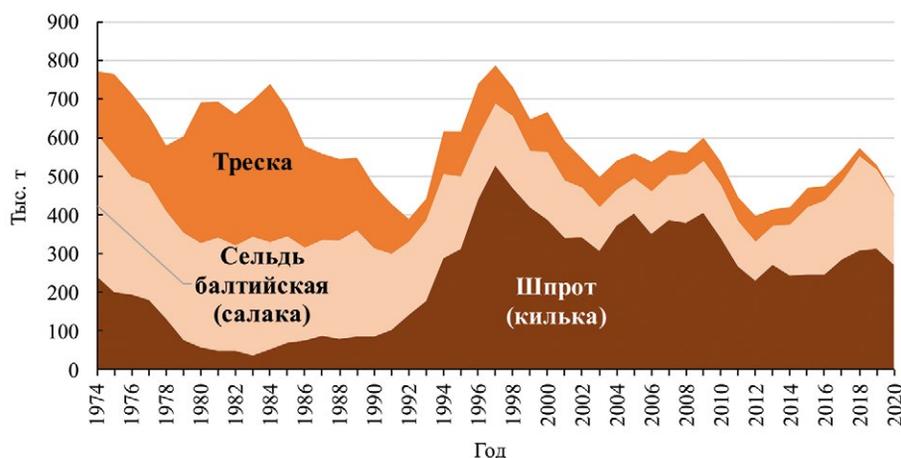


Рис. 3. Суммарный вылов шпрота 22–32 подрайонов ИКЕС, сельди 25–29 и 32 подрайонов ИКЕС (исключая Рижский залив) и трески 25–32 подрайонов ИКЕС всеми прибалтийскими странами в 1974–2020 гг.

Fig. 3. Total catch of sprat 22–32 ICES Subdivisions, herring 25–29 and 32 ICES Subdivisions (excluding the Gulf of Riga) and cod 25–32 ICES Subdivisions by all Baltic countries in 1974–2020

менных методов и программного обеспечения, свидетельствуют о том, что величина запаса шпрота находится в биологически безопасных пределах, балтийской сельди (салаки) – ниже предосторожного подхода, восточно-балтийской трески, несмотря на полное прекращение специализированного промысла странами Европейского союза с середины 2019 г., остаётся в депрессивном состоянии и на крайне низком уровне.

Суммарная величина запасов основных промысловых видов рыб в рамках единиц международного регулирования была максимальной в конце 1970-х – начале 1980-х гг. (более 3,2 млн т) и к 2020 г. достигла исторического минимума (около 1,3 млн т) при среднемноголетнем значении за 1974–2020 гг. – 1,9 млн т (см. рис. 4) [Report of the..., 2021 a].

В настоящее время, из суммарного объёма рыбных запасов, важных для отечественного рыболовства в Балтийском море, около 65% приходятся на шпрот (килька), более 30% – на сельдь балтийскую (салаку), менее 5% – на треску. Как приведено на рисунках выше, практически такое же соотношение по видам рыб наблюдается и на промысле.

Биомасса трески восточного запаса сосредоточена в основном в 25–26 подрайонах ИКЕС. В последнее десятилетие её депрессивное состояние во многом обусловлено биологическими параметрами самой популяции. Рост, навески и размер 50% созревания особей и, следовательно, репродуктивный потенциал существенно снизились. Естественная смертность увеличилась и в последние годы значительно превышает промысловую. Биомасса трески промыслового разме-

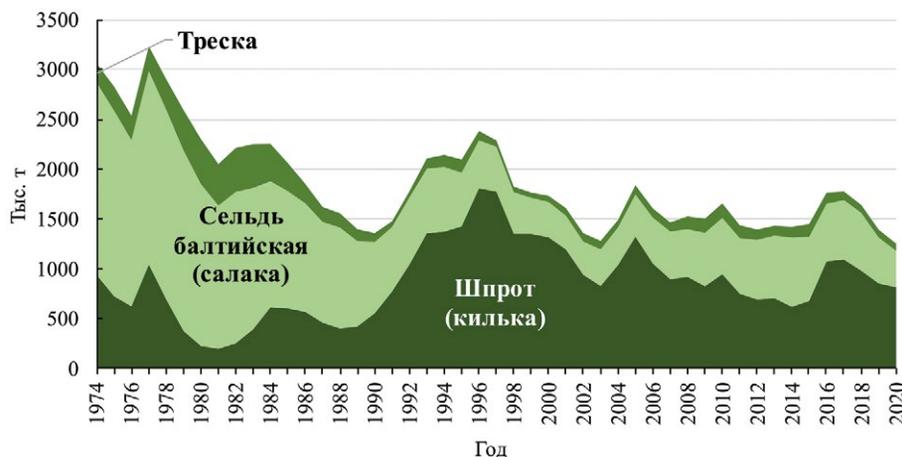


Рис. 4. Нерестовая биомасса шпрота 22–32 подрайонов ИКЕС, сельди 25–29 и 32 подрайонов ИКЕС (исключая Рижский залив) и трески 25–32 подрайонов ИКЕС в 1974–2020 гг.

Fig. 4. Spawning stock biomass of sprat 22–32 ICES Subdivisions, herring 25–29 and 32 ICES Subdivisions (excluding the Gulf of Riga) and cod 25–32 ICES Subdivisions in 1974–2020

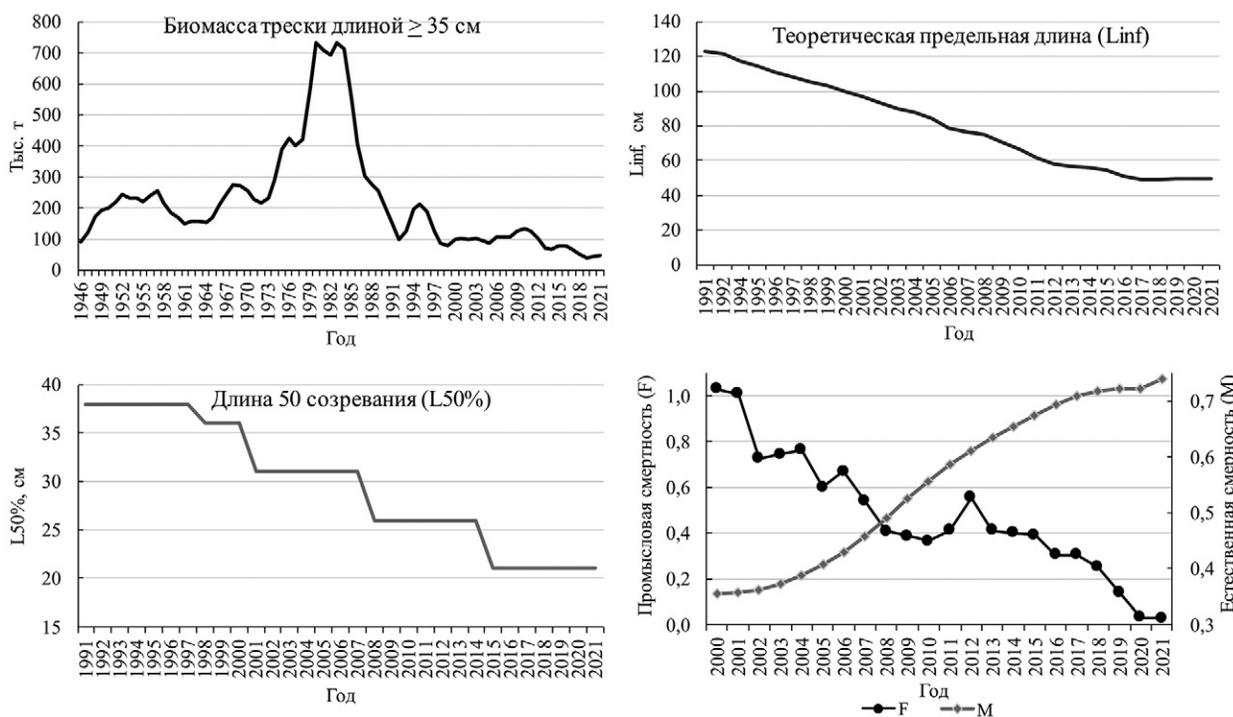


Рис. 5. Изменения в репродуктивной части популяции восточно-балтийской трески

Fig. 5. Changes in the reproductive part of the Eastern Baltic cod population

ра (≥ 35 см) в настоящее время находится на минимальном уровне с 1950-х гг. Изменения в репродуктивной части популяции восточно-балтийской трески иллюстрирует рис. 5.

Низкие темпы роста, плохое состояние и высокая естественная смертность трески обусловлены во многом изменениями в экосистеме.¹⁸ Одно из самых

заметных (важных) абиотических изменений, произошедших в экосистеме Балтийского моря, пятикратное увеличение площади гипоксических и бескислородных областей.¹⁹ Другой фактор – перераспределение

Eastern Baltic Cod Assessment (WKBEBCA). Gothenburg, Sweden, 2017. ICES CM 2017/SSGEPD:19 REF. ACOM, SCICOM. P. 9–11.

¹⁹ Amosova V.M., Karpushevskaya A.I., Karpushevskiy I.V. 2018. Estimation of natural mortality and growth rates of the Eastern Baltic Cod // Report of the Workshop on Evaluation of Input data to Eastern Baltic Cod Assessment (WKIDEBCA). Copenhagen. ICES CM 2018/ACOM: 36. Working Documents (WD) 5. P. 41–49.

¹⁸ Amosova V.M., Karpushevskaya A.I., Karpushevskiy I.V. 2017. Growth and maturity of eastern Baltic cod as illustrated by ICES subdivision 26 of the Baltic Sea // Report of the Workshop on Biological Input to

рыбных объектов питания (шпрота и сельди) в 28–29 подрайоны ИКЕС, за пределы основного ареала распространения трески (25–26 подрайоны ИКЕС), а также интенсивный промысел шпрота в 26 подрайоне. Следует отметить в ряду неблагоприятных факторов и интенсивность заражения паразитами, которая за последние 30 лет выросла, вероятно, из-за увеличения численности серых тюленей, являющиеся конечным хозяином этих паразитов²⁰ [Зезера и др., 2014; Casini et al., 2016, Амосова и др., 2017, 2018, 2019, 2020; Report of the..., 2021 a, b].

Многочисленные исследования свидетельствуют о доминирующем негативном влиянии гипоксии на условия нереста, выживаемость потомства, доступность (нехватку) бентосной пищи, основной обмен веществ, особенности жизненного цикла рыб, включая рост и физиологическое состояние [Зезера и др., 2014; Casini et al., 2016, Амосова и др., 2017, 2020; Report of the..., 2021 a, b]. В этой связи также необходимо отметить влияние гипоксии/аноксии на «сжатие объёма» обитания рыбных популяций. Пространственное сжатие подходящей среды обитания и, как следствие, скученность популяции может запускать процессы, зависящие от плотности (например, усиление внутривидовой и межвидовой пищевой конкуренции). В случае с балтийской треской сжатие среды обитания сопровождалось с середины 2000-х гг. увеличением численности трески, что потенциально ещё более ухудшило реакцию, зависящую от плотности. Плотность (скученность) трески (определяемая как соотношение между численностью трески и подходящими площадями, т. е. с кислородом более 1 мл/л), обусловленная сокращением подходящих местообитаний, стала ведущим драйвером сокращения численности, темпов роста, физиологического состояния трески за последние 20 лет [Casini et al., 2016].

В последние годы увеличилась пространственная неоднородность распределения пелагических промысловых видов рыб в рамках единиц запасов. Так, по данным международных тралово-акустических съёмов, максимальная общая биомасса как шпрота, так и сельди стала характерна для Центральной и Северной Балтики (28, 29 и 32 подрайоны ИКЕС). На долю 26 подрайона ИКЕС от единицы запаса шпрота приходится до 13–16%, сельди – около 10%.

²⁰ Plikshs M., Amosova V., Baranova T., Elferts D., Karpushevskaya A., Karpushevskiy I., Kruze E., Patokina F., Sics I., Statkus R., Vasilijeva T., Zezera A., Casini M. 2017. Has climate change affected the body condition of Baltic cod *Gadus morhua* L. in the eastern Baltic Sea? // BONUS SYMPOSIUM: Science delivery for sustainable use of the Baltic Sea living resources. Book of Abstracts. 17–19 October 2017, Tallinn, Estonia. P. 46. Доступно через: <https://www.bonus-inspire.org/symposium> 21.12.2021.

Современный запас сельди Центральной Балтики находится в биологически безопасных пределах, однако величина её нерестовой биомассы в 2020 г. оказалась ниже величины предосторожного подхода и всего на 10% выше предельной величины. По данным ИКЕС в южной части моря, куда входит российская акватория 26-го подрайона, численность быстрорастущих сельдей снизилась, а в северной выросло количество медленнорастущих особей с низкими навесками по возрастам. Изменение соотношения численности различных группировок сельди в запасе – одна из причин снижения биомассы всего запаса [Report of the ICES ..., 2021 a, b; Труфанова, Амосова, 2021].

Величина запаса шпрота (после пика в 1995–1996 гг., снижения и колебаний численности/биомассы в последние 25 лет), напротив, сохраняется на высоком уровне (в биологически безопасных пределах и в состоянии полной репродуктивной способности), что в определённой степени определяется благоприятным для этого вида современным климатическим фоном, в частности, мягкими зимами, повышением температуры воздуха, водной толщи. Рост температуры воды увеличивает выживаемость икры и личинок шпрота, и в целом благоприятен для увеличения численности/биомассы вида [Nisling, 2004; Alheit et al., 2005].

С другой стороны, как отмечалось выше, пространственное сжатие подходящей среды обитания (следствие широкого распространения зон с дефицитом кислорода), увеличивает «перекрывание» ареалов шпрота и сельди и усиливает пищевую конкуренцию этих видов. В этой связи заслуживает внимание работа М. Казини с соавторами [Casini et al., 2010], в которой показано, что доминирующим фактором, определяющим колебания и величину запаса сельди, при достижении определённого (порогового) значения численности ($18 \cdot 10^4$ экз.) становится шпрот. То есть было обнаружено (в работе продемонстрировано, как), что один ведущий фактор, влияющий на вариации роста сельди (солёность-предиктор, который влияет на обилие одного из основных объектов питания сельди – Сорепода *Pseudocalanus* spp.), «переключился» на другой – межвидовую конкуренцию со шпротом [Möllmann, Köster, 2002; Renz, Hirche, 2006; Casini et al., 2006].

В целом при резком снижении хищничества трески современное состояние и динамика популяций этих ключевых пелагических промысловых видов во многом определяются усилением межвидовой конкуренции, опосредовано обусловленной современными климатическими изменениями (факторами).

2. Анализ временной изменчивости абиотических и биотических переменных Балтийского моря в 1991–2020 гг.

Интегрированный анализ абиотических переменных, проведённый методом главных компонент (ГК), показал следующее (см. рис. 6–8). Главные компоненты 1 и 2 (1ГК, 2ГК) объясняют соответственно 48 и 18% дисперсии (в сумме 64% дисперсии), что является достаточным для анализа полученных результатов.

Рисунки демонстрируют динамику абиотической системы в 1991–2020 гг. По 1 ГК с 2002 г. наиболее важными и определяющими изменения явились переменные, связанные с потеплением климата и увеличением дефицита кислорода в придонном слое моря (падение концентраций кислорода в придонном, рост объёма вод с аноксией и гипоксией (содержание кислорода менее 2 мл/л, принятое как су-

Балтийскому морю с 1960 по 2020 гг. и в 26 подрайоне ИКЕС (Гданьском бассейне) иллюстрирует рис. 9.²¹

Наиболее широким распространением аноксии и гипоксии с 1960-х гг. отличались 2018, 2019 гг. Данные 2020 г. показали, что состояние аноксии и гипоксии уменьшилось, но уменьшение было незначительным. Площадь придонных вод с концентрацией кислорода менее 2 мл/л в 2020 г. составила 31% (от всей площади Балтийского моря), в 2018, 2019 гг.— 33% и 32%, соответственно.

Изменчивость климата в последние десятилетия, характеризующаяся положительным трендом температуры воздуха/воды (как следствие — значительным увеличением первичной продуктивности в верхнем слое моря и соответственно ростом углеродной нагрузки на придонные воды), изменением характера циркуляции воздушных/водных масс (результат, крайняя редкость мощных затоков, см. рис. 10), является

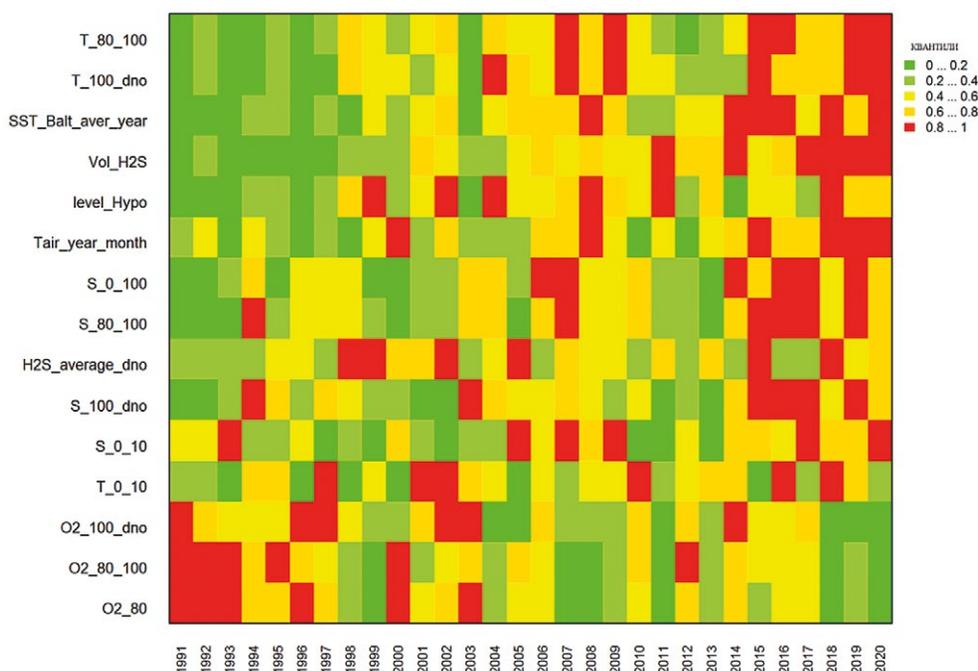


Рис. 6. Схема временного развития рядов абиотических переменных (обозначения см. табл. 1) за период 1991–2020 гг.

Fig. 6. Scheme of the temporal development of the abiotic variables series (denotation in tab. 1) for the period 1991–2020

блетальное или летальное для морских организмов и рыб).

Причём, наиболее ярко эти явления получили развитие после 2013 г. и сохраняются по настоящее время. Согласно нагрузкам по второй главной компоненте (2 ГК) после 2014 г. отмечается рост солёности по всей толще моря, расширение сероводородных зон (аноксия) и увеличение толщины слоя с условиями гипоксии. Наглядно динамику изменения объёма и площади водных масс с условиями аноксии в целом по

основополагающим природным фактором ухудшения газового режима Балтийского моря.

Интересно, но свидетельством негативного влияния температурных эффектов современного климата на кислородный режим моря была и последняя мощная адвекция (3-я в ряду главных балтийских затоков МВ1 за период наблюдений с 1880 г., североморских вод в Балтику в декабре 2014 г. [Mohrholz et al., 2015].

²¹ База данных BSH. Доступно через: <http://www.bsh.de> 18.03.2022.

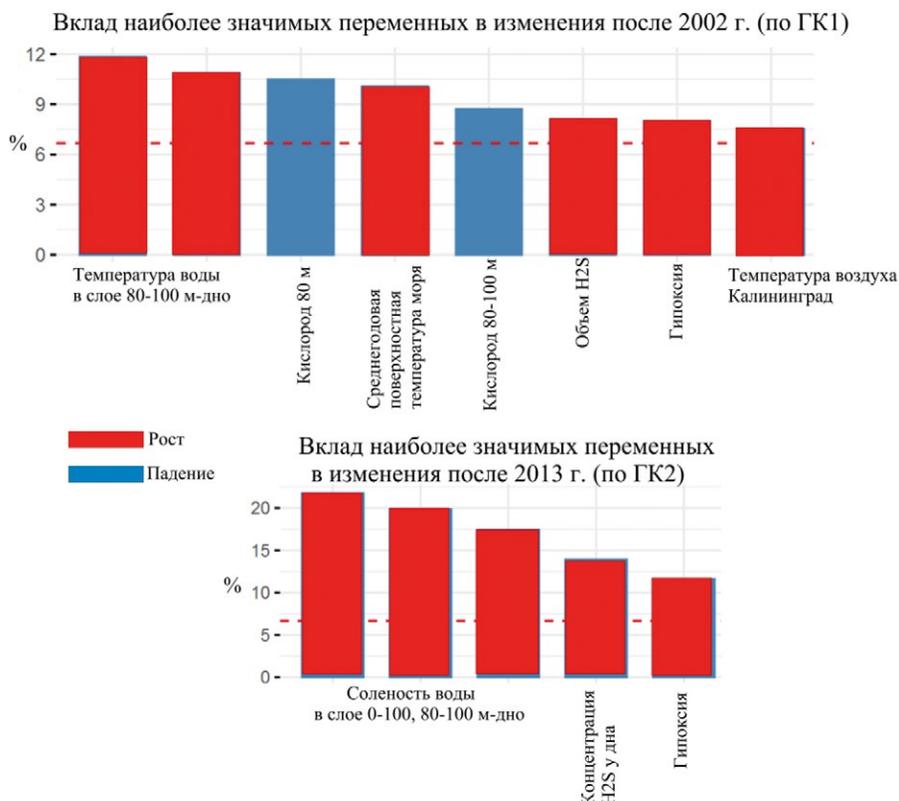


Рис. 7. Вклад абиотических переменных в 1 ГК и 2 ГК для 1991–2020 гг.

Fig. 7. Contribution of abiotic variables to PC1 and PC2 in 1991–2020



Рис. 8. Результаты анализа 1 ГК и 2 ГК методом STARS для абиотической компоненты (мезомасштабные режимные временные сдвиги)

Fig. 8. Results of the PC1 and PC 2 analysis by the STARS method for the abiotic component (mesoscale regime time shifts)

Несмотря на обновление вод и исчезновение сероводорода в глубинных слоях Южной и Центральной Балтики в 2015 г., данный заток тёплых и высокосолёных вод значительного влияния на улучшение кислородного режима не оказал. Уже в июне 2015 г. развитие условий гипоксии (концентрация кислорода менее 2 мл/л) глубже 80 м наблюдалось не только в Готландской, но и в Гданьской впадинах, а в июле и в Борнхольской котловине. В целом, неблагоприятные кислородные условия в Балтийском море, сло-

жившиеся на рубеже 2000-х гг., сохраняются и в настоящее время.

Результат интегрированного анализа биотических переменных, характеризующих состояние основных ВБР Балтийского моря, показан на рис. 11–13. Главные компоненты 1 и 2 объясняют соответственно 38 и 19% дисперсии (в сумме 57% дисперсии), что является достаточным для анализа полученных результатов.

Индекс изменчивости по 1 ГК демонстрирует отрицательный тренд с 2002 г. и далее после 2013 г.

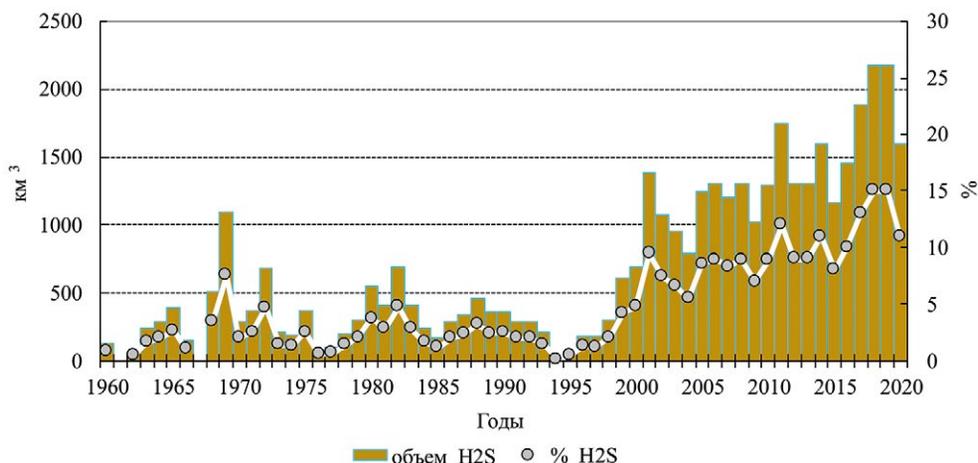


Рис. 9. Объём водных масс в Балтийском море с условиями анокии (отсутствие кислорода – сероводород H_2S) в 1960–2020 гг. (по данным SMHI)

Fig. 9. The volume of water masses in the Baltic Sea with anoxic conditions (lack of oxygen – hydrogen sulfide H_2S) in 1960–2020 (SMHI data)

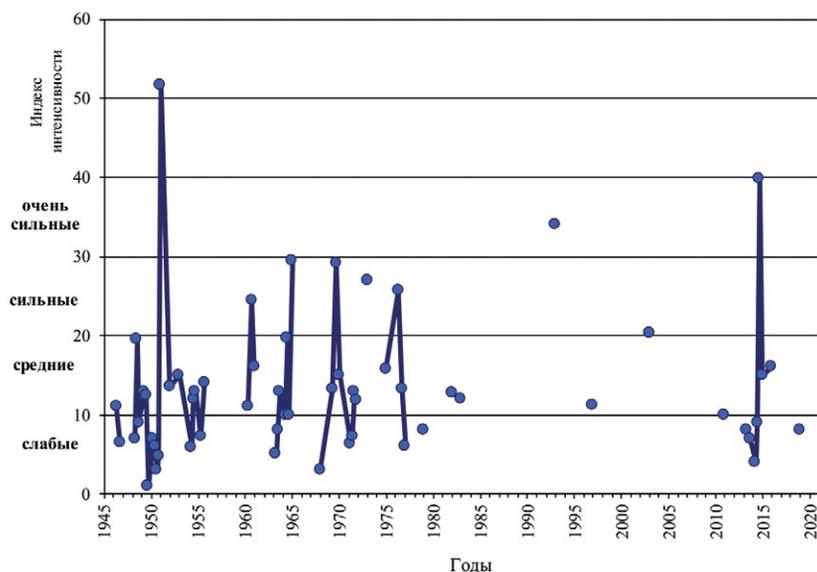


Рис. 10. Индекс интенсивности Главных затоков (МБИ) за период с 1945 по 2020 гг. (продлён после Matthaus et al., 2008; данные Feistel et al., 2008)

Fig. 10. Intensity index of MBIs for the period 1945 to 2020 (extended after Matthaus et al., 2008; data from Feistel et al., 2008)

Наиболее важными и определяющими состояние рассматриваемой нами биотической компоненты моря явились переменные, связанные с ухудшением биологических характеристик трески и роста её естественной смертности, снижение биомассы шпрота (после её исторического пика в середине 1990-х гг.). По 2 ГК индекс изменчивости биотических переменных также демонстрирует негативные тенденции после 2002 г., что обусловлено снижением средней массы сельди в запасе, её биомассы, численности пополнения на фоне роста промысловой нагрузки на данный вид. Снизилась биомасса трески.

Совместные результаты анализа первой компоненты абиотической и биотической переменных с 1991 по 2020 гг. представлены на рис. 14.

Как видно из рис. 14, демонстрирующего «зеркальную» (разнонаправленную) изменчивость абиотических и биотических переменных, а также анализа литературных данных, представленных выше, можно заключить, что влияние абиотических факторов на современное состояние ВБР Балтийского моря в целом является неблагоприятным. Характер изменчивости, направления трендов, амплитуды варибельности различных параметров популяций промысловых

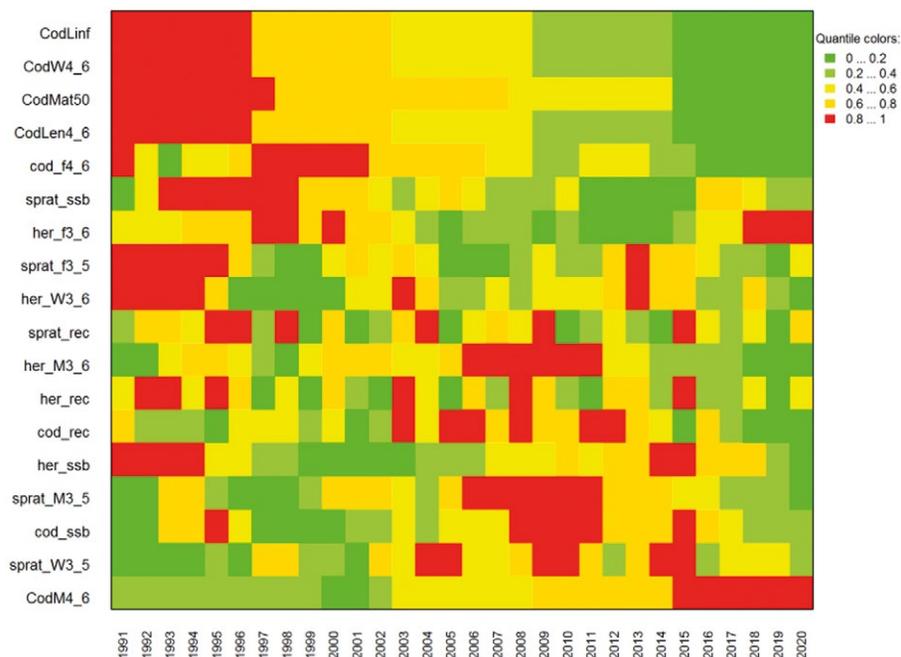


Рис. 11. Схема временного развития рядов биотических переменных (обозначения см. табл. 2) за период 1991–2020 гг.
Fig. 11. Scheme of the temporal development of the biotic variables series (denotation in tab. 1) for the period 1991–2020

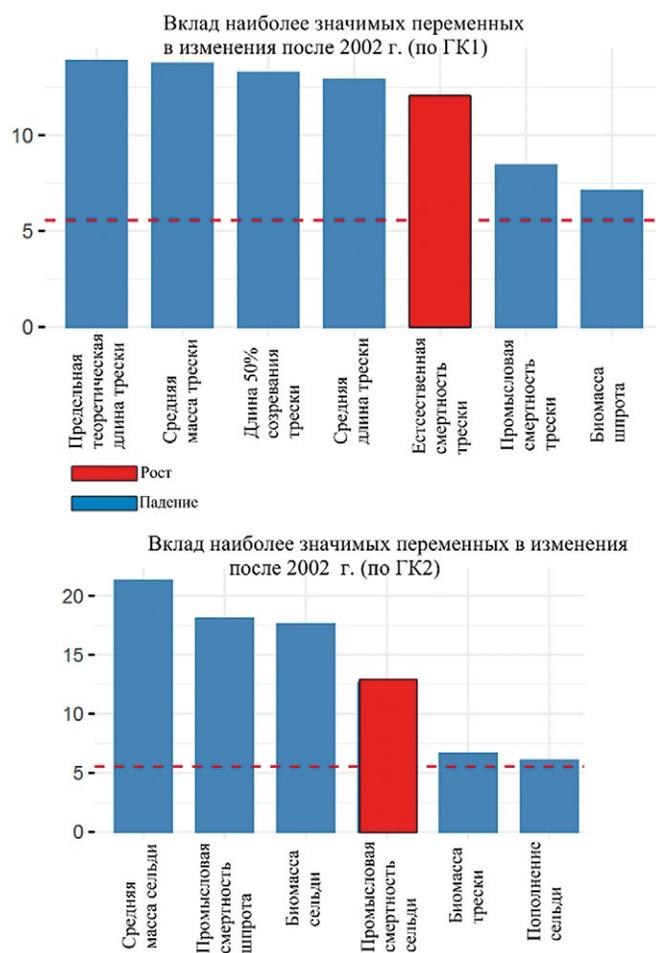


Рис. 12. Вклад биотических переменных в 1 ГК и 2 ГК для 1991–2020 гг.
Fig. 12. Contribution of biotic variables to PC1 and PC2 in 1991–2020

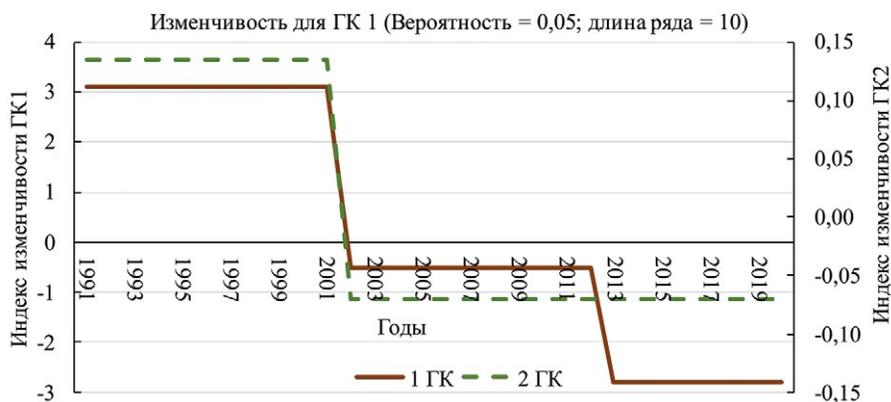


Рис. 13. Результаты анализа 1 ГК и 2 ГК методом STARS для биотической компоненты (мезомасштабные режимные временные сдвиги)

Fig. 13. Results of the PC1 and PC 2 analysis by the STARS method for the biotic component (mesoscale regime time shifts)



Рис. 14. Результаты совместного анализа первых главных компонент абиотической и биотической составляющих методом STARS (мезомасштабные режимные временные сдвиги)

Fig. 14. The results of the joint analysis of the first principal components (PC1) of the abiotic and biotic constituents by the STARS method (mesoscale regime time shifts)

видов рыб позволяет предположить, что последние 20–30 лет являются периодом адаптации (приспособления) ВБР к существованию в новых условиях как с точки зрения изменения условий окружающей среды, так и трофических взаимодействий.

На фоне современных климатических изменений прямое и опосредованное влияние абиотических факторов на состояние запасов трески, сельди, шпрота (обитающих на границах своих ареалов) значительно усилилось. Соответственно повысилась и вероятность экологических неопределенностей и рисков, связанных с использованием водных биологических ресурсов [Амосова и др., 2018].

Общая концептуальная схема влияния абиотических факторов на сырьевые ресурсы Балтийского моря представлена на рис. 15.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммарная величина запасов основных промысловых видов рыб Балтийского моря в рамках единиц международного регулирования в 2020 г. снизилась до исторического минимума с 1974 г.

Основу сырьевых ресурсов отечественного рыболовства в Балтике составляют пелагические виды (шпрот и балтийская сельдь). На долю добычи донных видов рыб приходится в среднем не более 10% от общего вылова. Общий отечественный вылов в 2020–2021 гг. в Балтийском море основных промысловых видов рыб составил соответственно около 74 и 70 тыс. т. При условии полного освоения российской квоты по основным промысловым видам рыб годовой вылов отечественных рыбодобывающих организаций в настоящее время может

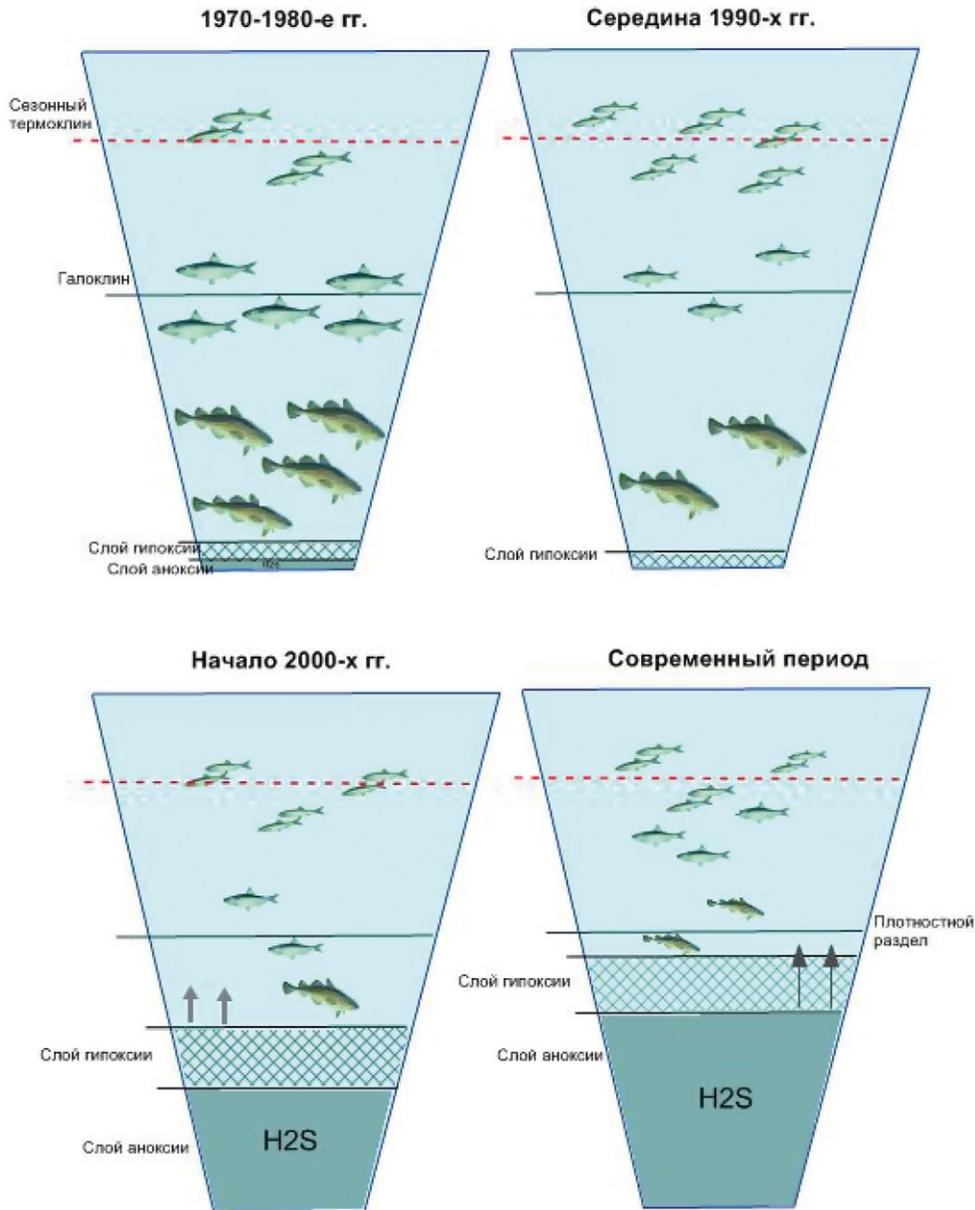


Рис. 15. Общая концептуальная схема влияния абиотических факторов на сырьевые ресурсы Балтийского моря (гипоксия – концентрация кислорода менее 2 мл/л; аноксия – отсутствие кислорода – сероводород H₂S; галоклин – слой воды, в котором солёность резко изменяется с глубиной, он же плотностной раздел; термоклин (слой) температурного скачка – слой воды, в котором градиент температуры резко отличается от градиентов выше- и нижележащих слоёв)

Fig. 15. The general conceptual scheme of the influence of abiotic factors on the raw materials resources of the Baltic Sea (hypoxia – oxygen concentration less than 2 ml / l; anoxia – lack of oxygen – hydrogen sulfide H₂S; halocline – a layer of water in which salinity changes dramatically with depth, it is also a density section; thermocline (layer) of a temperature jump – a layer of water in which the temperature gradient differs sharply from the gradients of the above- and underlying layers)

достигать около 80 тыс. т, что является предельной величиной.

Отличительной особенностью Балтийского моря (как внутреннего водоёма) от других окраинных морей РФ (Северного или Дальневосточного рыбохозяйственных бассейнов) является его ограниченная связь с Северным морем (через мелководные Датские проливы), что в современных условиях измене-

ния климата определяет ключевую (доминирующую) роль по воздействию на запасы ВБР Балтики, помимо температурных «эффектов» (общих для всех бассейнов) и факторов, регулирующих кислородный режим в глубоководной части акватории.

Изменчивость климата в последние десятилетия, характеризующаяся положительным трендом температуры воздуха/воды, изменением характера цирку-

ляции воздушных/водных масс, как результат, крайней редкостью мощных адвекций аэрированных северо-морских вод в Балтику, наряду со значительным увеличением первичной продуктивности (на фоне роста температуры) в верхнем слое моря и соответственно ростом углеродной нагрузки на придонные воды, являются ведущими драйверами (факторами) ухудшения газового режима Балтийского моря.

Интегрированный анализ абиотической и биотической компонент моря за последние три десятилетия (после основного режимного сдвига на рубеже 1990-х гг.) показал «мезомасштабные» сдвиги в 2002 и 2013 гг. На фоне роста температурных показателей окружающей среды и ухудшения кислородных условий моря, несмотря на снижение промысловой нагрузки на треску до исторического минимума, произошло падение её биомассы до критического уровня, ухудшение размерно-весовых параметров популяции и физиологического состояния, увеличение естественной смертности. Низким уровнем с конца 1990-х гг. характеризуются также размерно-весовые характеристики популяций пелагических рыб. Так, например, средние навески шпрота в сравнении с началом 1990-х гг. в современный период ниже в 1,5 раза, а сельди – в сравнении с началом 1980-х гг. более чем в 2 раза.

При резком снижении хищничества трески современное состояние и динамика популяций промысловых видов (шпрота, сельди, трески) во многом определяется возрастанием роли межвидовой и внутривидовой конкуренции, опосредовано обусловленной современными климатическими изменениями, определившими сжатие объёмов обитания (как следствие, усиление плотностных эффектов), а также доминированием в биоценозе моря (в том числе и в структуре планктона) более мелких видов, а внутри видов – более мелких особей. Преобладание мелких организмов указывает на неэффективную передачу энергии от первичных продуцентов на более высокие трофические уровни, в том числе меньшую доступность корма для личинок рыб и рыб планктофагов.

Уменьшение средней массы особей промысловых видов, изменение возрастной структуры репродуктивной части популяций ВБР к относительно большому количеству более молодых производителей также вносит вклад в снижение биомассы промысловых запасов.

Воздействие климатических (абиотических) факторов на ВБР и соответственно результаты промысла особенно велико для тех видов, которые находятся у «пределов» своей численности/биомассы/репродуктивной способности. Наглядный пример, как показа-

ло данное исследование, – треска восточного запаса Балтийского моря.

Литературный и интегрированный анализ, проведённый в нашем исследовании, – попытка разобраться в важности многочисленных прямых и косвенных абиотических и биотических факторов, которые одновременно влияют на состояние ВБР в Балтийском море, что может помочь в управлении промыслом. Учёт изменений климата, абиотических факторов и трофических взаимодействий имеет важное значение для оценки экологических рисков и неопределённостей при использовании водных биологических ресурсов, соответственно подразумевает проведение регулярных научных исследований и достаточного финансирования.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Исследование проводилось в соответствии с Государственной работой Атлантического филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АтлантНИРО»): «Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях».

ЛИТЕРАТУРА

- Амосова В.М., Васильева Т.Г., Зезера А.С. 2018. О перспективах развития отечественного промысла шпрота в Балтийском море до 2025 г. // Труды ВНИРО. Т. 171. С. 39–55. doi: 10.36038/2307–3497–2018–171–39–55.
- Амосова В.М., Зезера А.С., Васильева Т.Г. 2020. Анализ современного российского промысла шпрота в Балтийском море // Труды ВНИРО. Т. 182. С. 64–73. doi: 10.36038/2307–3497–2020–182–64–73
- Амосова В.М., Зезера А.С., Карпушевская А.И., Карпушевский И.В., Патокина Ф.А., Дмитриева М.А., Винокур М.Л., Шумилова К.Ю. 2017. Биологические и гидрологические компоненты, характеризующие многолетние изменения и современное состояние трески *Gadus morhua callarias* в Балтийском море (Гданьский бассейн, 26-й подрайон ИКЕС) // Вопросы Рыболовства. Т. 18. № 1. С. 42–51.
- Амосова В.М., Зезера А.С., Карпушевская А.И., Карпушевский И.В. 2019. О минимальном промысловом размере трески *Gadus morhua callarias* в Балтийском море // Вопросы Рыболовства. Т. 20. № 1. С. 73–82.

- Зезера А.С. 2009. Многолетние изменения абиотических условий в Балтийском море (1975–2007 гг.) // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2006–2007 годах. Т. 1. Балтийское море и заливы. Калининград. С. 6–17.
- Зезера А.С., Амосова В.М., Патокина Ф.А., Карпушевский И.В., Васильева Т.Г., Калинина Н.А. 2014. Результаты интегрированного анализа изменений абиотических условий и величин запасов основных промысловых видов рыб в Балтийском море (юго-восточная часть, Гданьский бассейн, 26 подрайон ИКЕС) // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2010–2013 годах. Т. 1. Балтийское море и его заливы. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 6–19.
- Зезера А.С., Иванович В.М. 2011. Изменения климата, абиотических условий и величины запасов основных промысловых видов рыб в Юго-Восточной Балтике в последние десятилетия // Мат. XV конф. по пром. океанологии, посвящённой 150-летию со дня рождения ак. Н.М. Книповича. Калининград: Изд. АтлантНИРО. С. 123–126.
- Зезера А.С., Иванович В.М., Патокина Ф.А., Карпушевский И.В., Васильева Т.Г. 2012. Изменения в экосистеме Балтийского моря (Юго-Восточная часть, Гданьский бассейн, 26 подрайон ИКЕС) в последние десятилетия // Тез. докл. XI Всерос. конф. по пробл. рыбопромыслового прогнозирования, посвящённой 150-летию со дня рождения ак. Н.М. Книповича 22–24 мая 2012 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 28–31.
- Карпушевский И.В., Зезера А.С., Иванович В.М. 2013. Адаптационные особенности популяций пелагических и демерсальных рыб в пространственной и временной динамике фактора солёности вод Балтийского моря // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 3. СПб. С. 128–135.
- Коломейко Ф.В., Васильев А.Г. 2019. Программно-информационное обеспечение исследований водных биоресурсов Атлантике // Труды ВНИРО. Т. 174. С. 81–90. <https://doi.org/10.36038/2307–3497–2018–174–81–90>
- Подгорный К.А. 2017. Требования и подходы к разработке биологических индикаторов и проведению интегрированного анализа состояния водных экосистем: обзор // Труды АтлантНИРО. Новая серия. Том 1, № 4. Калининград: АтлантНИРО. С. 5–45.
- Труфанова И.С., Амосова В.М. 2021. Долгосрочный прогноз российской добычи сельди в Балтийском море // Труды ВНИРО. Т. 186. С. 78–90. <https://doi.org/10.36038/2307–3497–2021–186–78–90>.
- Alheit J., Mollmann C., Dutz J., Kornilovs G., Loewe P., Mohrholz V., Wasmund, N. 2005. Synchronous regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. ICES Journal of Marine Science. No 62. P. 1205–1215. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.024>.
- Amosova V.M., Zezera A.S., Karpushevskaya A.I., Karpushevskiy I.V., Patokina F.A., Dmitrieva M.A. 2016. Integrated analysis of several biological/hydrological components and cod stomach data in the Gdansk Basin of the Baltic Sea // ICES ASC Handbook, Annual Science Conference (ASC), Riga, Latvia. ICES CM 2016/F:665. P. 32. <https://www.ices.dk/sites/pub/ASCExtended2016/SitePages/Home.aspx>.
- Casini M, Bartolino V, Molinero JC, Kornilovs G. 2010. Linking fisheries, trophic interactions and climate: threshold dynamics drive herring *Clupea harengus* growth in the Central Baltic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 413, 241–252. doi:10.3354/meps08592
- Casini M., Cardinale M., Hjelm J. 2006. Inter-annual variation in herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) condition in the central Baltic Sea: What gives the tune? Oikos. No 112. P. 638–650. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.13860>.
- Casini M., Käll F., Hansson M., Plikshs M., Baranova T., Karlsson O., Lundström K., Neuenfeldt S., Gårdmark A., Hjelm J. 2016. Hypoxic areas, density-dependence and food limitation drive the body condition of a heavily exploited marine fish predator. R. Soc. open sci.3: 160416. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160416>.
- Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems, 12788–12793 // PNAS. 2009. V. 106. № . 31. P. 21–58. doi: 10.1073/pnas.0902080106.
- Feistel R., Seifert T., Feistel S., Nausch G., Bogdanska B., Hansen L., Broman B., Holfort J., Mohrholz V., Schmager G., Hagen E., Perlet I., Wasmund N. 2008. Digital supplement. In: State and evolution of the Baltic Sea, 1952–2005. Ed. by R. Feistel, G. Nausch and N. Wasmund. Hoboken: Wiley-Interscience. P. 625–667.
- Hansson M., Viktorsson L. 2020. Oxygen Survey in the Baltic Sea 2020. Extent of Anoxia and Hypoxia, 1960–2020. SMHI. Report Oceanography. No. 70. 88 p.
- MacKenzie B.R., Hinrichsen H.H., Plikshs M., Wieland K., Zezera A.S. 2000. Quantifying environmental heterogeneity: habitat size necessary for successful development of cod *Gadus morhua* eggs in the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. – Vol. 193. – P. 143–156. . <https://doi.org/10.3354/meps193143>.
- MacKenzie B.R., Koster F.W. 2004. Fish production and climate: sprat in the Baltic Sea // Ecology. V. 85. P. 784–794. doi: 10.1890/02-0780.
- Matthäus W., Nehring D., Feistel R., Nausch G., Mohrholz V., Lass H. 2008. The inflow of highly saline water into the Baltic Sea. In: State and evolution of the Baltic Sea, 1952–2005. Ed. by R. Feistel, G. Nausch and N. Wasmund. Hoboken: Wiley-Interscience. P. 265–309.
- Mohrholz V. Naumann M. Nausch G. Krüger S. Gräwe U. 2015. Fresh oxygen for the Baltic Sea – An exceptional saline inflow after a decade of stagnation. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.03.005>.
- Möllmann C., Köster F. 2002. Population dynamics of calanoid copepods and the implications of their predation by clupeid fish in the Central Baltic Sea. J Plankton Res. No 24. P. 959–977. doi: 10.1093/plankt/24.10.959.
- Nissling A. 2004. Effects of temperature on egg and larval survival of cod (*Gadus morhua*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea: implications for stock development. Hydrobiologia. No 514. P. 115–123. doi: 10.1023/B:hydr.0000018212.88053.aa
- Renz J., Hirche H. 2006. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the Central Baltic Sea: seasonal and spatial distribution. Mar Biol. No 148. P. 567–580. doi: 10.1007/s00227–005–0103–5.

- Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS). 2021 a. ICES Scientific Reports. 2:45. 717 pp. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8187>
- Report of the ICES Advisory Committee. 2021. spr.27.22–32. <https://doi.org/10.17895/ices.advice.7867>.
- Report of the Inter-Benchmark Process on Baltic Sprat (*Sprattus sprattus*) and Herring (*Clupea harengus*) (IBPBash). 2020. ICES Scientific Reports. 2:34. 44 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.5971>
- Report of the Working Group on Baltic International Fish Survey (WGBIFS). 2021 b. ICES Scientific Reports. 1:37. 490 pp. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8248>
- Rodionov S.N. 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts// Geophysical Research Letters. Vol. 31. 5 pp. doi:10.1029/2004GL019448.
- ### REFERENCES
- Amosova V.M., Vasil'eva T.G., Zezera A.S. 2018. Prospects of development of domestic sprat fishery in the Baltic Sea 2025 // Trudy VNIRO. Vol. 171. P. 39–55. doi: 10.36038/2307–3497–2018–171–39–55. (In Russ.).
- Amosova V.M., Zezera A.S., Vasil'eva T.G. 2020. Analysis of the modern Russian sprat fishing in the Baltic Sea // Trudy VNIRO. Vol. 182. P. 64–73. (In Russ.). doi: 10.36038/2307–3497–2020–182–64–73
- Amosova V.M., Zezera A.S., Karpushevskaya A.I., Karpushevskij I.V., Patokina F.A., Dmitrieva M.A., Vinokur M.L., Shumilova K. Yu. 2017. Biological and hydrological components describing the long-term changes and the current state of cod *Gadus morhua* callarias in the Baltic Sea (Gdansk basin, subdivision ICES 26) // Problems of fisheries. Vol. 18. № 1. P. 42–51. (In Russ.).
- Amosova V.M., Zezera A.S., Karpushevskaya A.I., Karpushevskij I.V. 2019. On the minimum commercial cod size *Gadus morhua* callarias in the Baltic Sea // Problems of fisheries. Vol. 20. № 1. P. 73–82. (In Russ.).
- Zezera A.S. 2009. Long-term Changes of the Abiotic Conditions in the Baltic Sea (1975–2007) // Fisheries and Biological Research by AtlantNIRO in 2006–2007. Vol. 1. The Baltic Sea and Lagoons. Kaliningrad. P. 6–17. (In Russ.).
- Zezera A.S., Amosova V.M., Patokina F.A., Karpushevskij I.V., Vasil'yeva T.G., Kalinina N.A. 2014. Results of integrated analysis of changes in abiotic conditions and stocks values of main commercial fish species in the Baltic Sea (south-eastern part, the Gdansk Basin, ICES subdivision 26) // Fisheries and Biological Research by AtlantNIRO in 2010–2013. Vol.1. The Baltic Sea and Lagoons. Kaliningrad. Trudy AtlantNIRO. P. 6–19. (In Russ.).
- Zezera A.S., Ivanovich V.M. 2011. Changes in climate, abiotic conditions and stocks of the main commercial fish species in the Southeast Baltic in recent decades // Proceedings of XV conference on fishing oceanology, dedicated to the 150th anniversary of the birth of Academician N.M. Knipovich. Kaliningrad: Izd. AtlantNIRO. P. 123–126. (In Russ.).
- Zezera A.S., Ivanovich V.M., Patokina F.A., Karpushevskij I.V., Vasil'yeva T.G. 2012. Changes in the ecosystem of the Baltic Sea (South-Eastern part, Gdansk basin, 26 SD ICES) in recent decades // Tez. report XI All-Russian. conf. by prob. of fishery forecasting, dedicated to the 150th anniversary of Academician N.M. Knipovich May 22–24, 2012 Murmansk: Izd. PINRO. P. 28–31.
- Karpushevskij I.V., Zezera A.S., Ivanovich V.M. 2013. Adaptive features of populations pelagic and demersal fish in the spatial and temporal dynamics salinity waters factor of the Baltic Sea // Proceedings of the Zoological Institute RAN. Supplement № 3. SPb. P. 128–135. (In Russ.).
- Kolomeyko F.V., Vasilyev A.G. 2019. Program-information support of water biological resources research in the Atlantic Ocean // Trudy VNIRO. Vol. 174. P. 81–90. (In Russ.). <https://doi.org/10.36038/2307–3497–2018–174–81–90>
- Podgorniy K.A. 2017. Requirements and approaches for developing biological indicators and performing an integrated analysis of aquatic ecosystems state: an overview// Trudy AtlantNIRO. New series. Vol. 1, № 4. Kaliningrad: AtlantNIRO. P. 5–45.
- Trufanova I.S., Amosova V.M. 2021. Long-term forecast of Russian herring catch in the Baltic Sea // Trudy VNIRO. Vol. 186. № 4. P. 78–90. <https://doi.org/10.36038/2307–3497–2021–186–78–90>.
- Alheit J., Mollmann C., Dutz J., Kornilovs G., Loewe P., Mohrholz V., Wasmund, N. 2005. Synchronous regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. ICES Journal of Marine Science. No 62. P. 1205–1215. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.024>.
- Amosova V.M., Zezera A.S., Karpushevskaya A.I., Karpushevskij I.V., Patokina F.A., Dmitrieva M.A. 2016. Integrated analysis of several biological/hydrological components and cod stomach data in the Gdansk Basin of the Baltic Sea // ICES ASC Handbook, Annual Science Conference (ASC), Riga, Latvia. ICES CM 2016/F:665. P. 32. <https://www.ices.dk/sites/pub/ASCExtended2016/SitePages/Home.aspx>.
- Casini M., Bartolino V, Molinero JC, Kornilovs G. 2010. Linking fisheries, trophic interactions and climate: threshold dynamics drive herring *Clupea harengus* growth in the Central Baltic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 413, 241–252. doi:10.3354/meps08592
- Casini M., Cardinale M., Hjelm J. 2006. Inter-annual variation in herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) condition in the central Baltic Sea: What gives the tune? Oikos. No 112. P. 638–650. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.13860>.
- Casini M., Käll F., Hansson M., Plikshs M., Baranova T., Karlsson O., Lundström K., Neuenfeldt S., Gårdmark A., Hjelm J. 2016. Hypoxic areas, density-dependence and food limitation drive the body condition of a heavily exploited marine fish predator. R. Soc. open sci.3: 160416. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160416>.
- Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems, 12788–12793 // PNAS. 2009. V. 106. № . 31. P. 21–58. doi: 10.1073/pnas.0902080106.
- Feistel R., Seifert T., Feistel S., Nausch G., Bogdanska B., Hansen L., Broman B., Holfort J., Mohrholz V., Schmager G., Hagen E., Perlet I., Wasmund N. 2008. Digital supplement. In: State and evolution of the Baltic Sea, 1952–2005. Ed. by R. Feistel, G. Nausch and N. Wasmund. Hoboken: Wiley-Interscience. P. 625–667.

- Hansson M., Viktorsson L. 2020. Oxygen Survey in the Baltic Sea 2020. Extent of Anoxia and Hypoxia, 1960–2020. SMHI. Report Oceanography. No. 70. 88 p.
- MacKenzie B.R., Hinrichsen H.H., Plikshs M., Wieland K., Zezera A.S. 2000. Quantifying environmental heterogeneity: habitat size necessary for successful development of cod *Gadus morhua* eggs in the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. – Vol. 193. – P. 143–156. . <https://doi.org/10.3354/meps193143>.
- MacKenzie B.R., Koster F.W. 2004. Fish production and climate: sprat in the Baltic Sea // Ecology. V. 85. P. 784–794. doi: 10.1890/02–0780.
- Matthäus W., Nehring D., Feistel R., Nausch G., Mohrholz V., Lass H. 2008. The inflow of highly saline water into the Baltic Sea. In: State and evolution of the Baltic Sea, 1952–2005. Ed. by R. Feistel, G. Nausch and N. Wasmund. Hoboken: Wiley-Interscience. P. 265–309.
- Mohrholz V., Naumann M., Nausch G., Krüger S., Gräwe U. 2015. Fresh oxygen for the Baltic Sea – An exceptional saline inflow after a decade of stagnation. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.03.005>.
- Möllmann C., Köster F. 2002. Population dynamics of calanoid copepods and the implications of their predation by clupeid fish in the Central Baltic Sea. J Plankton Res. No 24. P. 959–977. doi: 10.1093/plankt/24.10.959.
- Nissling A. 2004. Effects of temperature on egg and larval survival of cod (*Gadus morhua*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea: implications for stock development. Hydrobiologia. No 514. P. 115–123. doi: 10.1023/B:hydr.0000018212.88053.aa
- Renz J., Hirche H. 2006. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the Central Baltic Sea: seasonal and spatial distribution. Mar Biol. No 148. P. 567–580. doi: 10.1007/s00227–005–0103–5.
- Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS). 2021 a. ICES Scientific Reports. 2:45. 717 pp. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8187>
- Report of the ICES Advisory Committee. 2021. spr.27.22–32. <https://doi.org/10.17895/ices.advice.7867>.
- Report of the Inter-Benchmark Process on Baltic Sprat (*Sprattus sprattus*) and Herring (*Clupea harengus*) (IBPBash). 2020. ICES Scientific Reports. 2:34. 44 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.5971>
- Report of the Working Group on Baltic International Fish Survey (WGBIFS). 2021 b. ICES Scientific Reports. 1:37. 490 pp. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8248>
- Rodionov S.N. 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts // Geophysical Research Letters. Vol. 31. 5 pp. doi:10.1029/2004GL019448.

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.
Принята после рецензии 15.04.2022 г.