

УДК 597.562.574.3

## ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АРКТИЧЕСКОЙ ПИКШИ *MELANOGRAMMUS AEGLEFINUS* В УСЛОВИЯХ ПОТЕПЛЕНИЯ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2019 г. А. А. Филин<sup>1</sup>, \*, А. А. Русских<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства  
и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

\*E-mail: filin@pinro.ru

Поступила в редакцию 22.12.2017 г.

После доработки 27.04.2018 г.

Принята в печать 31.05.2018 г.

Рассмотрены факторы, влияющие на выживаемость северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* на разных этапах формирования численности промыслового пополнения. Показано, что закономерности формирования численности поколений пикши вследствие потепления Баренцева моря изменились. С конца 1990-х гг. отмечено усиление связи между численностью поколения на стадии 0-группы и в возрасте 3 года. Смертность донной молоди во время первых двух зимовок утратила доминирующее значение для появления высокоурожайных поколений. При этом возросла роль хищничества трески *Gadus morhua* в качестве регулятора численности донной молоди пикши. Обусловлено это тем, что повышение температуры воды в Баренцевом море создаёт благоприятные условия для роста численности не только пикши, но и её основного хищника – трески.

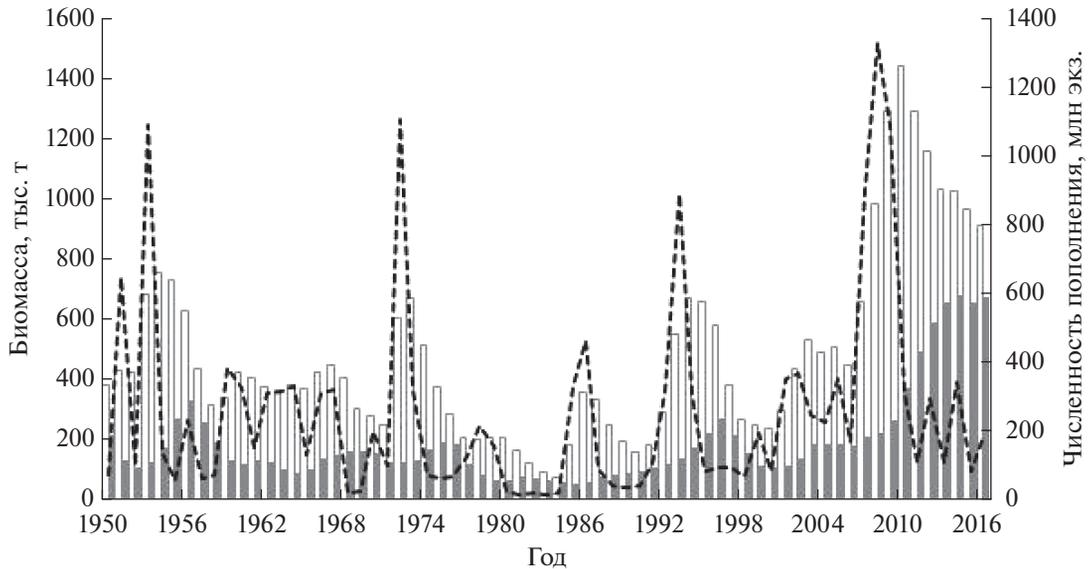
**Ключевые слова:** пикша *Melanogrammus aeglefinus*, 0-группа, численность, поколение, пополнение, смертность, нерестовый запас, температура, Баренцево море.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020061

Изучение закономерностей формирования численности поколений морских промысловых рыб имеет важное теоретическое и прикладное значение. Эти знания позволяют прогнозировать пополнение промысловых запасов с учётом влияния не только промысла, но и экосистемных факторов. Пикша *Melanogrammus aeglefinus* – важный объект промысла и один из наиболее многочисленных видов донных рыб в экосистеме Баренцева моря. Ареал её северо-восточной арктической популяции охватывает Баренцево море и прилегающие акватории, включая восточную часть Норвежского моря и район архипелага Шпицберген. Относится к бореальным видам, обитает как у дна, так и в толще воды на глубинах до 600–650 м при температуре от 2 до 10°C (Сони́на, 1977; Берестовский, Мухина, 1986; Russkikh, Dingsør, 2011). Продолжительность жизни пикши может достигать 20–24 лет, однако особи старше 10 лет встречаются в незначительном количестве. Половозрелой становится в возрасте 4–7 лет, при длине 40–60 см (Сони́на, 1977; Olsen et al., 2010). Основные нерестилища расположены вдоль склона континентального шельфа в Норвежском море. Нерестится в марте–июне, при температуре 4–6°C, над глу-

бинами 300–600 м. Икра пелагическая, инкубационный период длится 1–3 недели в зависимости от температуры воды (Сони́на, 1977, 1990; Russkikh, Dingsør, 2011). При переходе к активному питанию личинки опускаются из поверхностного слоя в толщу воды, где они потребляют мелкий планктон (Берестовский, Мухина, 1986). С нерестилищ икра и личинки заносятся в южную часть Баренцева моря и в Медвежинско-Шпицбергенский район (Сони́на, 1977). Первые месяцы жизни сеголетки проводят в пелагиали (пелагическая молодь), где питаются планктоном (Kovtsova, Lepesevich, 1995). В осенне-зимний период они оседают и переходят к придонному образу жизни (Сони́на, 1977; Bogstad, et al., 2013). Регулярные сезонные миграции пикши совершает с 3-летнего возраста (Сони́на, 1977; Берестовский, Мухина, 1986; Olsen et al., 2010). До этого молодь круглогодично держится в районах оседания.

Численность и биомасса пикши подвержены значительной межгодовой динамике. Согласно аналитическим оценкам Международного совета по исследованию моря (ИКЕС) (ICES, 2017), её максимальный запас, рассчитанный для 2010 г., в 20 раз превышает минимальный уровень запаса



**Рис. 1.** Динамика биомассы промыслового (□) и нерестового (■) запасов северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* и численности её пополнения (---) в возрасте 3 лет в 1950–2016 гг. (ICES, 2017).

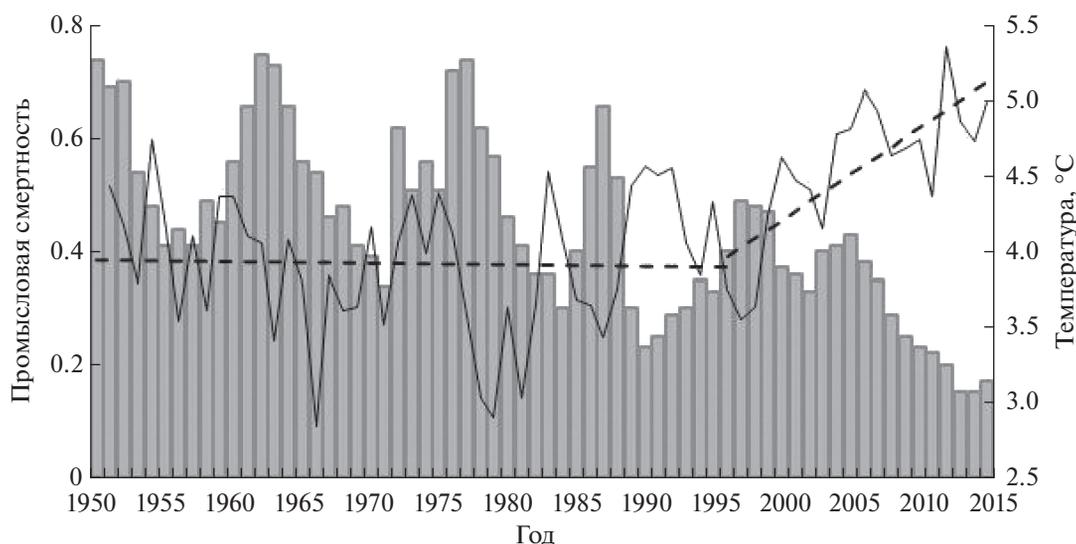
1984 г. — 1443 против 72 тыс. т (рис. 1). Величина промыслового пополнения меняется в ещё большем диапазоне: высокоурожайные поколения в возрасте 3 лет могут превышать по численности бедные поколения более чем в 100 раз.

Урожайность поколений пикши формируется в первые годы жизни и зависит от многих факторов, значение которых меняется на разных этапах развития. Максимальная смертность наблюдается в эмбриональный и личиночный периоды (Ковцова и др., 1989). Ведущими факторами, определяющими выживаемость икры и личинок пикши, являются температурные условия в районах нереста и на путях дрейфа, направление дрейфа, скорость течений и степень выедания хищниками (Ковцова и др., 1989). Бараненкова и Хохлина (1967), изучавшие численность и дрейф икринок и личинок пикши в 1959–1963 гг., пришли к выводу о том, что высокая численность икринок не всегда влечёт за собой высокую численность личинок, а впоследствии — донных сеголеток. Массовая гибель донной молоди может иметь место во время первой и второй зимовок вследствие неблагоприятных температурных условий в местах их оседания. В тёплые годы вероятность появления в Баренцевом море урожайных поколений пикши значительно возрастает в связи с повышением выживаемости молоди (Сонина, 1969; Пономаренко, 1978; Ковцова и др., 1989). Смертность вследствие хищничества, прежде всего со стороны трески *Gadus morhua*, также служит важным фактором, ограничивающим численность донной молоди пикши (Olsen et al., 2010; Dolgov et al., 2011).

Основной причиной смертности взрослой пикши является промысел. Промысловых размеров

она достигает в возрасте 3 года. По объёму вылова и экономической значимости данный вид занимает 2-е место после трески среди объектов российского донного промысла в Северном бассейне (Борисов и др., 2016). В 1978–1988 гг. вследствие чрезмерного пресса промысла биомасса нерестового запаса находилась ниже установленного ИКЕС ориентира (80 тыс. т). В соответствии с концепцией предосторожного подхода это предполагает негативные последствия для репродуктивного потенциала популяции (Бабаян, 2000). С 1999 г. промысловая смертность северо-восточной арктической пикши не превышала предосторожного уровня ( $F_{pa} = 0.47$ ), что соответствует минимальному риску для устойчивого состояния запаса (ICES, 2017).

Рост запаса пикши в Баренцевом море в начале текущего столетия происходил на фоне снижения промысловой смертности и повышения температуры воды (рис. 2). Благодаря появлению трёх последовательных высокоурожайных поколений 2004–2006 гг. промысловый запас пикши в 2009 г., впервые с 1950 г., превысил 1 млн т (рис. 1). Однако с 2011 г. началось его снижение в связи с отсутствием богатых пополнений. Причины этого следует искать в экосистемных изменениях, поскольку пресс промысла для пикши в последнее десятилетие находился на уровне исторического минимума (рис. 2). Структурные и функциональные перестройки, наблюдаемые в экосистеме Баренцева моря с конца прошлого столетия, обусловлены климатическими изменениями (Boitsov et al., 2012; Johannesen et al., 2012). Потепление моря, начавшееся в 1990-е гг., отразилось на всех компонентах экосистемы. Однако механизм влияния



**Рис. 2.** Средний коэффициент промысловой смертности (■) пикши *Melanogrammus aeglefinus* в возрасте 4–7 лет (ICES, 2017) и среднегодовая температура воды (—) в слое 0–200 м на гидрологическом разрезе Кольский меридиан; линейный тренд (- -) температуры воды рассчитан для двух периодов – 1950–1995 и 1996–2015 гг.

во многом не ясен, что порождает неопределённости при прогнозировании динамики запасов. Согласно докладу Межправительственной группы экспертов по изменению климата (IPCC), тенденция повышения температуры на акватории Баренцева моря в XXI в. сохранится как следствие глобального потепления (IPCC, 2014).

Цель настоящей работы – выявить особенности формирования численности поколений северо-восточной арктической пикши в условиях потепления Баренцева моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для анализа послужили данные из отчёта Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству за период 1980–2016 гг. (ICES, 2017). Из этого источника использовали оценки биомассы запасов пикши, трески и мойвы *Mallotus villosus*, показатели численности пополнения пикши в возрасте 6 мес. (0-группа) и 3 года, а также оценки годового потребления пикши треской.

Индексы численности 0-группы основных промысловых рыб Баренцева моря ежегодно рассчитывают по результатам совместной российско-норвежской экосистемной съёмки, выполняемой в августе–сентябре (Eriksen, Prozorkevich, 2011). Для анализа использовали индексы численности 0-группы пикши, полученные с учётом разной уловистости трала для молоди разных видов рыб (Прозоркевич, 2010). Годовое потребление треской основных кормовых объектов рассчитывают на основе совместной российско-норвежской базы данных (ПИНРО и Института морских исследований Норвегии) по количественному анализу

питания трески (Dolgov et al., 2008). Мы использовали также данные ПИНРО по частоте встречаемости пикши в желудках трески, полученные при полевом анализе питания (Инструкции ..., 2004). Этот показатель рассчитывали, как отношение числа указаний на пикшу в желудках трески к общему числу указаний на пищевые компоненты в исследованных желудках (в %).

Пространственное распределение донной молоди пикши оценивали по результатам многовидовой тралово-акустической съёмки, которая ежегодно проводилась ПИНРО в ноябре–декабре 1982–2015 гг. и охватывала Баренцево море и район архипелага Шпицберген. Сетка галсов включала траловые станции через 20–30 морских миль. Учётные траления выполняли донным тралом, оснащённым мелкоячейной вставкой с шагом ячеи 16 мм (Shevelev et al., 1988; Методическое пособие ..., 2006). Продолжительность тралений составляла 1 ч. Возраст рыб определяли по отолитам (Инструкции ..., 2004). Аналитические оценки численности пикши в возрасте 3 года (ICES, 2017) и показатели численности в возрасте 2+, полученные в осенне-зимней съёмке предыдущего года, характеризуют рыб одного и того же поколения.

В качестве характеристики температурных условий использованы данные ПИНРО по среднегодовой температуре воды на разрезе Кольский меридиан в слое 0–200 м.

При построении карт пространственного распределения молоди пикши использовали программное обеспечение Surfer XI. Для анализа статистических зависимостей применяли стандартный пакет программ Excel 2013.

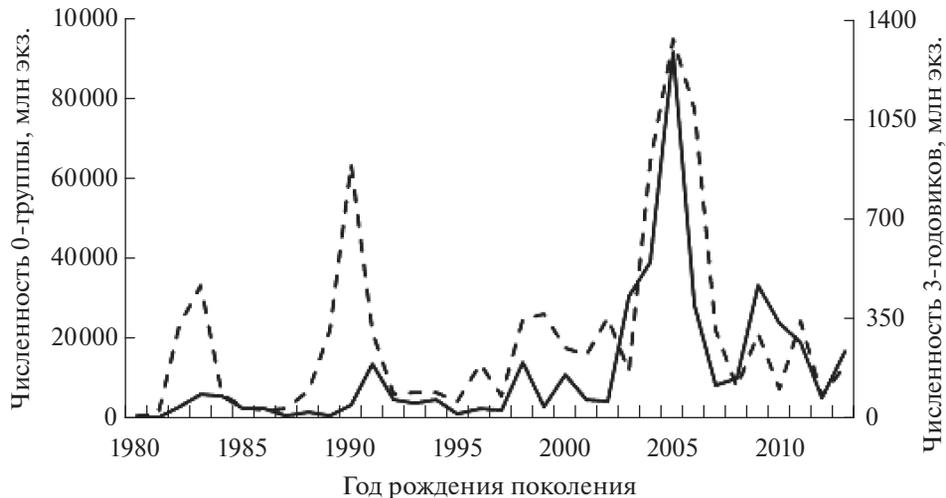


Рис. 3. Соотношение численности поколения пикши *Melanogrammus aeglefinus* на стадии 0-группы и в возрасте 3 года в 1980–2016 гг. (ICES, 2017): (—) — 0-группа, (---) — 3-годовики.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

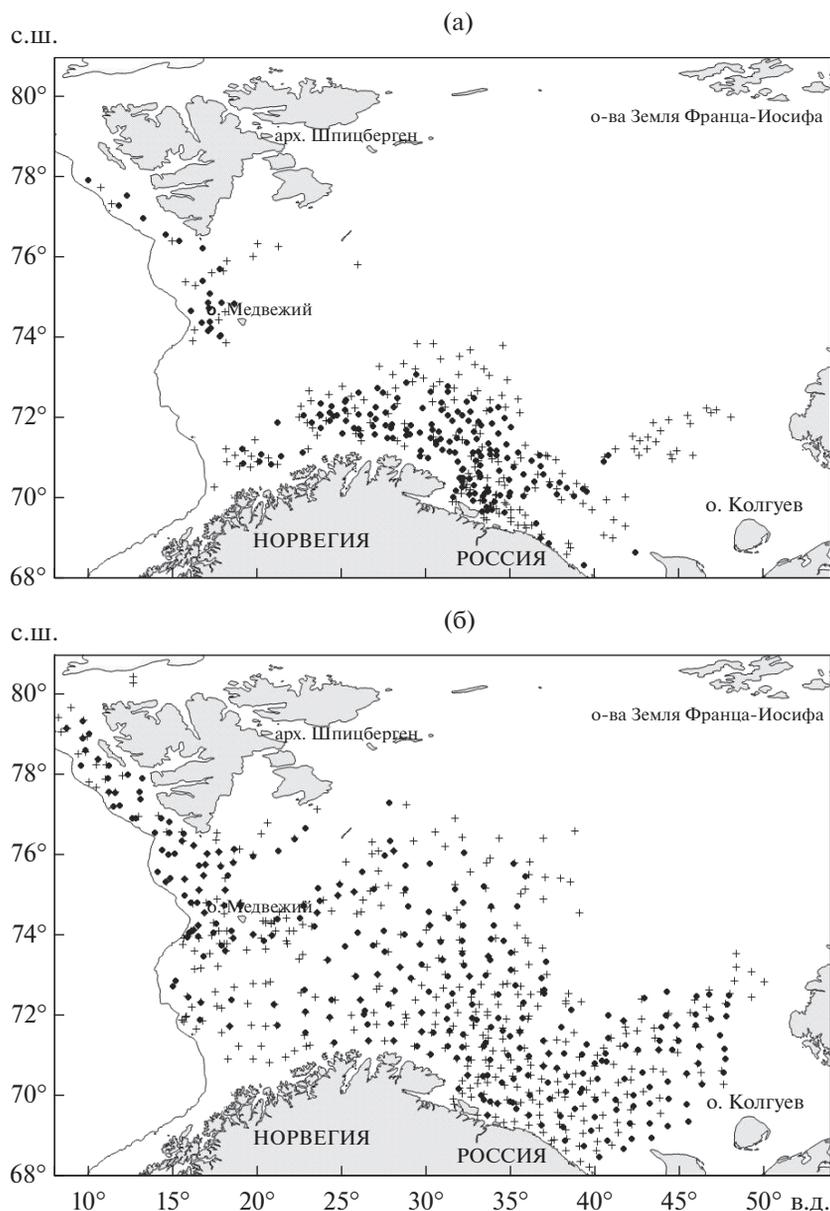
*Связь промыслового пополнения с численностью 0-группы.* Для годовых классов 1980–1996 гг. не выявлена связь между численностью пикши 0-группы и численностью того же поколения в возрасте 3 года (коэффициент корреляции ( $r$ ) 0.27), тогда как для поколений 1997–2013 гг. она выражена ( $r = 0.77$ ). Наблюдаемая с 1997 г. более тесная связь между численностью пикши 0-группы и последующей численностью в возрасте 3 года свидетельствует о возросшем влиянии смертности (выживаемости) пелагической молоди на формирование урожайности поколений (рис. 3). Выявленное соответствие в межгодовой динамике численности 0-группы и молоди в возрасте 3 года стало проявляться в период, характеризующийся тенденцией долгосрочного роста температуры воды в Баренцевом море (рис. 2). Это даёт основание полагать, что в основе отмеченных особенностей формирования урожайности пополнения пикши лежат климатические изменения.

*Зависимость пополнения от нерестового запаса и температуры воды.* Для всего анализируемого периода (1980–2016 гг.) значимая связь между биомассой нерестового запаса и численностью производимого им пополнения в возрасте 3 года отсутствует. Численность 0-группы закономерно возрастает лишь при увеличении нерестового запаса до 200 тыс. т ( $r = 0.69$ ). С температурой воды положительная связь численности молоди пикши проявляется для всех возрастных групп. Для 3-годовиков она наиболее тесная со средней температурой воды в первые два года жизни, а для 0-группы — в год рождения.

Слабую связь промыслового пополнения пикши с величиной нерестового запаса и относительно хорошо выраженную зависимость численно-

сти её молоди от температуры воды отмечали многие исследователи (Сонина, 1969; Ковцова и др., 1989; Лепесевич, 2003; Bogstad et al., 2013). На основе анализа данных за 1930–1970-е гг. Сонина (1977) приходит к выводу, что урожайность поколений пикши определяется условиями выживания, а не численностью и размерно-возрастным составом производителей, участвующих в нересте. Зависимость пополнения от запаса у северо-восточной арктической пикши становится очевидной, только если её рассматривать отдельно для каждого типа условий выживания (Серебряков и др., 2011).

Температурные условия в период первой зимовки, влияя на выживаемость донной молоди, отражаются на особенностях её распределения. В холодные годы часть сеголеток вынуждена зимовать в неблагоприятных температурных условиях, соответствующих местам оседания. В результате повышается смертность и, как следствие, сокращается акватория их распределения на востоке и северо-востоке моря в последующем году, т.е. в возрасте двухлеток. В исследованный нами период это наблюдалось в большинстве случаев до 1997 г. (рис. 4а). Исключения составляли лишь наиболее тёплые годы, такие как 1990 г., когда не только распределение, но и численность молоди пикши были наибольшими. С начала текущего столетия в условиях аномально тёплых лет заметных различий в распределении пикши в возрасте 0+ и 1+ не наблюдалось. Независимо от урожайности поколений, двухлетки всегда распределялись на обширной акватории, охватывая как юго-восточную часть Баренцева моря, так и Медвежинско-Шпицбергенский район (рис. 4б). При этом западная граница их распределения соприка-



**Рис. 4.** Типичное распределение молоди северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* одного поколения перед первой (+) и перед второй (●) зимовкой в холодные (а) и тёплые (б) годы (по данным съёмки ПИНРО): а – поколение 1985 г., б – поколение 2004 г.; (+) – сеголетки (возраст 0+), (●) – двухлетки (1+), (—) – изобата 800 м.

салась с предельными глубинами обитания пикши (600–650 м).

Высокая встречаемость в аномально тёплые годы донных сеголеток и двухлеток пикши на западной периферии ареала, вдоль свала больших глубин, предполагает занос части пелагической молоди на глубоководные участки, недоступные для обитания данного вида. Подтверждением этому служат данные о нахождении в августе–сентябре 2014 г. в районе к западу и северо-западу от архипелага Шпицберген сеголеток пикши в эпипелагиали над глубинами свыше 800 м (Knutsen et al., 2017). В этих условиях их ожидает неминуемая ги-

бель при переходе к донному образу жизни. Имеются также сведения о встречаемости в отдельные годы больших скоплений молоди пикши, дрейфующей поздней осенью над большими глубинами Норвежского моря (Sætersdal, 1962 – цит. по: Сонина, 1977). Количественно оценить масштабы смертности пелагической молоди, оказавшейся в ходе дрейфа в районах, непригодных для оседания, не представляется возможным. Есть основания лишь предполагать, что в период потепления Баренцева моря с усилением притока атлантических вод занос пелагической молоди пикши в глубоководные районы должен возрастать.

*Механизм влияния температуры воды на формирование численности поколений.* Температура среды оказывает как прямое, так и опосредованное влияние на выживаемость пикши на всех этапах онтогенеза. Для личинок критическим является период перехода на экзогенное питание (Никольский, 1961). Повышение температуры воды, как правило, способствует улучшению кормовой базы для личинок пикши, снижая вероятность их гибели от голода. Кроме того, это обеспечивает их более быстрый рост, что способствует снижению смертности в результате хищничества (Ковцова и др., 1989). Личинки пикши служат объектом питания для хищных беспозвоночных, таких как гребневика, медузы и сагитты (Ковцова и др., 1989). В период потепления также улучшаются условия откорма пелагической молоди. В тёплые годы отмечен рост средней длины пикши 0-группы (Otersen, Loeng, 2000; Eriksen et al., 2012). Как правило, возрастает и упитанность пелагической молоди, что способствует лучшей выживаемости в зимний период (Пономаренко, 1978; Kovtsova, Lepesevich, 1995).

Низкая температура воды может служить непосредственной причиной гибели молоди, не способной к активным миграциям. Критическим периодом температурного минимума для выживания молоди пикши во время первых двух зимовок является февраль–май (Пономаренко, 1978). Вследствие продолжительного пребывания при температуре воды ниже 2°C происходит нарушение осморегуляции. В результате может чрезмерно повыситься содержание солей в крови, что способно привести к летальному исходу, как это отмечено у молоди трески (Пономаренко, 1978). Кроме того, при низкой температуре молодь становится малоподвижной и характеризуется замедленной реакцией в связи с ухудшением условно-рефлекторной деятельности. Это делает её более доступной для хищников (Федоров, 1967).

*Смертность вследствие хищничества трески.* Как показано выше, при потеплении Баренцева моря смертность молоди пикши в период первых двух зимовок утрачивает определяющую роль в формировании урожайности поколений. В то же время возрастает значение хищничества в качестве регулятора численности донной молоди пикши. Обусловлено это тем, что повышение температуры воды в Баренцевом море способствует росту численности не только пикши, но и её основного хищника – трески (Пономаренко, 1978; Бойцов и др., 2003; Bogstad et al., 2013). В начале 2000-х гг. был отмечен многократный рост потребления пикши треской в Баренцевом море (рис. 5а).

Интенсивность выедания молоди пикши треской зависит от величины запаса не только трески, но и мойвы, являющейся одним из основных компонентов её питания. Роль альтернативных

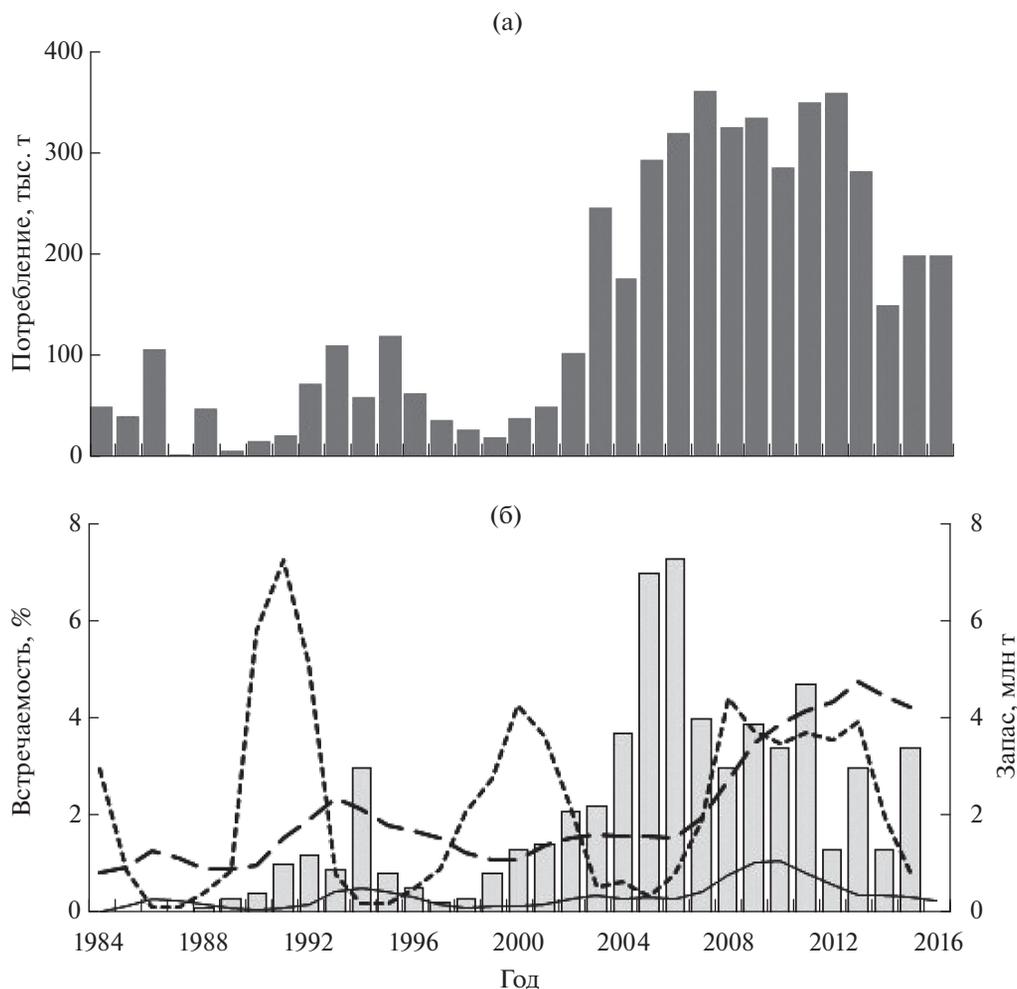
объектов в рационе трески, к которым относится и молодь пикши, существенно возрастает в условиях ухудшения кормовой базы, связанной с периодами низкого запаса мойвы в Баренцевом море (Yaragina, Dolgov, 2011). Наши данные также свидетельствуют о том, что встречаемость пикши в желудках трески была максимальной в периоды коллапса запаса мойвы (рис. 5б). Поэтому количественные оценки потребления пикши треской в 2003–2007 (при низком запасе мойвы) и 2008–2013 (при высоком запасе мойвы) гг. оказались близкими, хотя в первом периоде биомасса молоди пикши и запас трески (рис. 5б) были существенно ниже.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведённого анализа свидетельствуют о том, что изменение закономерностей формирования численности поколений у северо-восточной арктической пикши является следствием наблюдаемого потепления Баренцева моря. Смертность донной молоди во время первой зимовки утратила доминирующее значение для появления высокоурожайных поколений. Необходимым условием для этого стала повышенная выживаемость пикши на ранних стадиях развития. Это позволяет пересмотреть существующие представления об использовании численности 0-группы пикши в качестве ориентира промыслового пополнения. Прозоркевич (2010), используя данные за 1980–2005 гг., пришёл к выводу о том, что для северо-восточной арктической пикши влияние внешних факторов на выживаемость донной молоди настолько велико, что полностью определяет пополнение промыслового запаса вне зависимости от численности 0-группы. В соответствии с результатами нашего анализа, охватывающего больший временной ряд наблюдений, данное утверждение можно признать справедливым лишь для периода, предшествовавшего долгосрочному росту температуры воды в Баренцевом море.

В условиях современного потепления ситуация изменилась. Возросшая зависимость численности 3-годовиков от численности 0-группы позволяет установить граничный ориентир численности 0-группы, который с высокой долей вероятности предопределяет появление высокоурожайного поколения. По экспертной оценке, в качестве такого ориентира можно принять величину численности 0-группы на уровне 40–50 млрд экз.

Причины, обусловившие необычайно высокую численность 0-группы высокоурожайных поколений пикши 2004–2006 гг., в полной мере не ясны. Это нельзя объяснить лишь высокой величиной нерестового запаса и благоприятными температурными условиями. Решающую роль, по-видимому, сыграли другие факторы, которым в настоящее время не уделяется должного внима-



**Рис. 5.** Показатели выедания молоди пикши *Melanogrammus aeglefinus* треской *Gadus morhua* в 1984–2016 гг.: а – динамика годового потребления пикши треской (ICES, 2017); б – встречаемость пикши в желудках трески (■) (наши данные) в сравнении с величиной запасов трески (---), мойвы *Mallotus villosus* (----) и неполовозрелой пикши (—) (ICES, 2017).

ния. К их числу можно отнести изменения адвекции и турбулентности в местах нереста, связанных с ветровой активностью. Эти факторы могут существенно влиять на выживание личинок, определяя совпадение их пространственного распределения с местами концентраций кормового зоопланктона (Drinkwater et al., 2009). К сожалению, современные мониторинговые наблюдения в Баренцевом море не обеспечивают сбор данных для анализа такого рода зависимостей. Российские ихтиопланктонные съёмки в местах нереста трески и пикши проводились в 1959–1993 гг., а норвежские – в 1977–1991 гг. (Mukhina et al., 2003). Возобновление их в период потепления Баренцева моря позволило бы на фактическом материале подтвердить или опровергнуть причинно-следственные связи, рассматриваемые сейчас лишь на уровне гипотез.

Однако высокая численность 0-группы пикши в условиях потепления Баренцева моря служит лишь

предпосылкой, а не гарантом появления многочисленного промыслового пополнения. Существенные коррективы в это способна внести смертность от хищничества трески. Так, относительно высокая численность поколений 2009–2010 гг. на стадии 0-группы не привела к появлению высокоурожайных промысловых пополнений. Формирование численности этих поколений совпало с периодом, когда запас трески находился на уровне исторического максимума и характеризовался большой долей рыб старших возрастных групп. Соответственно, потребление молоди пикши треской в те годы также было очень высоким, что отразилось на её выживаемости до достижения промыслового возраста.

Полученные результаты свидетельствуют о необходимости пересмотра подхода к прогнозированию численности промыслового пополнения баренцевоморской пикши. Прогностическая схема, согласно которой благоприятные температур-

ные условия в период первых двух зимовок с высокой долей вероятности обеспечивают появление урожайных поколений, не работает в последние годы. В условиях, когда среднегодовая температура воды постоянно выше среднемноголетнего уровня, температурный фактор не является определяющим для формирования промыслового пополнения пикши. Отмеченное увеличение зависимости урожайности поколений от выживаемости в раннем онтогенезе предопределяет рост неопределённости в оценках ожидаемого промыслового пополнения. Это связано как с ограниченностью наших знаний, так и с необходимостью учёта большого числа влияющих факторов, многие из которых взаимозависимы. Поэтому для прогнозирования численности промыслового пополнения пикши в условиях потепления Баренцева моря надо использовать стохастические модели, которые должны строиться на основе многовидового подхода, учитывая величину популяции не только трески как главного хищника, но и мойвы как основного объекта питания трески.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): анализ и рекомендации по применению. М.: Изд-во ВНИРО, 192 с.
- Бараненкова А.С., Хохлина Н.С. 1967. Численность и дрейф икринок, личинок и сравнительные данные о выживаемости сеголеток (донных стадий) пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Linne) Баренцева моря в 1959–1963 гг. // Тр. ПИНРО. Вып. 20. С. 11–64.
- Берестовский Е.Г., Мухина Н.В. 1986. Пикша *Melanogrammus aeglefinus* (L.) // Иктиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во Кол. филиала АН СССР; ММБИ. С. 32–34.
- Бойцов В.Д., Лебедь Н.И., Пономаренко В.П. и др. 2003. Треска Баренцева моря: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 296 с.
- Борисов В.М., Древетняк К.В., Греков А.А., Русских А.А. 2016. Использование рыболовных запасов Баренцева моря и сопредельных вод отечественным флотом в 2013 г. // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 95–115.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. 2004. М.: Изд-во ВНИРО, 300 с.
- Ковцова М.В., Мухина Н.В., Двинина Е.А. 1989. Воздействие океанологических и биологических факторов на выживаемость акто-норвежской пикши в период раннего онтогенеза // Сб. науч. Тр. ПИНРО. “Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна”. С. 126–138.
- Ленесевич Ю.М. 2003. Урожайность поколений и промысел северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Linne): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: ПИНРО, 23 с.
- Методическое пособие по проведению инструментальных съёмок запасов промысловых гидробионтов в районах исследований ПИНРО. 2006. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 163 с.
- Никольский Г.В. 1961. О причинах флюктуаций численности рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 4. С. 659–667.
- Пономаренко И.Я. 1978. Влияние температурных условий гидрологической зимы на выживание молоди трески и пикши // Тр. ПИНРО. Вып. XL. С. 125–132.
- Прозоркевич Д.В. 2010. Инструментальные оценки численности рыб на ранних стадиях онтогенеза в крупных морских экосистемах // Рыб. хоз-во. № 4. С. 49–53.
- Серебряков В.П., Бондаренко В.М., Котенев Б.Н. и др. 2011. Прогнозирование урожайности поколений северо-восточной арктической пикши на основе анализа данных за 1950–2011 гг. // Вопр. промысл. океанологии. Вып. 8. № 2. С. 134–155.
- Сонина М.А. 1969. Миграции пикши Баренцева моря и факторы, их определяющие // Тр. ПИНРО. Вып. XXVI. 126 с.
- Сонина М.А. 1977. Аркто-норвежская пикша // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. М.: Пищ. пром-сть. С. 321–333.
- Сонина М.А. 1990. Соотношение неполовозрелой и половозрелой пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) и её распространение в Баренцевом и Норвежском морях // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. М.: Наука. С. 233–242.
- Федоров К.Е. 1967. О приспособлении молоди трески и пикши к различным температурным условиям // Тр. ПИНРО. Вып. 20. С. 100–110.
- Bogstad B., Dingsør G.E., Ingvaldsen R.B., Gjøsæter H. 2013. Changes in the relationship between sea temperature and recruitment of cod, haddock and herring in the Barents Sea // Mar. Biol. Res. V. 9. № 9. P. 895–907.
- Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G. 2012. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009 // ICES J. Mar. Sci. V. 69. P. 833–840.
- Dolgov A.V., Yaragina N.A., Orlova E.L. et al. 2008. 20-th anniversary of the PINRO-IMR cooperation in the investigations of feeding in the Barents Sea. Results and perspectives // Proc. 12-th Norwegian-Russian Symp. “Long-term bilateral Russian-Norwegian scientific cooperation as a basis for sustainable management of living marine resources in the Barents Sea”. Bergen: IMR; PINRO. P. 44–78.
- Dolgov A.V., Orlova E.L., Johannesen E., Bogsta B. 2011. Piscivorous fish // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 201–214.
- Drinkwater K.F., Beaugrand G., Kaeriyama M. et al. 2009. On the processes linking climate to ecosystem changes // J. Mar. Syst. V. 79. № 3. P. 374–388. doi 10.1016/j.jmarsys.2008.12.014
- Eriksen E., Prozorkevich D.V. 2011. 0-group surveys // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 557–569.
- Eriksen E., Ingvaldsen R., Stiansen J.E., Johansen G.O. 2012. Thermal habitat for 0-group fishes in the Barents Sea; how climate variability impacts their density, length and geographical distribution // ICES J. Mar. Sci. V. 69. № 5. P. 870–879.

- Gjosæter H., Ushakov N.G., Prozorkevich D.V.* 2011. Capelin // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 201–214.
- ICES. 2017. Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG), 19–25 April 2017. Copenhagen, Denmark // ICES CM 2017/ACOM:06. 493 p.
- IPCC. 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. Pachauri R.K., Meyer L.A. Geneva, Switzerland: IPCC, 151 p. <http://www.ipcc.ch/report/ar5/syr/>.
- Johannesen E., Ingvaldsen R., Dalpadado P. et al.* 2012. Barents Sea ecosystem state 1970–2009: climate fluctuations, human impact and trophic interactions // ICES J. Mar. Sci. V. 69. P. 880–889.
- Knutsen T., Wiebe P.H., Gjosæter H. et al.* 2017. High latitude epipelagic and mesopelagic scattering layers – a reference for future Arctic ecosystem change // Front. Mar. Sci. V. 4. P. 334–355. doi 10.3389/fmars.2017.00334
- Kovtsova M.V., Lepesevich Yu.M.* 1995. Formation of abundance of 0-group haddock of the 1989–1993 year-classes // Proc. 6-th IMR-PINRO Symp. Bergen, Norway. P. 51–58.
- Mukhina N.V., Marshall C.T., Yaragina N.A.* 2003. Tracking the signal in year-class strength of Northeast Arctic cod through multiple survey estimates of egg, larval and juvenile abundance // J. Sea Res. V. 50. P. 57–75. doi 10.1016/S1385-1101(03)00046-7
- Olsen E., Aanes S., Mehl S. et al.* 2010. Cod, haddock, saithe, herring, and capelin in the Barents Sea and adjacent waters: a review of the biological value of the area // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 1. P. 87–101.
- Ottersen G., Loeng H.* 2000. Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link // Ibid. V. 57. № 2. P. 339–348.
- Russkikh A.A., Dingsør G.E.* 2011. Haddock // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 271–280.
- Shevelev M.S., Mamylov V.S., Ratushny S.V., Gavrilov E.N.* 1988. Technique of Russian bottom trawl and acoustic surveys of the Barents Sea and how to improve them // NAFO Sci. Coun. Stud. № 31. P. 13–19.
- Yaragina N.A., Dolgov A.V.* 2011. Long-term variations in the importance of prey species for demersal fish in the Barents Sea under conditions of climate change // Proc. 15-th Russian-Norwegian Symp. IMR/PINRO Joint Rept. Ser. № 2. P. 160–180.