

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

УДК 639.22 (261.24)

**ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ДОННЫХ РЫБ  
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ (*GADUS MORHUA MORHUA*, *GADUS MORHUA  
CALLARIAS*, *PLEURONECTES FLESUS*, *PLATESSA PLATESSA*)  
В СВЯЗИ С ФАКТОРАМИ СРЕДЫ И ПРОМЫСЛОМ**

© 2017 г. В.В. Дроздов

Российский государственный гидрометеорологический университет,  
Санкт-Петербург, 195196  
E-mail: vladidroz dov@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.12.2015 г.

Рассмотрена многолетняя динамика показателей продуктивности популяций основных промысловых донных рыб Балтийского моря — восточнобалтийской трески *Gadus morhua callaris*, западнобалтийской трески *Gadus morhua morhua*, речной *Pleuronectes flesus* и морской *Platessa platessa* камбал. Обобщены и проанализированы данные о выживаемости икры на нерестилищах, численности молоди, биомассе нерестового стада и уловах применительно к различным районам. На основе применения корреляционного и регрессионного анализа установлены региональные особенности влияния ряда факторов среды на показатели популяций донных рыб. Оценена роль промыслового воздействия на рассматриваемые популяции.

**Ключевые слова:** Балтийское море, восточнобалтийская треска *Gadus morhua callaris*, западнобалтийская треска *Gadus morhua morhua*, речная камбала *Pleuronectes flesus*, морская камбала *Platessa platessa*, факторы морской среды, продуктивность популяций, промысел.

## ВВЕДЕНИЕ

Доминирующее положение в ихтиофауне Балтийского моря занимают виды, генетически связанные с фауной Атлантического океана, некоторые из которых приспособились к жизни в солоноватых водах и за счет этого смогли существенно расширить свой ареал. К их числу принадлежат важные промысловые донные виды рыб, такие как треска, сформировавшая западнобалтийскую *Gadus morhua morhua* и восточнобалтийскую *Gadus morhua callaris* популяции, а также представители семейства камбаловых — речная камбала *Pleuronectes flesus*, морская камбала *Platessa platessa* и др. Периоды высокого обилия донных промысловых рыб часто сменяются упадком их численности вплоть до сокращения доступных запасов в несколько раз, что приводит

к введению запрета на промысел для сохранения важнейших популяций. Это не может не вызывать озабоченности и определяет актуальность исследования основных причин происходящих изменений. Цель исследования — оценка степени и характера влияния различных экологических факторов среды, а также промысла на многолетнюю динамику показателей продуктивности популяций балтийской трески, речной и морской камбал.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Источниками многолетних биологических и океанологических данных явились материалы, представленные в докладах Международного совета о изучении моря (The International Council for the Exploration of the Sea — ICES) (ICES 2014a, b, 2015), на официальном сайте Хельсинской ко-

миссии по охране природы Балтийского моря (Baltic Marine Environment Protection Commission — HELCOM) (<http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends>), Всемирной продовольственной организации (Food and agricultural organization of United Nations — FAO) (<http://www.fao.org/fi/stat>), а также западнобалтийского территориального управления Федерального агентства по рыболовству ([www.zbtu39.ru](http://www.zbtu39.ru)) и в ряде научных публикаций (Грауман, 1966; Бирюков, 1970; Никольский 1971; Проект ..., 1994; Nissling, 1994; Антонов, 2007; Karasiova et al., 2008; Зезера, 2009; Дмитриева, Карпушевский, 2011; Drozdov, Smirnov, 2011; Карпушевский и др., 2013). Использованы корреляционный и регрессионный методы анализа многолетних данных на основе профессионального программного пакета Statistica 8.0.

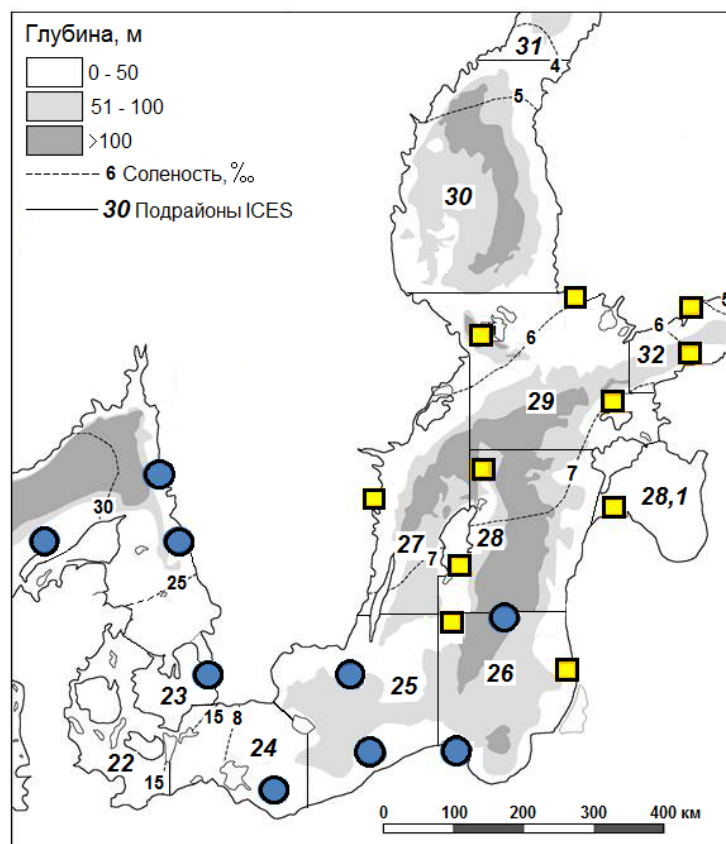
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Особенности биологии и экологии балтийских донных рыб.* Треску Балтийского моря по биологическим, биохимическим и генетическим признакам, а также по расположению основных мест нагула и нереста (Бирюков, 1970) принято подразделять на две популяции: западнобалтийскую и восточнобалтийскую. Западная популяция распространена к западу от о. Борнхольм до южной части пролива Каттегат, а восточная популяция обитает к востоку от о. Борнхольм до 63° с.ш.

По сравнению с атлантической треской особи, входящие в состав балтийских популяций, отличаются несколько меньшими размерами и более ранним созреванием. В период 1960–1970-х гг. половозрелые самцы обычно достигали длины 35–40 см, самки — 40–50 см (Грауман, 1966; Бирюков, 1970). Однако с конца 1980-х—начала 1990-х гг. стали наблюдаться существенные структурные морфологические изменения в популяциях балтийской трески, наиболее выраженные у восточнобалтийской популяции. На фоне неблагоприятных океанологических условий в районах размножения трески в центральной

части моря и увеличения промыслового изъятия половозрелой части популяции возникла тенденция к снижению темпа роста особей и уменьшению средних величин их биологических показателей — длины и массы — по отношению к возрасту. Согласно современным оценкам, в статистических подрайонах ICES № 25–32 особи трески в возрасте 2 лет имеют длину в среднем 29 см, а в возрасте 3 лет — 33–36 см (ICES 2014a). Икра и личинки трески обладают повышенной чувствительностью к недостатку растворенного в воде кислорода. При его содержании ниже 1–2 мл/л развитие икры приостанавливается. Массовое созревание самок восточнобалтийской трески, когда половозрелыми становятся не менее 50% особей, происходит в возрасте 3–4 лет при длине тела ( $L_{50\%}$ ) 35–40 см, самцов — в возрасте 2 или 3 лет при длине 25–30 см. Западнобалтийская треска созревает несколько раньше: при длине 38,7 см в возрасте 2,7 лет становятся половозрелыми 50% самок, а при длине 35,2 см в возрасте 2,2 лет 50% самцов (Грауман, 1966; Nissling, 1994). Однако современные результаты исследований показывают, что массовое созревание самок восточнобалтийской трески происходит в возрасте 3 лет при длине тела 31 см, а возраст массового созревания для самцов соответствует 2 годам при длине тела 23 см (Дмитриева, Карпушевский, 2011). За последние несколько лет данные показатели сместились в сторону еще большего уменьшения (ICES, 2014a).

В условиях пониженной солености Балтики успешный нерест трески возможен в глубоководных впадинах, в частности в Борнхольмской, Гданьской и Готландской, при солености не менее 11–12 ‰. При более низкой солености икра опускается ко дну и прекращает свое развитие в условиях гипоксии. Диаметр икринки балтийской трески превышает таковой рыб ее популяций из других морей. Например, если в Норвежском море при солености воды 34 ‰ диаметр икринки трески составляет 1,20–1,47 мм, то в юго-восточной и восточной частях Балтийского моря при солености 11–13 ‰ ее диаметр уже



**Рис. 1.** Схема расположения подрайонов ICES (№ 22–32) с установленным пелагическим (●) и придонным (■) икрометанием балтийской речной камбалы (по данным: ICES, 2014b).

1,50–2,00 м, что обеспечивает поддержание и развитие икринки в толще менее соленых и плотных вод (Бюрюков, 1970; Никольский, 1971; Проект ... , 1994; Nissling, 1994).

Для западнобалтийской популяции основными нерестилищами являются Арконская и Борнхольмская впадины, а для восточнобалтийской — Готландская и Гданьская. Недостаток кислорода в глубинных слоях приводит к значительному ограничению площадей нерестового ареала.

Речная камбала демонстрирует широкие адаптационные возможности, которые позволили ей освоить большинство районов Балтийского моря. В январе 2014 г. на семинаре Международного совета по изучению моря, посвященного методологии оценки запасов речной камбалы (ICES, 2014b), было произведено уточнение распределения популяций данного вида; запас был разделен на четыре группы: речная камбала Запад-

ной Балтики (подрайоны ICES № 22, 23), Южной Балтики (подрайоны ICES № 24, 25), Восточного Готланда и Гданьского залива (подрайоны ICES № 26, 28) и Северной Балтики (подрайоны ICES № 27, 29–32). Наиболее крупный запас характерен для указанных подрайонов Южной Балтики, на втором месте — запас Восточного Готланда и Гданьского залива.

Речная камбала Балтийского моря подразделяется на две симпатрические группы по виду нереста. Выделяют речную камбалу с пелагическим и придонным нерестом (ICES, 2014b). На рис. 1 представлены районы расположения групп речной камбалы с пелагическим и придонным икрометанием (ICES, 2014b). Как видно из данных рис. 1, пелагическое икрометание свойственно рыбам, обитающим преимущественно в южных и юго-западных акваториях моря и соответствующих подрайонам ICES № 22–25.

Придонное икреметание осуществляется преимущественно в центральных и восточных районах моря в подрайонах ICES 27–29, 32. По-видимому, такая дифференциация вызвана различиями в солености и плотности воды в конкретных акваториях. В Центральной и Восточной Балтике оптимальные для нереста значения солености наблюдаются в придонных слоях, тогда как в южных и в особенности в юго-западных районах моря, в наибольшей степени подверженных периодическим затокам высокосолёных североморских вод, соответствующие значения солености могут быть характерны для подповерхностных горизонтов пелагиали.

В западных районах Балтийского моря основу нерестового и промыслового запасов составляют особи в возрасте от 2 до 5 лет, в южных — 3–7-годовики, в восточных — 3–9-годовики. Для южных популяций свойствен более продолжительный период нагула, что в свою очередь положительно сказывается на темпе роста особей, который постепенно снижается в северном направлении (ICES, 2014b, 2015).

Нерест речной камбалы в юго-западных районах начинается в конце зимы или ранней весной в марте, в восточных районах — преимущественно в апреле, а в северных — только в начале мая. Пелагическая икра и личинки речной камбалы обладают значительно большей степенью чувствительности к значениям солености воды, чем взрослые особи. Для их нормального развития соленость на нерестилищах должна быть не ниже 10–11‰, а содержание растворённого в воде кислорода — не менее 1 мг/л. По направлению к северо-востоку глубина нереста, которая во многом зависит от положения изогалины 10‰, существенно возрастает. Кроме того, в том же направлении возрастает диаметр пелагических икринок, что позволяет им развиваться в толще воды, в условиях снижающейся ее плотности (Проект ..., 1994; ICES, 2014b, 2015).

Атлантическая морская камбала обитает практически вдоль всего побережья Европы, являясь важным промысловым видом.

В пределах своего обширного атлантического ареала данный вид образует несколько крупных локальных популяций — Баренцева моря, северной и южной частей Северного моря, а также менее многочисленные популяции Белого и Балтийского морей и ряд других. В условиях Балтийского моря половая зрелость наступает у самок в возрасте от 3 до 4 лет, а у самцов в возрасте от 2 до 3 лет, тогда как в более холодном Баренцевом море большинство самок впервые созревают только в возрасте 8–10 лет, а самцы — на 7-м или 8-м годах жизни.

Икра морской камбалы, так же как у трески и речной камбалы, является пелагической и свободно выметывается в толщу воды. Важным условием успешного нереста и развития икры морской камбалы, кроме достаточно высоких значений солености, является температура, оптимальные значения которой находятся в пределах от 4,5 до 8,0°C. При более низких температурах от 0 до 2°C наблюдаются патологии развития и гибель икры, при более высоких камбала смещается в более холодные глубинные горизонты, где и происходит нерест при концентрации кислорода в воде не менее 2 мг/л (Проект ..., 1994; Дроздов, Смирнов, 2008; ICES, 2015).

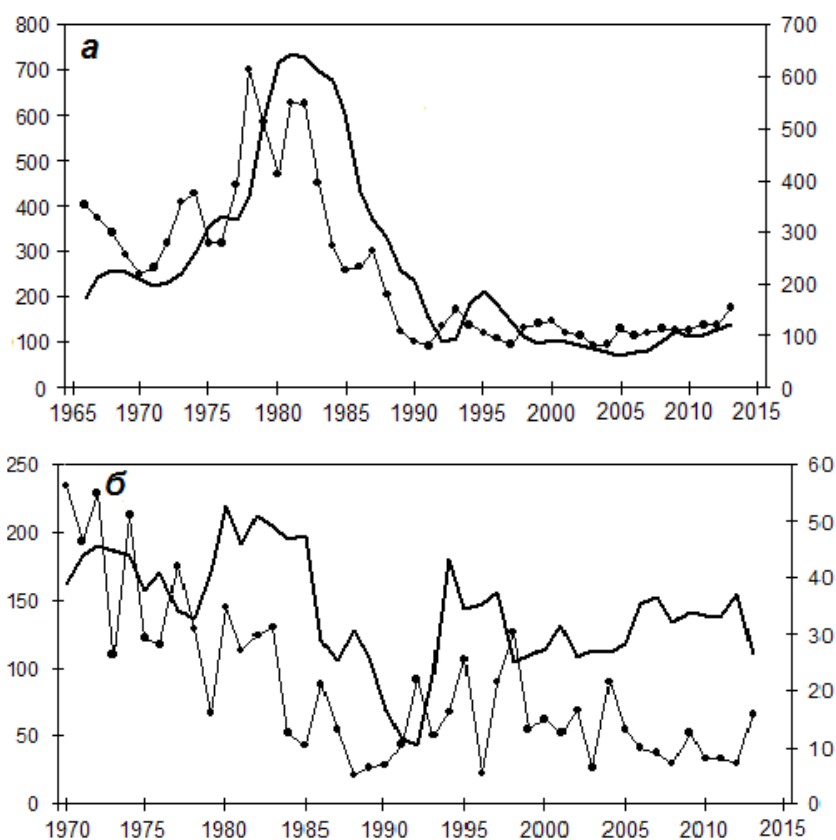
В целом рассмотрение и анализ главных особенностей биологии и экологии промысловых донных рыб Балтийского моря позволили установить, что для балтийской трески и камбалообразных свойственны сходные приспособительные адаптации к жизни в условиях Балтики. В зависимости от географического положения наблюдаются общие изменения в структуре популяций и темпе созревания особей. В северных районах моря по причине более суровых климатических условий темп созревания замедлен, и в составе нерестового стада донных рыб преобладают старшие возрастные группы. Для южных районов характерен повышенный темп созревания, более раннее начало нереста и большая его продолжительность. Балтийской треске и камбаловым рыбам свойственна также единая тенденция, на-

правленная на увеличение диаметра икринок у особей, принадлежащих к популяциям, которые обитают по направлению с юго-запада на северо-восток, что является адаптацией к снижающейся солености воды.

*Динамика урожайности и уловов донных рыб.* В качестве показателей биологической продуктивности популяций использованы многолетние сведения о численности молодого поколения рыб в возрасте от 1 до 2 лет (рекрутов), по величинам биомасс нерестовых стад, а также данные об уловах и промысловой смертности на основе современных отчетов Международного совета по изучению моря (ICES, 2014а, 2015).

На рис. 2, а представлена многолетняя динамика численности молоди рыб в возрасте 2 лет и биомассы нерестового стада восточнобалтийской популяции трески (ICES, 2014а, 2015). В 1973–1974 гг. чис-

ленность молоди превысила 400 млн экз., а в конце 1970-х и в начале 1980-х гг. наблюдались новые пики численности, оцениваемые в 600–700 млн экз. Однако уже к середине 1980-х гг. численность молоди резко снизилась до уровня 250–270 млн экз. и наметилась устойчивая тенденция к дальнейшему ее снижению. В последующие годы происходило резкое, драматическое сокращение численности рекрутов до минимальных значений около 100 млн экз. в начале 1990-х гг. В дальнейшем с 2005 г. наметилась слабая тенденция к росту. Биомасса нерестового стада (БНС) восточнобалтийской трески в середине 1960-х гг. оценивалась примерно в 200 тыс. т. В дальнейшем наблюдался рост ее значений примерно до 650 тыс. т в начале 1980-х гг. Затем, в конце 1980-х, наблюдалось резкое снижение биомассы нерестового стада до уровня около 100 тыс. т в начале 1990-х гг.



**Рис. 2.** Многолетняя динамика показателей продуктивности восточнобалтийской (подрайоны ICES № 25–32) (а) и западнобалтийской (подрайоны ICES № 22–24) (б) популяций трески; по оси ординат слева: (—●—) — численность молодых особей в возрасте 2 лет, млн экз.; по оси ординат справа: (—) — биомасса нерестового стада, тыс. т. По данным: ICES, 2014а, 2015.

Данный показатель продуктивности продолжает оставаться на достаточно низком уровне и в настоящее время. В целом можно отметить весьма медленный темп восстановления запасов восточнобалтийской трески.

Многолетняя динамика численности молоди западнобалтийской трески, как видно на рис. 2, б, также демонстрирует значительные межгодовые колебания. За рассматриваемый период времени наибольшие значения в 190–230 млн экз. отмечались в начале 1970-х гг. Затем последовала достаточно выраженная тенденция к снижению до уровня 25–30 млн экз. в конце 1980-х гг. С середины 1990-х гг. численность молоди западнобалтийской трески начала постепенно расти до уровня 80–120 млн экз., совершая межгодовые колебания. Однако в период с 2006 г. по 2012 г. вновь наблюдалось значительное снижение численности молодых поколений до значений, близких к началу 1990-х гг.

Биомасса нерестового стада западнобалтийской популяции трески с начала 1970-х до начала 1980-х гг. в целом находилась на высоком уровне и колебалась в пределах 35–50 тыс. т. С середины 1980-х гг. возникла тенденция к выраженному ее снижению, минимальные значения за рассматриваемый период достигли в 1990–1991 гг. 10–12 тыс. т. Затем, к середине 1990-х гг., биомасса нерестового стада начала возрастать и в 1994 г. превысила 40 тыс. т. С начала XXI в. вплоть до настоящего времени данный показатель продуктивности западнобалтийской популяции трески составляет в среднем около 30 тыс. т.

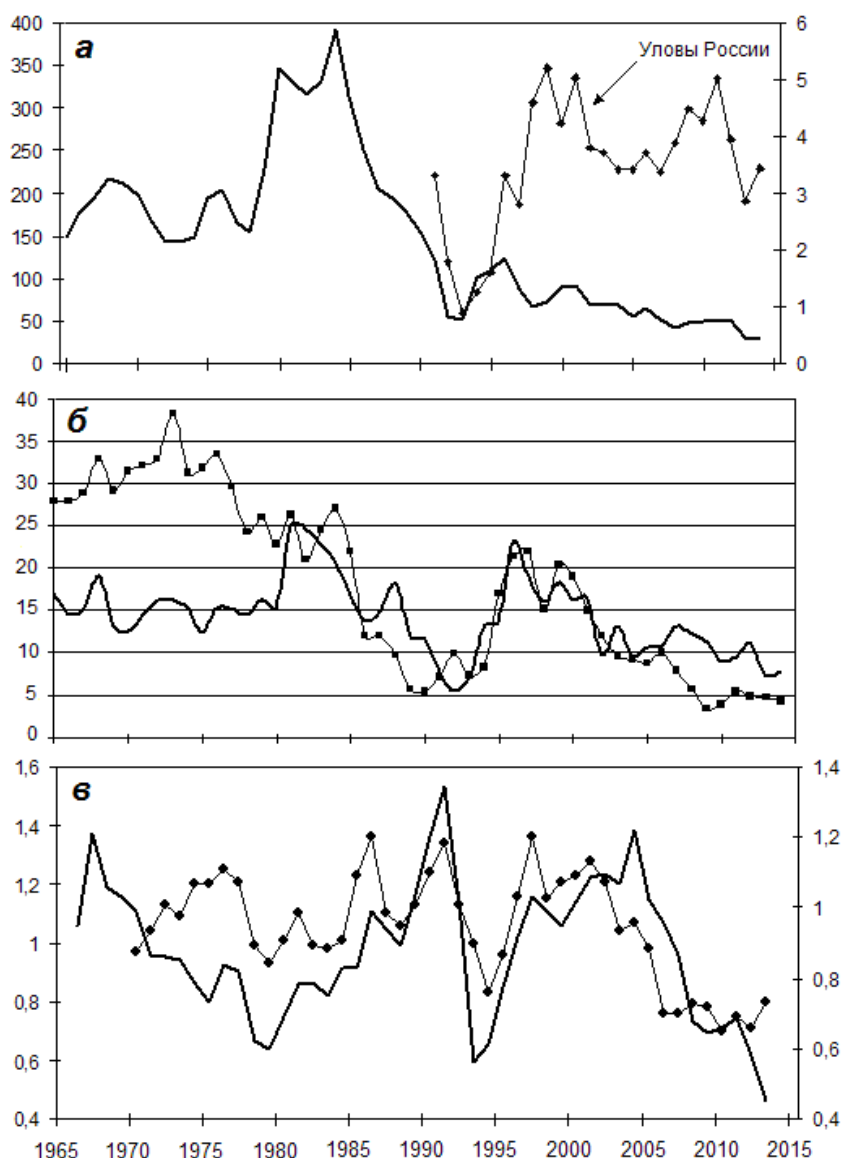
Суммарные уловы восточнобалтийской трески в подрайонах ICES № 25–32, как видно на рис. 3, а, в период с 1965 по 1977 гг. не превышали 220 тыс. т. Затем проявилась тенденция к значительному возрастанию уловов до максимума в 392 тыс. т в 1984 г. В дальнейшем наблюдалось резкое сокращение величин уловов, и в 1992–1993 гг. они достигли минимума, не превышающего 55 тыс. т. В последующие годы на фоне введенных ограничений на вылов трески в Балтийском море уловы продолжали оста-

ваться на стабильно низком уровне с тенденцией к снижению до величин около 30 тыс. т в настоящее время. Уловы трески России с 1991 по 2014 гг., как видно из рисунка 3, а, демонстрировали значительное возрастание в 1998–1999, 2001 и 2011 гг., достигая в эти периоды около 5 тыс. т. Минимальные значения уловов наблюдались в 1993 г., когда они снизились до уровня менее 1 тыс. т, а также в 2013 г., составляя около 2,8 тыс. т (ICES, 2014а, 2015).

Следует заметить, что, несмотря на ускоренное техническое развитие рыбопромысловой отрасли начиная с 1950-х гг., величины уловов балтийской трески в первой половине и в конце XX в. вполне сопоставимы, что свидетельствует о том, что количество выловленной рыбы определяется не только интенсивностью промысла и применением все более эффективных орудий лова, но и во многом зависит от условий ее воспроизводства. Величина промыслового изъятия от нерестового запаса для восточнобалтийской популяции трески изменялась в пределах от 42% в 1978 г. до 90% — в 1991 г. (ICES, 2014а, 2015).

В целом установлено, что динамика уловов восточнобалтийской трески во многом соответствует изменчивости значений биомассы нерестового стада. Это говорит о том, что промысел затрагивает в основном половозрелую часть популяции. Коэффициент корреляции ( $r$ ) в данном случае равен 0,82 при уровне обеспеченности связи ( $\rho$ ), равном 99%.

Уловы западнобалтийской трески, как видно из рис. 3, б, в подрайоне ICES № 24 с середины 1960-х гг. по конец 1970-х находились на уровне в среднем около 15 тыс. т в год. Затем после непродолжительного роста значений до 25 тыс. т последовала тенденция к их значительному сокращению до 10 тыс. т и менее в начале 1990-х гг. В конце 1990-х гг. наблюдался новый период увеличения уловов до значений более 20 тыс. т, который оказался непродолжительным и сменился устойчивой тенденцией к их снижению с начала XXI в. по настоящее время. Динамика



**Рис. 3.** Многолетняя динамика величин суммарных уловов (тыс. т) восточнобалтийской (а) и западнобалтийской (б) популяций трески, а также величин их промысловой смертности (в). а — по оси ординат слева: уловы в подрайонах ICES № 25–32 (—), по оси ординат справа: уловы России (—♦); б — уловы в подрайонах ICES № 22 (—■) и № 24 (—); в — промысловая смертность особей в возрасте от 4 до 6 лет в подрайонах ICES № 25–32 (по оси ординат слева (—)) и особей в возрасте от 3 до 5 лет в подрайонах ICES № 22–24 (по оси ординат справа (—♦)). По данным: ICES, 2014а, 2015.

уловов трески в подрайоне ICES № 22 в целом соответствует изменчивости в подрайоне № 24 с той лишь разницей, что с середины 1960-х гг. по середину 1970-х уловы трески в подрайоне ICES № 22 демонстрировали рост с максимумом в 1973 г., составившим около 37 тыс. т.

Значения промысловой смертности в период с 1980-х по начало 1990-х гг. как для

западного, так и для восточного запасов трески были весьма значительны и, как видно из рис. 3, в, этот показатель изменялся в пределах 1,0–1,4 и 0,7–1,3 соответственно (ICES, 2014а, 2015). В сентябре 2003 г. на заседании 29-й сессии Международной комиссии по рыболовству в Балтийском море (International Baltic Sea Fishery Commission — IBSFC),

которая проходила в г. Вильнюс (Литва), было принято решение о частичном запрете на вылов балтийской трески всеми странами с 16 июня по 15 августа, т.е. в период наиболее интенсивного икрометания восточно-балтийской популяции. Такое решение представляется вполне оправданным. Сохранение тенденции к дальнейшему снижению запаса привело к необходимости уменьшить величину допустимых уловов в 2012 г. по сравнению с периодом 1996–1997 гг. фактически более чем в три раза — со 180 до 52 тыс. т.

По литературным данным (Nissling, 1994; Karasiova et al., 2008) выполнен анализ тесноты связи между многолетней средней изменчивостью выживаемости икры трески на нерестилищах в районе Готландской, Гданьской и Борнхольмской впадин и численностью молодого поколения в возрасте 2 лет в юго-западных и центральных районах моря. В табл. 1 представлены соответствующие коэффициенты корреляции. Установлено, что в подрайоне ICES № 22, в территориальных водах Дании и в центральной части моря (подрайоны ICES № 25–32) наблюдается статистически значимая связь положительного характера между выживаемостью икры и численностью молодого поколения. Подобная ситуация характерна также и для большинства других атлантических популяций трески. Однако численность рекрутов трески в подрайоне ICES № 24 значимой связи с выживаемостью икры не демонстрирует, что объясняется, вероятно, иными причинами, в том числе выживаемостью молоди в первую зимовку. Целесообразно проанализировать также степень тесноты связи между многолетней динамикой численности молодого поколения трески в возрасте до 3 лет и биомассами нерестовых стад в различных районах. Результаты таких расчетов представлены в табл. 2.

Как видно (табл. 2), для всех рассматриваемых акваторий характерно наличие достаточно тесной статистически значимой корреляционной связи между биомассами нерестовых стад и численностью молодого поколения трески. В наибольшей мере это

характерно для подрайона ICES № 22 (зона проливов,  $r = 0,74$  при  $\rho = 99\%$ ), что свидетельствует о высокой выживаемости молодых особей и их способности быстро пополнять нерестовое стадо. В подрайоне ICES № 24 зависимость биомассы нерестового стада от численности предшествующего молодого поколения выражена в меньшей степени. В центральной части моря в подрайонах ICES № 25–32 теснота связи между рассматриваемыми показателями урожайности трески по мере возрастания временного сдвига БНС относительно численности молоди значительно снижается.

На рис. 4 показана обобщенная динамика уловов балтийской речной камбалы в подрайонах ICES № 22–23, 24–25, 26, 27, 28, 29 и 32 (ICES, 2014b). Как видно из представленных данных, в большинстве рассматриваемых подрайонах уловы демонстрировали значительное снижение в начале 1990-х гг. Применительно к уловам в подрайонах ICES № 22–23 резкое их снижение наблюдалось также в 2003–2006 гг., в то время как периоды значительного увеличения пришлись на конец 1970-х гг. и начало 2000-х гг. В подрайонах ICES № 24–25 с начала 1970-х гг. по начало 1990-х годов уловы были на достаточно низком уровне, составляя в среднем около 5 тыс. т, с относительными минимумами в конце 1970-х—начале 1980-х гг. Однако уже в середине 1990-х гг. величины уловов возросли до 12 тыс. т. В дальнейшем с начала XXI в. уловы устойчиво находились на достаточно высоком уровне, превысив в 2014 г. 14 тыс. т.

В подрайонах ICES № 26 и 28, соответствующих району обитания крупной популяции речной камбалы Восточного Готланда и Гданьского залива, многолетняя динамика уловов демонстрирует весьма тесную корреляционную связь ( $r = 0,9$  при  $\rho = 99\%$ ). За рассматриваемый период с середины 1970-х гг. до середины 1990-х годов наблюдалась тенденция к снижению уловов с достаточно выраженной межгодовой изменчивостью. В дальнейшем уловы начали существенно возрастать и достигли максимумов



## ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

**Таблица 1.** Коэффициенты корреляции ( $r$ ) между средней выживаемостью икры трески на основных нерестилищах и численностью молоди в возрасте двух лет

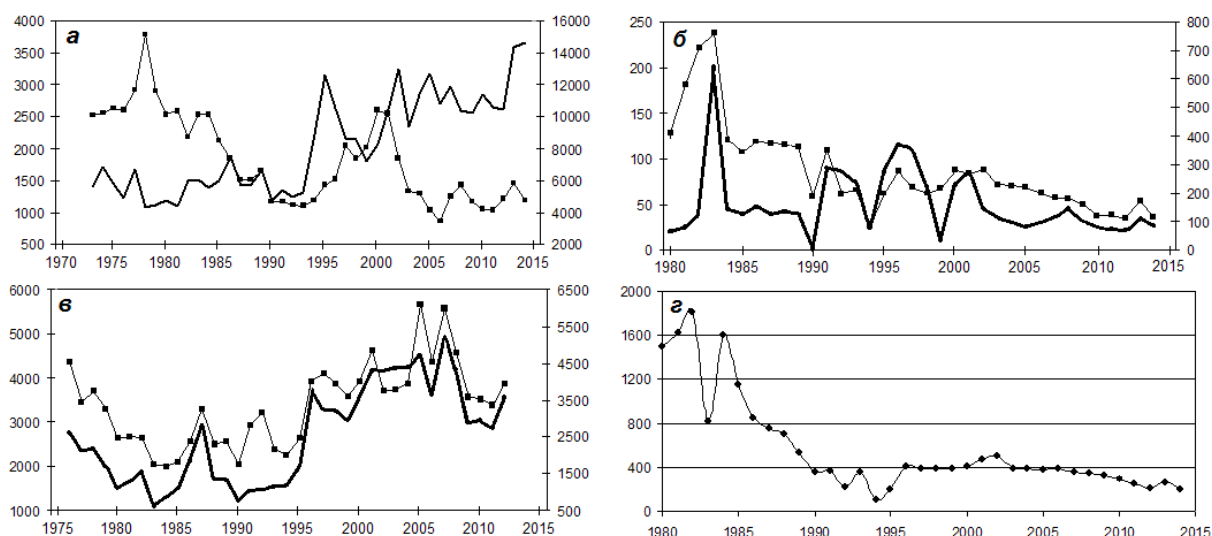
Временной сдвиг относительно выживаемости икры, гг.	Численность молоди в подрайонах ICES		
	№ 22	№ 24	№ 25–32
	западнобалтийская популяция		восточнобалтийская популяция
0	-0,06	0,31	0,32
1	0,11	-0,13	0,57*
2	0,25	0,26	0,16
3	0,52*	0,09	-0,09

**Примечание.** \*Соответствует 95%-ному уровню обеспеченности связи.

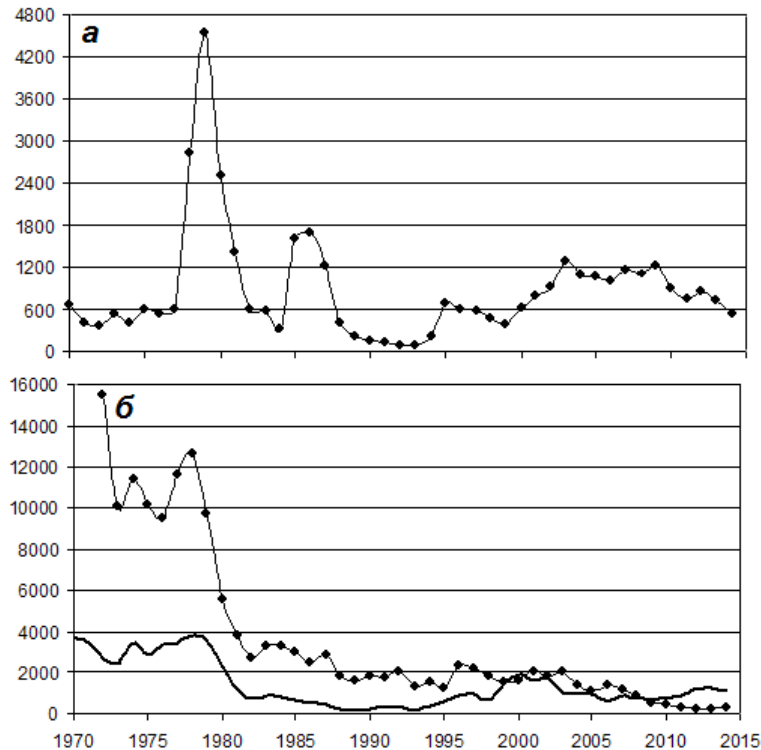
**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции ( $r$ ) между численностью молоди трески в возрасте двух лет и биомассами ее нерестовых стад в различных районах

Временной сдвиг биомассы нерестовых стад относительно численности молоди, гг.	Численность молоди в подрайонах ICES		
	№ 22	№ 24	№ 25–32
	западнобалтийская популяция		восточнобалтийская популяция
0	0,65**	0,42*	0,55**
1	0,74**	0,51*	0,38*
2	0,66**	0,28	0,16
3	0,62**	0,32	0,02

**Примечание.** Здесь и в табл. 4–6: \* \*\*соответствуют 95%-ному и 99%-ному уровню обеспеченности связи.



**Рис. 4.** Многолетняя динамика уловов (т) балтийской речной камбалы в различных акваториях моря: а – подрайоны ICES № 22–23 (по оси ординат слева (—■—) и № 24–25 (по оси ординат справа (—)); б – подрайоны ICES № 27 (слева (—■—)) и № 29 (справа (—■—)); в – подрайоны ICES № 26 (слева (—■—)) и № 28 (справа (—■—)); г – в подрайоне ICES № 32. По данным: ICES, 2014б.



**Рис. 5.** Многолетняя динамика уловов морской камбалы в Балтийском море (т): *а* — суммарные уловы в центральной части моря в подрайонах ICES № 24–29; *б* — вылов Данией морской камбалы в юго-западной части моря в подрайонах ICES № 21 (—◆—) и № 22 (—). По данным: ICES, 2014б.

в подрайоне ICES № 26 в 2007 г., составляя около 5 тыс. т. В подрайоне ICES № 28 наиболее высокие величины уловов наблюдались в 2005 и 2007 гг., достигая уровня около 6 тыс. т.

В центральной части моря, в подрайонах ICES № 27 и 29, значения уловов также демонстрируют выраженную и во многом сходную временную динамику. Выделяется период 1982–1989 гг., когда уловы в подрайоне ICES № 29 находились на достаточно высоком уровне, превосходящем 400 т, вслед за которым последовала продолжительная тенденция к их снижению до значений менее 200 т в настоящее время. Уловы речной камбалы в подрайоне ICES № 32, который соответствует Финскому заливу, в первой половине 1980-х гг. достигли наиболее высоких значений за рассматриваемый период с максимумом около 1800 т в 1982 г. Однако уже к концу 1980-х гг. возникла отчетливая тенденция к резкому снижению уловов до минимума в 1994 г, когда уловы составили всего

около 100 т. В конце 1990-х гг. уловы вновь возросли до значений около 400 т и оставались примерно на этом уровне до 2005 г., после чего начали снижаться до современного уровня около 200 т в год.

Произведено сравнение многолетней динамики уловов речной камбалы в различных акваториях. Результаты корреляционного анализа данных позволяют говорить о наличии достаточно тесной значимой связи между уловами в центральной части моря в подрайонах ICES № 27 и № 29 и в южных подрайонах ICES № 24–25 ( $r = 0,62–0,68$  при  $p = 99\%$ ). На рис. 5 представлена многолетняя динамика уловов морской камбалы в центральных и юго-западных районах моря (ICES, 2014б). Данный вид семейства камбаловых рыб характеризуется значительно меньшей толерантностью к низкой солености воды, чем речная камбала, и распространен преимущественно в юго-западной части моря, где промысел морской камбалы наиболее развит. Как видно из представленных на рис. 5, *а*

данных, уловы морской камбалы в центральной части Балтики за рассматриваемый период времени достигали наибольших значений в 1978–1980 гг. с максимумом около 4,5 тыс. т в 1979 г. Минимальные значения уловов наблюдались в 1989–1994 гг., когда они не превосходили 200 т в год.

С середины 1995 г. возникла тенденция к умеренному возрастанию уловов до 1200 т в год в период с 2003 по 2009 гг. Далее последовало снижение до уровня менее 600 т в 2014 г. Уловы Дании в подрайонах ICES № 21 и 22, как видно из рис. 5, б, также демонстрируют резкое снижение в конце 1980-х—начале 1990-х гг. В особенности это было характерно для подрайона ICES № 21, где уловы сократились по сравнению с периодом 1970-х гг. в шесть—восемь раз.

Таким образом, для балтийской морской камбалы, так же как для трески и речной камбалы, было характерно многократное сокращение величин уловов в конце 1980-х и начале 1990-х гг.

*Оценка степени и характера влияния факторов среды на продуктивность донных рыб.* Установлено, что между выживаемостью икры балтийской трески на основных нерестилищах (Nissling, 1994; Karasiova et al., 2008) и различными факторами морской среды наибольшая теснота связи наблюдается со средними годовыми значениями концентрации кислорода в Готландской впадине на горизонте 90 м ( $r = 0,53$  при  $\rho = 99\%$ ). Минимальные за рассматриваемый период значения выживаемости икры трески (от 1,3 до 3,5%) наблюдались в 1960, 1968 и 1982 гг. на фоне уменьшения концентрации растворенного в воде кислорода до уровня от 0,43 до 0,85 мг/л. Значительное возрастание выживаемости икры трески до значений от 9 до 14% наблюдалось в период с 1976 по 1978 гг., а также в 1984 и 1985 гг. на фоне возрастания концентрации растворенного в воде кислорода до 2–2,2 мг/л.

Возрастание солености, концентрации кислорода и температуры воды в Готландской впадине сопровождается закономерным увеличением численности молодого

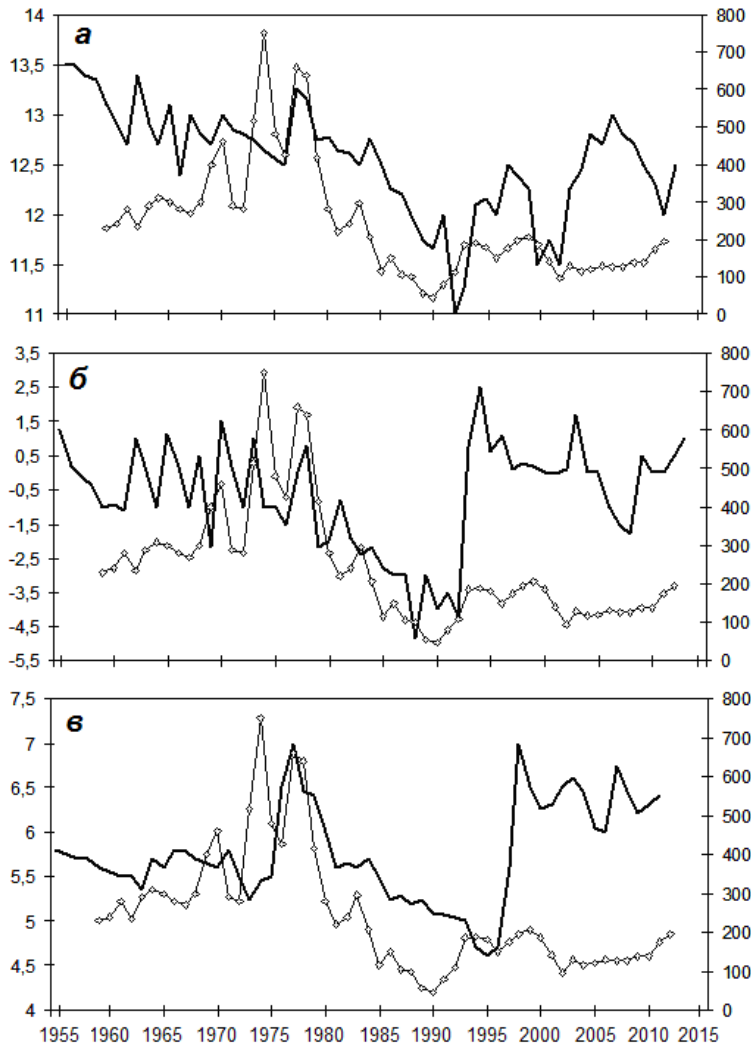
поколения восточнобалтийской трески (рекрутов) в возрасте от 1 до 2 лет в центральной части моря. Графически данные связи представлены на рис. 6. Наибольшая теснота связи динамики численности рекрутов установлена с соленостью воды в придонном горизонте ( $r = 0,71$  при  $\rho = 99\%$ , временной сдвиг относительно солености составляет 1 год).

Формирование наиболее урожайных поколений восточнобалтийской трески в 1972 и 1973 гг., в 1976 и 1977 гг., а также в 1979 и 1980 гг. наблюдалось на фоне возрастания солености в придонном горизонте Готландской впадины до 12,8–13,2‰. Однако со второй половины 1980-х гг. возникла отчетливая тенденция к снижению солености. При этом численность рекрутов трески в возрасте двух лет снизилась в 1990–1991 гг. по сравнению с периодом 1978–1979 гг. более чем в шесть раз.

Между соленостью в промежуточном слое Готландской впадины (глубина 100 м) и численностью рекрутов в центральной части моря также получены значимые коэффициенты корреляции, но теснота связи здесь меньше ( $r = 0,64$  и  $r = 0,66$  при  $\rho = 99\%$  соответственно при наличии временного сдвига численности рекрутов относительно значений солености на 1 и 2 года).

Зависимость численности рекрутов восточнобалтийской трески от содержания растворенного кислорода проявляется в придонном горизонте Готландской впадины ( $r = 0,54$  при  $\rho = 99\%$ , временной сдвиг относительно концентрации кислорода составляет 2 года), в то время как с концентрацией кислорода в промежуточном слое на глубине 90 м значимая связь отсутствует.

В Борнхольмской впадине также наблюдается достаточно тесная зависимость выживаемости икры трески от влияния факторов среды — с соленостью ( $r = 0,55$  при  $\rho = 99\%$ ) и температурой воды ( $r = 0,52$  при  $\rho = 99\%$ ) в придонном горизонте. Статистически значимая прямая зависимость численности молоди восточнобалтийской трески в возрасте двух лет от содержания



**Рис. 6.** Характер зависимости между численностью молодого поколения восточнобалтийской популяции трески в возрасте двух лет, млн экз. (по оси ординат справа (—○—)) от: а — солёности воды, ‰ (—); б — концентрации растворенного в воде кислорода и сероводорода (отрицательные значения), мг/л (—); в — температуры воды, °С (—) в придонном горизонте Готландской впадины.

растворенного кислорода проявляется в придонном горизонте Готландской впадины ( $r = 0,57$  при  $p = 99\%$ , временной сдвиг относительно концентрации кислорода составляет 2 года), в то время как с концентрацией кислорода в промежуточном слое на глубине 90 м значимая связь отсутствует.

Полученные результаты позволяют рассчитать уравнения регрессии между численностью молодого поколения балтийской трески — особей в возрасте 2 лет — с различными параметрами морской среды в придонном горизонте Готландской впадины, ис-

ходя из их средних годовых значений. Вид уравнений представлен в табл. 3, где также приведены их статистические параметры:  $R^2$  — коэффициент детерминации,  $\bar{A}$  — средняя ошибка аппроксимации, определяемая как среднее отклонение расчетных значений от фактических.

Балтийский шпрот *Sprattus sprattus balticus* составляет основу пищевого рациона взрослой трески (Бирюков, 1970). Достаточная накормленность трески перед нерестом, по-видимому, должна благоприятно сказываться на качестве половых продуктов

**Таблица 3.** Уравнения регрессии между численностью молодого поколения восточнобалтийской популяции трески в возрасте двух лет в подрайонах ICES № 25–32, биомассой ее нерестового стада и различными предикторами

Вид уравнения регрессии	Предиктор	Предиктант	$R^2$	$\bar{A}$
$ЧМПТ = 217,705 S\text{‰} - 2446,75$	Соленость воды	ЧМПТ в возрасте 2 лет	0,72	6
$ЧМПТ = 59,67O_2 + 421,66$	Концентрация кислорода		0,62	10
$ЧМПТ = 163,85 Tw - 653,28$	Температура воды		0,65	8
$ЧМПТ = -2706,2 + 82,2 S\text{‰} + 199,5 Tw - 22,05 O_2$	Соленость, температура воды, концентрация кислорода		0,75	5
$БНС \text{ трески} = 668,32 - 2,37 \times УШ$	Уловы шпрота	БНС	0,55	12

**Примечание.** ЧМПТ – численность молодого поколения трески в возрасте 2 лет, млн экз.; БНС – биомасса нерестового стада, тыс. т;  $S\text{‰}$  – соленость воды, г/л;  $O_2$  – концентрация растворенного в воде кислорода, мг/л;  $Tw$  – температура воды, °С; УШ – уловы шпрота, тыс. т;  $R^2$  – коэффициент детерминации,  $\bar{A}$  – средняя ошибка аппроксимации, %.

и в определенной мере положительно влиять на выживаемость икры и численность молодого поколения. Коэффициент корреляции между значениями уловов шпрота и биомассой нерестового стада трески  $r = -0,68$  при  $\rho = 99\%$  свидетельствует о том, что динамика стада взрослой балтийской трески во многом зависит от урожайности поколений шпрота, индикатором чего могут выступать его уловы.

Проанализирована степень и характер влияния факторов среды на динамику биомасс нерестовых стад и уловов западнобалтийской трески в подрайонах ICES № 22 и 24. В табл. 4 представлены коэффициенты корреляции между значениями биомассы нерестового стада, уловами западнобалтийской трески и абиотическими факторами среды в крупнейших впадинах Балтийского моря. Горизонты глубин и тип фактора в каждом районе избирались в соответствии с результатами анализа влияния факторов среды на молодь западнобалтийской трески. Так как между численностью молодых особей и половозрелых поколений западнобалтийской трески в отличие от восточнобалтийской существует весьма тесная связь ( $r > 0,8$ ), то логично проанализировать влияние на биомассу нерестового ста-

да и уловы, прежде всего, тех предикторов, которые оказывали значимое влияние на динамику численности молодежи. Биомассы нерестовых стад и уловы демонстрируют наибольшую тесноту связи с динамикой океанологических факторов среды в придонном горизонте Готландской впадины. Снижение до минимальных значений биомассы нерестового стада и уловов трески в начале 1990-х гг. наблюдалось на фоне экстремально низких значений концентрации кислорода в придонном горизонте. С температурой воды в Готландской впадине показатели урожайности половозрелой западнобалтийской трески демонстрируют значимую, но менее тесную связь, чем с соленостью и содержанием кислорода. Наибольший коэффициент корреляции получен между температурой воды в Готландской впадине на глубине 240 м и биомассой нерестового стада в подрайоне ICES № 22 при временном сдвиге на 3 года ( $r = 0,57$ ). С соленостью в придонном горизонте Гданьской впадины значимая связь отмечается только с биомассой нерестового стада трески и уловами в водах Дании при временном сдвиге параметров урожайности относительно температуры на два года (соответственно  $r = 0,53$  и  $r = 0,46$  при  $\rho = 95\%$ )

**Таблица 4.** Коэффициенты корреляции между биомассами нерестовых стад, а также уловами трески в различных районах и абиотическими факторами среды

Фактор среды	Временной сдвиг, гг.	Биомасса нерестового стада		Уловы	
		Подрайоны ICES			
		№ 22	№ 24	№ 22	№ 24
Соленость воды в Готландской впадине, 240 м	1	0,67**	0,64**	0,66**	0,64**
	2	0,75**	0,76**	0,72**	0,73**
	3	0,72**	0,71**	0,67**	0,68**
Содержание кислорода в воде, Готландская впадина, 240 м	1	0,74**	0,52**	0,62**	0,47**
	2	0,55**	0,42**	0,38*	0,32
	3	0,37*	0,23	0,22	0,17
Температура воды в Готландской впадине, 240 м	1	0,37**	0,38*	0,36*	0,45**
	2	0,35**	0,55**	0,51**	0,52**
	3	0,58**	0,48**	0,45**	0,46**
Соленость воды в Гданьской впадине, 100 м	1	0,23	0,27	0,21	0,25
	2	0,52**	0,02	0,42**	0,16
	3	0,37*	0,12	0,24	0,18
Температура воды в Гданьской впадине, 100 м	1	0,35*	0,03	0,31	0,09
	2	0,48**	0,23	0,42**	0,23
	3	0,45**	0,22	0,35*	0,19

**Таблица 5.** Коэффициенты корреляции между показателями продуктивности речной камбалы в подрайонах ICES № 24–25 и факторами среды

Фактор среды	Временной сдвиг, гг.	Показатели урожайности поколений	
		Численность молодежи	Биомасса нерестового стада
Соленость воды в Готландской впадине, 100 м	0	0,46**	0,25
	1	0,55**	0,38**
	2	0,24	0,46**
Соленость воды в Готландской впадине, 240 м	0	0,15	0,62**
	1	0,25	0,81**
	2	0,38*	0,25
Содержание кислорода в Готландской впадине, 240 м	0	0,44**	0,25
	1	0,53**	0,33*
	2	0,24	0,47**
Температура воды в Гданьской впадине, 100 м	0	0,43**	0,25
	1	0,63**	-0,21
	2	0,57**	-0,09
Температура воды в Гданьской впадине, 240 м	0	-0,15	0,47**
	1	-0,13	0,63**
	2	-0,16	0,78**

**Таблица 6.** Коэффициенты корреляции между значениями уловов балтийской речной камбалы и абиотическими факторами среды в различных акваториях

Фактор среды	Временной сдвиг, гг.	Подрайоны ICES		
		№ 27–29	№ 22–23	№ 21 (пролив Каттегат)
Соленость воды в Готландской впадине, 240 м	2	0,44**	–0,03	0,66**
	3	0,57**	–0,09	0,71**
	4	0,51**	–0,24	0,73**
Содержание кислорода в Готландской впадине, 240 м	2	0,53**	0,28	0,34*
	3	0,72**	0,35**	0,38**
	4	0,58**	0,38**	0,43**
Температура воды в Готландской впадине, 240 м	2	0,41**	–0,07	0,52**
	3	0,43**	0,15	0,56**
	4	0,48**	0,03	0,26
Соленость воды в Гданьской впадине, 100 м	2	0,35*	–0,33**	0,22
	3	0,43**	–0,18	0,14
	4	0,27	–0,36*	0,03
Температура воды в Гданьской впадине, 100 м	2	0,03	0,25	0,17
	3	0,04	–0,36*	0,18
	4	0,02	0,37*	0,35*

В табл. 5 и 6 представлены результаты анализа степени и характера воздействия различных факторов и характеристик среды на параметры урожайности и уловы основных видов балтийских камбалообразных рыб. С динамикой значений концентрации кислорода в придонном горизонте Готландской впадины наибольшая теснота связи характерна для численности молоди речной камбалы в Арконском и Борнхольмском районах. Наибольший коэффициент корреляции получен в данном случае при наличии временного сдвига относительно содержания кислорода на 1 год ( $r = 0,53$  при  $p = 99\%$ ). Динамика значений биомасс нерестовых стад камбалообразных находится в меньшей, но значимой связи с данным фактором.

Таким образом, выполненный анализ степени и характера влияния на динамику показателей продуктивности популяций различных факторов морской среды позволил установить ряд зависимостей, которые могут

быть использованы в практике организации рационального рыболовства.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненный анализ материалов и данных позволяет заключить, что многолетняя динамика показателей продуктивности популяций донных балтийских рыб определяется прежде всего абиотическими факторами морской среды, а также в ряде районов находится в сильной зависимости от антропогенного воздействия в виде изъятия половозрелой части популяций промыслом.

Многолетняя изменчивость величин биомасс нерестовых стад популяций балтийской трески и уловов демонстрирует весьма высокую тесноту взаимной связи, что свидетельствует о прямом влиянии промысла на производственный потенциал. Сравнительный анализ интенсивности эксплуатации популяций балтийской трески позволяет говорить о

том, что наибольших величин антропогенное изъятие достигает в водах Юго-Западной Балтики. Для балтийской трески критический период, т.е. период, в течение которого каждая особь находится в определяющей зависимости от влияния различных экологических факторов среды и смертность ее наиболее высока, включает не только стадии эмбрионального развития, но, по-видимому, затрагивает весь первый, а возможно, и второй год жизни. Наиболее благоприятные условия для скорейшего созревания молодых особей характерны для подрайона ICES № 22.

Причинами экстремального снижения урожайности и уловов донных рыб в конце 1980-х—начале 1990-х гг. явились крайне неблагоприятные условия для их размножения, обусловленные климатической аномалией над регионом Северной Атлантики на фоне усиления антропогенного изъятия промыслом. Сравнительный анализ интенсивности эксплуатации популяций балтийской трески позволяет говорить, что наибольших величин антропогенное изъятие достигает в водах подрайонов ICES № 22—24. Здесь значения промысловой смертности (FM) популяции западнобалтийской трески достигали самых высоких величин (FM = 1,0—1,4). Антропогенное изъятие части популяции промыслом в центральной части моря было существенно меньшим (FM = 0,7—1,3). Для поддержания устойчивого воспроизводства трески в условиях экосистемы Балтийского моря необходимо, чтобы промысловое изъятие не превышало 25% от биомассы нерестового стада.

Несмотря на все усилия международных организаций, восстановления запасов и уловов балтийской трески до уровня середины 1980-х гг. достичь пока не удается. Величина общих допустимых уловов трески всеми странами в 2012 г. по сравнению с 1997 гг. была снижена более чем в три раза — со 180 до 52 тыс. т. Рекомендации ICES по объему общих уловов на 2015 г. состояли в следующем: для западнобалтийской трески предполагалось сокращение уловов до 8,8 тыс. т, для восточнобалтийской — до 29 тыс. т.

В настоящее время нет оснований полагать, что загрязнение Балтийского моря, в том числе донных отложений в ряде районов, способно оказывать существенное прямое влияние на численность популяций трески и других донных рыб. Однако пелагическая икра рыб является особенно чувствительной к воздействию токсикантов, в том числе тяжелых металлов. Поэтому требуется регулярно определять их содержание в эмбрионах, личинках рыб, а также во взрослых особях, оценивая степень и характер негативного воздействия.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Антонов А.Е.* Природная цикло-энергетика. Гидрометеорологическое и рыбопромысловое прогнозирование. СПб.: Гидрометеиздат, 2007. 216 с.

*Бирюков Н.П.* Балтийская треска. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 1970. 166 с.

*Грауман Г.Б.* Характеристика нереста и условий размножения трески в южной части Балтийского моря // *Вопр. ихтиологии.* 1966. Т. 6. Вып. 4. С. 629—635.

*Дроздов В.В., Смирнов В.В.* Колебания климата и донные рыбы Балтийского моря. СПб.: Изд-во РГГМУ, 2008. 249 с.

*Дмитриева М.А., Карпушевский И.В.* Созревание трески *Gadus morhua callarias* восточнобалтийской популяции в 1996—2005 гг. // *Вопр. рыболовства.* 2011. Т. 12. № 1 (45). С. 20—36.

*Зезера А.С.* 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: Изд-во АтлантНИРО, 2009. С. 6—17.

*Карпушевский И.В., Зезера А.С., Иванович В.М.* Адаптационные особенности популяций пелагических и демерсальных рыб в пространственной и временной динамике фактора солености вод Балтийского моря // *Тр. ЗИН РАН.* 2013. Приложение № 3. С. 128—135.



Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 1971. 472 с.

Проект «Моря». Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. III. Балтийское море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеиздат, 1994. 436 с.

Drozdov V.V., Smirnov N.P. Long-term changes of climate and hydrological regime in the Baltic region // Rus. Meteorol. Hydrol. 2011. V. 36. № 5. P. 340–347.

Karasiova E.M., Voss R., Eero M. Long-term dynamics in eastern Baltic cod spawning time: from small scale reversible changes to a recent drastic shift. ICES CM 2008/J: 03. Copenhagen, Denmark, 2008. P. 1–20.

Nissling A. Survival of eggs and yolk-sac larval of Baltic cod (*Gadus morhua* L.) at low oxygen levels in different salinities // ICES Mar. Sci. Symp. 1994. V. 198. P. 626–631.

ICES. Report of the Baltic fisheries assessment working group (WGBFAS). ICES CM 2014/ACOM:10. Copenhagen, Denmark, 2014a. 919 p.

ICES. Report of the benchmark workshop on Baltic flatfish stocks. ICES CM 2014/ACOM:39. Copenhagen, Denmark, 2014b. 320 p.

ICES. Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group. ICES CM/ACOM:10. Copenhagen, Denmark, 2015. 826 p.

**THE DYNAMICS OF POPULATIONS OF BOTTOM-DWELLING FISH  
PRODUCTIVITY OF THE BALTIC SEA *GADUS MORHUA MORHUA*, *GADUS MORHUA CALLARIAS*, *PLEURONECTES FLESUS*, *PLATESSA PLATESSA*  
IN RELATION TO ENVIRONMENTAL FACTORS AND FISHING**

© 2017 y. V.V. Drozdov

*Russian State Hydrometeorological University, St. Petersburg, 195196*

Achieved consideration of long-term dynamics of populations of productivity indicators of the main commercial demersal fish Baltic - Eastern Baltic cod *Gadus morhua callaris*, Western Baltic cod *Gadus morhua morhua*, a river *Pleuronectes flesus* and plaice *Platessa platessa*. Compiled and analyzed data on the survival of eggs on the spawning grounds, the number of juveniles, spawning stock biomass and catches for the different areas. On the basis of the use of correlation and regression methods established regional characteristics influence a number of environmental factors on the performance of bottom fish populations. The role of the fishing impact on the population concerned.

*Keywords:* Baltic cod, river and sea flounder, the number of juveniles, spawning stock biomass, catches factors of the marine environment, fishing mortality.