

## ВЛИЯНИЕ ЗАПАСА БАРЕНЦЕВОМОРСКОЙ МОЙВЫ НА ЕСТЕСТВЕННУЮ СМЕРТНОСТЬ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АРКТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ

### Введение

Предпринятые Россией и Норвегией в XX в. крупномасштабные исследования ихтиофауны Баренцева и Норвежского морей достаточно полно отражают жизненный цикл северо-восточной арктической трески и ее роль в экосистеме Баренцева моря (Треска Баренцева моря..., 1996; Cod and Climate..., 1994), однако причины изменения биологических параметров популяции изучены недостаточно. Их исследование носит преимущественно качественный, эмпирический характер. Это в полной мере относится к проблеме количественной оценки и изучению причин изменения естественной смертности трески.

Отсутствие априорной количественной информации о величине естественной смертности гидробионтов вообще и трески в частности делает проблему оценки этого важнейшего параметра популяций одной из самых сложных в ихтиологии. Многочисленные попытки исследователей, в разное время занимавшихся его оценкой, не привели к созданию единой методики. Исследования Блинова (1979), Бойко (1964), Борисова (1976), Борисова и Шатуновского (1973), Гулина (1967, 1971), Гулина и Руденко (1973), Гусева и Лугарева (1985), Зыковой и Зыкова (1989), Лапина (1971), Никольского (1974), В.П.Пономаренко (1964), Северцова (1941), Тюрина (1962, 1963, 1972), Бевертона и Холта (Beverton, Holt, 1956, 1957), Рикера (Ricker, 1958), Третьяка (Третьяк, 1996, 2000, 2001; Tretyak, 1984, 1999а,б, 2000), Чена и Ватанабе (Chen, Watanabe, 1989) показали, что мгновенные коэффициенты естественной смертности не остаются постоянными на всем диапазоне возрастов кривой улова. На ранних стадиях развития и этапе молодости смертность рыб очень высока и изменчива (И.Я. Пономаренко, 1996; Океанографические условия Баренцева..., 1999; Mortality rates during..., 1989; Serebryakov, 1990; Serebryakov, Borisov, Aldonov, 1984; The effect of biological..., 1987; Role of oceanographic conditions..., 1995), а на более поздних стадиях она сначала уменьшается (до возраста полового созревания), а затем имеет тенденцию к увеличению. Однако в течение всего

репродуктивного периода естественную смертность обычно принимают неизменной во времени и независимой от возраста.

Исследования указанных выше авторов привели к пониманию того, что существует связь между такими параметрами генерации, как скорость линейного роста и роста массы, возраст полового созревания, теоретический предельный возраст и естественная смертность рыб. В современной популяционной биологии принято считать, что эта совокупность взаимно адаптированных параметров отражает некоторую целостность и направленность системы адаптаций, созданных естественным отбором (Романовский, 1989). Концептуальное положение о связи перечисленных параметров было положено в основу математической модели изменения мгновенных коэффициентов естественной смертности трески в зависимости от ее возраста (Tretuyak, 2000). Модель представлена обыкновенным дифференциальным уравнением первого порядка. Его решением является функция, две аддитивные составляющие которой представляют изменение мгновенных коэффициентов естественной смертности трески в зависимости от возраста, что обусловлено экзогенными и эндогенными причинами (рис.1).

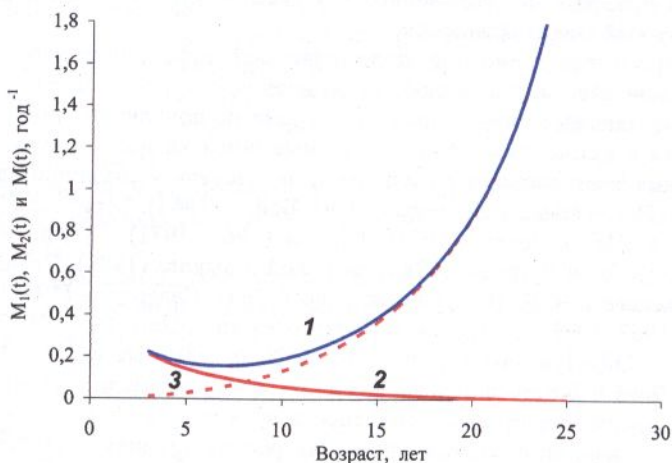


Рис.1. Изменение коэффициента общей естественной смертности трески  $M(t)$  (1), его экзогенной  $M_1(t)$  (2) и эндогенной  $M_2(t)$  (3) составляющих

Мойва является основным пищевым объектом трески. В годы с высоким уровнем запаса ее значение в питании трески очень высоко: доля мойвы в желудках трески (по массе) может достигать 68 % (Ярагина, Долгов, Киселева, 2003). В годы с низким уровнем запаса мойвы треска выну-

ждена в большей степени потреблять другие, менее калорийные объекты, в том числе собственную молодь и нерыбную пищу: зоопланктонные организмы (гиперииды и эвфаузииды), численность которых в отсутствие мойвы резко возрастает. Доля мойвы в пищевом комке трески в эти годы уменьшается до 7 %. Исследования Н.А. Ярагиной с соавторами (Ярагина, Долгов, Киселева, 2003) показали, что существует статистически значимая положительная связь между индивидуальным и популяционным энергетическими запасами трески и запасом мойвы. Накопленный энергетический запас половозрелые особи интенсивно расходуют в течение всего цикла созревания гонад (Кривобок, Токарева, 1972; Shulman, 1974; Fecundity, artresia and egg size..., 1991), а после нереста бывают очень истощенными (Борисов, Шатуновский, 1973; Борисов, 1978). В настоящей работе определена степень прямого влияния общего запаса (SB) мойвы как кормового объекта трески на эндогенную составляющую мгновенного коэффициента естественной смертности трески различных поколений в возрастном диапазоне 7-12 лет (основу численности этих возрастных групп составляет половозрелая рыба). Кроме того, предпринята попытка определить степень опосредованного влияния SB мойвы на возникающую по причине каннибализма смертность трески в возрасте 3-5 лет.

## Материалы и методы

В работе использованы оценки мгновенных коэффициентов обусловленной каннибализмом естественной смертности трески в возрасте 3, 4 и 5 лет, а также оценки численности, средней массы 1 экз. в каждом возрасте, доли половозрелых рыб и коэффициентов промысловой смертности, представленные в материалах Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (Аноп., 2003а). Численность элементарных составных частей популяции половозрелых рыб, т.е. рыб в возрасте  $t$ , участвующих в нересте  $k$  раз, определена по модели, предложенной автором (Tretyak, 2002):

$$N_{t,k,j}^s = N_{t,j} \cdot (\delta_{t-k+1,j-k+1} - \delta_{t-k,j-k}), \quad (1)$$

где  $N_{t,j}$  – количество рыб в возрасте  $t$  в году  $j$ ;  
 $\delta_{t,j}$  – доля половозрелых рыб в возрасте  $t$  в году  $j$ ;  
 $s$  – символ, характеризующий половозрелое состояние рыб.

Изменение доли половозрелой трески различных поколений в зависимости от возраста аппроксимировано кривыми логистического типа, симметричными относительно точки перегиба, которая представляет возраст 50 %-ного полового созревания. Было принято, что доля половозрелой трески, пропускающей нерест, равна 0. Оценки коэффициентов общей естественной смертности и ее эндогенной составляющей в зависимости от

возраста рыб рассчитаны по математической модели, предложенной нами ранее (Tretyak, 2000). Запас мойвы по состоянию на 1 октября, полученный по результатам ежегодной международной акустической съемки пелагических рыб в 1973-2002 гг., заимствован из материалов Рабочей группы ИКЕС по пелагическим рыбам и путассу (Anon., 2003b).

Степень влияния запасов трески и мойвы на изменение естественной смертности трески, возникающей по причине каннибализма, определяли по величине остаточной дисперсии:

$$\sigma^2 = \frac{1}{n-m} \cdot \sum_{j=1}^n (y_j - f(x_{1,j}, \dots, x_{q,j}))^2, \quad (2)$$

где  $n$  – количество элементов временного ряда наблюдений;  
 $m$  – количество параметров в уравнении регрессии;  
 $y_j$  – фактические значения зависимой переменной в  $j$ -м году;  
 $(x_{1,j}, \dots, x_{q,j})$  – фактические значения независимых переменных в  $j$ -м году.

Она представляет дисперсию отклонений фактических значений коэффициентов естественной смертности трески от расчетных, полученных по уравнению регрессии  $f(x_{1,j}, \dots, x_{q,j})$ . Тесноту связи между зависимой и независимыми переменными определяли по коэффициенту детерминации  $R^2$ , достоверность уравнений регрессии – по  $z$  и  $F$ -критериям Фишера:

$$z = 0,5 \cdot \ln \left( \frac{R^2}{1-R^2} \cdot \frac{n-m}{m-1} \right), \quad (3)$$

$$F = \frac{\sigma_d^2}{\sigma_{d+1}^2}, \quad (4)$$

где  $d$  – номер пробного уравнения приближенной регрессии;  
 $\sigma_d^2$  – дисперсия зависимой переменной относительно  $d$ -го пробного уравнения приближенной регрессии.

## Результаты и обсуждение

Экзогенная составляющая естественной смертности трески с увеличением ее возраста уменьшается, эндогенная – увеличивается (см. рис.1). Значения эндогенной составляющей в возрасте 3 года не превышают 0,02, поэтому их вклад в величину коэффициента общей естественной смертности в этом возрасте очень мал – менее 5 % (Tretyak, 2000). Более 95 % от общего коэффициента естественной смертности в возрасте 3 года составляет смертность, обусловленная внешними причинами. Возраст, в котором эти составляющие равны, у разных поколений разный. На достаточно длинном интервале временного ряда начиная с 1946 г. можно выделить не-

большой интервал возрастов, в котором значения обеих составляющих близки. Далее их значения резко расходятся, и в возрасте 15 лет экзогенная составляющая уже не превышает 0,02, что составляет примерно 6 % от величины коэффициента общей естественной смертности трески в этом возрасте.

Биомасса мойвы оказывает непосредственное влияние только на эндогенную составляющую естественной смертности различных поколений половозрелой трески в возрасте 7-12 лет (рис.2). Связь среднего интегрального коэффициента этой составляющей смертности на интервале 7-12 лет с биомассой мойвы обратная, линейная и достаточно тесная ( $R^2=0,789$ ). Мы полагаем, что она обусловлена появлением у 7-годовиков трески некоторого количества сильно истощенных после нереста рыб, доля которых прогрессирует с увеличением их возраста (Борисов, Шатуновский, 1973; Борисов, 1978; Dutil, Lambert, 2000). По-видимому, среди этих рыб преобладают раносозревающие особи, у которых истощение энергетических ресурсов организма обусловлено большими тратами энергии и на соматический рост, и на генеративный обмен. С каждым последующим нерестом по мере увеличения относительной массы выметываемых половых продуктов у трески возрастает расход энергетических ресурсов на генеративный обмен. Содержание влаги в мышцах, по которому судят о степени истощения, при этом устойчиво повышается.

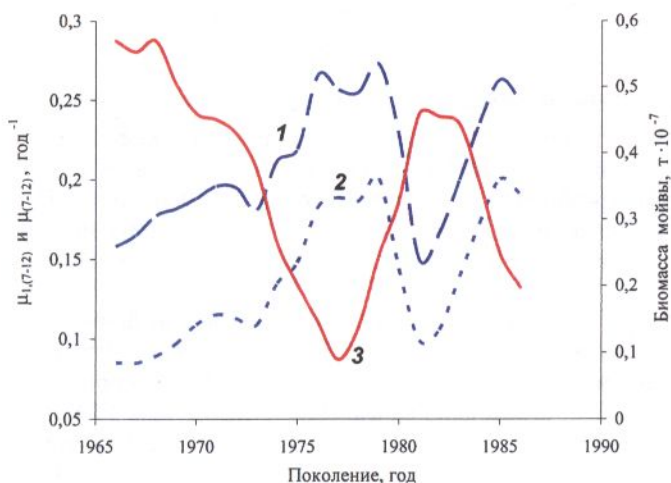


Рис.2. Изменение среднего интегрального коэффициента общей естественной смертности поколений трески на интервале 7-12 лет ( $\mu_{1(7-12)}$ ) (1), его эндогенной составляющей ( $\mu_{e(7-12)}$ ) (2) и биомассы мойвы, которой питались эти поколения на протяжении 6 лет (3)



В условиях эксперимента на атлантической треске залива Св. Лаврентия было показано (Dutil, Lambert, 2000), что от начала весны до конца лета часть рыб, истощенных после нереста имеют несовместимую с жизнью упитанность и элиминируют из популяции. Смертность погибших по этой причине рыб названа авторами эксперимента посленерестовой. Энергетический потенциал северо-восточной арктической трески определяется основным компонентом ее питания – мойвой (Ярагина, Долгов, Киселева, 2003). В годы с низкой биомассой мойвы посленерестовая смертность трески больше, чем в годы с высокой биомассой, потому что интенсивный откорм трески мойвой в течение годового цикла созревания гонад исключен. Почти асинхронная связь эндогенной составляющей естественной смертности поколений половозрелой трески в возрасте 7-12 лет со средней биомассой мойвы, которой питалась треска этих поколений в течение 6 лет, показывает, что треска поколений, испытывающих жестокий дефицит мойвы, имеет показатель естественной смертности примерно на 0,10 (т.е. на 50 %) больше, чем треска, в рационе которой мойва была в избытке.

Среднее интегральное значение коэффициента общей естественной смертности трески различных генераций на интервале 7-12 лет в значительной степени определяется вкладом эндогенной составляющей, так как на этом интервале она существенно больше экзогенной составляющей. Поэтому теснота связи между коэффициентом общей естественной смертности трески различных поколений в возрасте 7-12 лет и биомассой мойвы также высока ( $R^2=0,765$ ). Уравнение регрессии

$$\mu_{(7-12)} = -0,227 \cdot SB_{\text{cap}} + 0,291, \quad (5)$$

где  $SB_{\text{cap}}$  – средняя биомасса мойвы, которой питалась треска поколений в возрасте 7-12 лет в течение 6 лет, хорошо аппроксимирует зависимость между этими переменными. Оно показывает, что максимальные значения общего коэффициента естественной смертности поколений трески соответствуют низкому уровню биомассы мойвы, равному примерно 1млн т, минимальные значения – довольно высокому уровню, равному примерно 6 млн т.

Таким образом, уменьшение биомассы мойвы приводит к более резкому уменьшению численности генераций трески старших возрастных групп, которая составляет основу половозрелой части популяции. Поэтому биологически обоснованное управление двухвидовым промыслом трески и мойвы должно учитывать этот феномен, который еще раз демонстрирует исключительно важное значение мойвы в динамике численности северо-восточной арктической трески.

Изменчивость коэффициентов естественной смертности трески различных поколений, входящих в состав промыслового стада, подавляет

связь между средним на интервале 7-12 лет коэффициентом естественной смертности трески в промысловом стаде и запасом мойвы. Поэтому статистически значимая связь между этими случайными величинами отсутствует. Однако минимальные ретроспективные оценки общей биомассы половозрелой трески (Анон., 2003а) по времени согласуются с минимальными индексами запаса мойвы. Можно утверждать, что продолжавшийся беспрецедентно долго (5 лет) период очень низкой биомассы половозрелой части популяции трески (1985-1989 гг.) был обусловлен не только чрезмерно высоким уровнем ее эксплуатации и появлением слабоурожайных поколений в предыдущие годы, но и одновременной затянувшейся первой известной депрессией запаса мойвы. После 1992 г. биомасса половозрелой трески (SSB) до 2000 г. включительно почти неуклонно уменьшалась, несмотря в основном на средний и высокий уровень пополнения в предшествующие годы. Период снижения SSB трески с 1993 по 1997 г. совпадает с периодом второй известной депрессии запаса мойвы. Резкое уменьшение биомассы половозрелой части запаса трески, наблюдавшееся в более отдаленные годы, тоже сопровождалось, судя по частоте встречаемости мойвы в ее желудках, резким уменьшением SB мойвы. В 1964-1966 гг. нерестовый запас трески сократился до очень низкого уровня – 137 тыс. т. Частота встречаемости мойвы в желудках трески в эти годы была самой низкой – 7,2-15,6%, что составляет примерно 25-50 % от среднего за 1953-1983 гг. значения (И.Я. Пономаренко, Ярагина, 1996) и косвенно свидетельствует об очень низком запасе мойвы.

Цикличность взаимно корреляционной функции (рис.3) между SSB трески и SB мойвы до 1984 г. (год первого коллапса<sup>1</sup> запаса мойвы) подтверждают устойчивость этого процесса в прошлом. Заметим, что статистически значимой и достаточно высокой положительной связью между ними была при времени корреляции  $\tau = 3$ . Задержка синхронного изменения биомассы мойвы относительно SSB трески на 3 года была фактором, сдерживающим дефицит мойвы в питании трески в периоды увеличения ее нерестового запаса. Это был природный механизм гомеостаза на биоценотическом уровне (надо полагать, не единственный), который посредством положительной межвидовой связи между SSB трески и SB мойвы поддерживал численность половозрелой трески. После 1984 г., под влиянием двух коллапсов запаса мойвы эта связь, стабилизирующая трофодинамические отношения трески и мойвы, не только утратилась, но и превратилась в обратную. Изменение взаимно корреляционной функции после 1984 г. стало

---

<sup>1</sup>Коллапсом запаса популяции, по нашему определению, является состояние популяции, угрожающее ее промысловому значению и характеризующееся катастрофическим уменьшением численности и снижением репродуктивного потенциала.



почти асинхронным с ее изменением до 1984 г. (см. рис.3). Теперь при  $\tau=3$  мы наблюдаем пока еще слабую, но уже достоверную на уровне значимости 0,10 обратную связь между SSB трески и запасом мойвы. Смена знака межвидовой трофической связи – это хороший пример, подтверждающий ведущую роль пищевых отношений в процессе саморегулирования сообщества трески и мойвы, из элементов местного биоценоза. Появление отрицательной межвидовой связи между SSB трески и SB мойвы ускоряет процесс уменьшения биомассы половозрелой трески, стимулируя тем самым более быстрое восстановление запаса мойвы. Однако при коллапсе запаса существует опасность уменьшения биомассы половозрелой мойвы до уровня, соответствующего пороговому значению. Существующий механизм гомеостаза сообщества трески и мойвы тогда перестанет действовать, а запас мойвы на долгие годы потеряет промысловое значение. Результаты акустической съемки запаса мойвы, проведенной российскими и норвежскими специалистами осенью 2003 г. (Anon., 2003b), свидетельствуют о начале очередной депрессии запаса мойвы – на 1 октября 2003 г. ее запас составил 532 тыс.т. Учитывая достаточно высокий уровень SSB трески и биомассы половозрелой трески в возрасте 7-12 лет, а также их возрастание, которое началось в 2001 г. и, по прогнозу Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (Anon., 2003a), продлится до 2006 г., продолжительность депрессии будет долговременной.

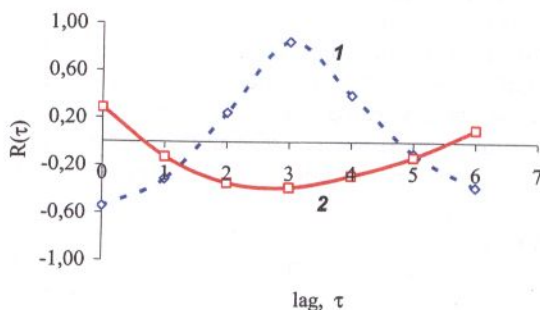


Рис. 3. Взаимно корреляционные функции между SSB трески и запасом мойвы до (1) и после (2) 1984 г.

Принято считать, что состояние запасов трески и мойвы определяет величину гибели молоди трески вследствие каннибализма (Долгов, 1999; Tretyak, Korzhev, Yaragina, 1991; Korzhev, Tretyak, 1989, 1992; Dolgov, Korzhev, Tretyak, 1995; Kovalev, 2004), который в годы уменьшения запаса мойвы и (или) увеличения запаса трески, как правило, возрастает. Взаимно



корреляционные функции между коэффициентами естественной смертности трески в возрасте 3, 4 и 5 лет по причине каннибализма ( $M_2$ ), с одной стороны, и SSB трески и SB мойвы (рис.4), с другой, указывают на наличие циклов в изменении этих трех процессов. Поэтому влияние обоих запасов на величину  $M_2$  имеет квазициклический характер. С увеличением времени корреляции влияние SSB трески на  $M_2$  затухает, однако при  $\tau=3$  оно максимально. Последнее обстоятельство ранее было замечено Ю.А.Ковалевым (Kovalev, 2004) и представляется нам необычным. Отрицательное влияние SB мойвы, напротив, с увеличением времени корреляции возрастает и при  $\tau=1, 5$  и 9 достигает локальных экстремумов, что, по нашему мнению, обусловлено хорошо выраженным колебанием SB мойвы, существование которого подтверждает слабо затухающая автокорреляционная функция SB мойвы (рис.5). Чтобы определить степень влияния этих факторов на изменение мгновенных коэффициентов естественной смертности трески в возрасте 3-5 лет по причине каннибализма, рассмотрим приближенные уравнения регрессии, которыми можно заменить строгое математическое выражение этих коэффициентов.

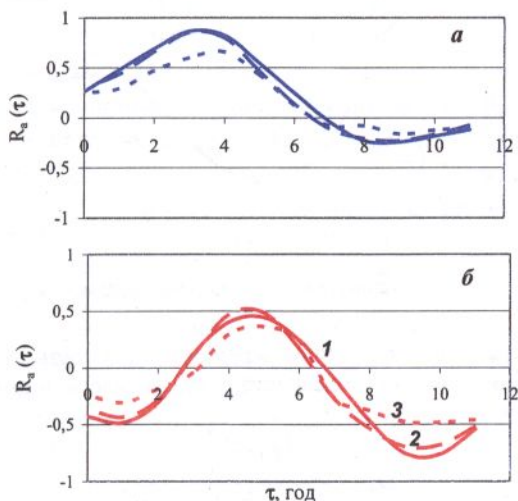


Рис.4. Взаимно корреляционные функции  $R_a(\tau)$  между  $M_2$  и SSB трески (а),  $M_2$  и SB мойвы (б): 1, 2, 3 – треска в возрасте 3, 4, 5 лет соответственно

Коэффициенты естественной смертности трески в возрасте  $a$ , обусловленные каннибализмом, определены по результатам прогонок однови-

дового метода VPA с настройкой по методу XSA (Анон., 2003а). При этом количество выловленных экземпляров и количество рыб, погибших по причине каннибализма в фиксированном возрасте  $a$ , суммировали и затем оценивали коэффициент смертности по обеим причинам вместе (Греуак, 1996; Bogstad, Mehl, 1997). Искомый коэффициент  $M_{2,a,j}$  находили в соответствии со строгим соотношением

$$\frac{M_{2,a,j}}{M_{2,a,j} + F_{a,j}} = \frac{D_{a,j}}{D_{a,j} + C_{a,j}}, \quad (6)$$

- где  $a$  – возраст трески-жертвы ( $a = 3, 4, 5$ );  
 $M_{2,a,j}$  – мгновенный коэффициент естественной смертности трески возраста  $a$  в  $j$ -м году по причине каннибализма;  
 $F_{a,j}$  – мгновенный коэффициент промысловой смертности трески возраста  $a$  в  $j$ -м году;  
 $D_{a,j}$  – количество трески в возрасте  $a$ , погибшей по причине каннибализма в  $j$ -м году;  
 $C_{a,j}$  – количество выловленной трески возраста  $a$  в  $j$ -м году.

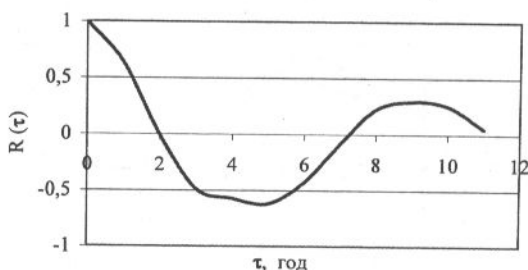


Рис.5. Автокорреляционная функция SB мойвы

$D_{a,j}$  определяли как функцию среднегодовой численности и годовых рационов хищника в каждом возрасте, средней массы и доли жертвы в рационе хищника:

$$D_{a,j} = \frac{\sum_b R_{b,j} \cdot \delta_{a,b,j} \cdot \bar{N}_{b,j}}{\bar{\omega}_{a,j}}, \quad (7)$$

- где  $R_{b,j}$  – годовой рацион трески-хищника возраста  $b$  в  $j$ -м году;  
 $\delta_{a,b,j}$  – доля трески-жертвы возраста  $a$  в годовом рационе трески-хищника возраста  $b$  в  $j$ -м году;  
 $\bar{N}_{b,j}$  – средняя численность трески-хищника возраста  $b$  в  $j$ -м году;  
 $\bar{\omega}_{a,j}$  – средняя масса трески-жертвы возраста  $a$  в  $j$ -м году.

С другой стороны, количество трески в возрасте  $a$ , погибающей по причине каннибализма в  $j$ -м году, можно определить как

$$D_{a,j} = \bar{N}_{a,j} \cdot M_{2,a,j}. \quad (8)$$

Средняя масса трески в возрасте  $a$  в естественных условиях и в желудке хищника различна (Dolgov, 1998). Однако, пренебрегая этим различием и приравнивая правые части последних двух равенств, получим:

$$M_{2,a,j} = \frac{\sum_b R_{b,j} \cdot \delta_{a,b,j} \cdot \bar{N}_{b,j}}{\bar{B}_{a,j}}, \quad (9)$$

где  $\bar{B}_{a,j}$  – средняя биомасса трески в возрасте  $a$  в  $j$ -м году. Результаты наблюдений за питанием трески в естественных условиях показывают, что треску в возрасте 3, 4 и 5 лет может потреблять треска в возрасте соответственно от 5, 6, 7 лет и старше (Долгов, 1999), поэтому строгое равенство (9) содержит большое количество параметров  $R_{b,j}$  и  $\delta_{a,b,j}$ .

Принимая во внимание тот факт, что среди каннибалов трески, потребляющих собственную молодь в возрасте 3-5 лет, преобладает половозрелая рыба, а также учитывая, что ее рацион в большой степени зависит от массы собственного тела, переменную  $\bar{N}_b$  заменим на среднегодовую биомассу половозрелых рыб, нерестующих  $k$  раз в возрасте  $b$  ( $\overline{SSB}_{k,b}$ ), и рассмотрим корреляционные матрицы, элементами которых являются коэффициенты корреляции между  $M_{2,a}$  и новой переменной  $\overline{SSB}_{k,b}$  (табл.1-3). Несмотря на очень большую изменчивость параметров  $R$  и  $\delta$  как по возрастам, так и по годам промысла, в этих матрицах существуют две обособленные группы положительных и достоверных на уровне значимости 0,05 коэффициентов корреляции. Они разделены большой группой недостоверных коэффициентов. Наличие 2 групп статистически значимых коэффициентов корреляции позволяет рассмотреть приближенные уравнения регрессии с 3 независимыми переменными и 4 параметрами как пробные:

$$M_{2,a,j} = \alpha'_0 + \sum_{i=1}^3 \alpha'_i \cdot \left( \sum_k \sum_b \overline{SSB}_{k,b} \right)_{i,j-\tau}, \quad (10)$$

где  $i$  – номер переменной;  
 $k$  – номер нереста, в котором участвует рыба в возрасте  $b$ ;  
 $\alpha'_0$  и  $\alpha'_i$  – параметры;  
 $\tau$  – задержка во времени (lag) синхронной связи между зависимой и независимыми переменными.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции между  $M_2(3)$  и среднегодовой биомассой половозрелой трески различного возраста, участвующей в нересте  $k$  раз, с лагом, равным 0

Возраст, лет	Количество нерестов (k)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
4	-										
5	0,344										
6	0,062	0,197									
7	0,176	0,444	<b>0,576*</b>								
8	0,150	0,301	<b>0,499</b>	<b>0,589</b>							
9	-	-	0,196	0,434	<b>0,591</b>						
10	0,041	0,003	-0,113	0,138	0,391	<b>0,493</b>					
11	0,160	0,180	-0,047	0,108	0,218	0,231	0,225				
12	0,184	0,136	0,091	0,213	0,335	0,349	0,267	0,200			
gr+	0,074	0,008	0,414	<b>0,555</b>	<b>0,676</b>	<b>0,715</b>	<b>0,763</b>	<b>0,715</b>	<b>0,637</b>		
	0,222	0,332	0,410	0,455	<b>0,531</b>	<b>0,561</b>	<b>0,580</b>	<b>0,575</b>	<b>0,546</b>	<b>0,546</b>	
	0,288	0,361									

Примечание. Здесь и в табл. 2-6 жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты корреляции.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между  $M_2(4)$  и среднегодовой биомассой половозрелой трески различного возраста, участвующей в нересте  $k$  раз, с лагом, равным 0

Возраст, лет	Количество нерестов (k)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
4	-										
5	0,245										
6	0,189	0,166									
7	0,413	<b>0,670</b>	<b>0,659*</b>								
8	0,256	0,391	<b>0,649</b>	<b>0,743</b>							
9	-	-	0,060	0,291	<b>0,507</b>						
10	0,072	0,074	-0,143	-	0,060	0,288					
11	0,146	0,161	-	0,055	0,002	0,013	0,077				
12	0,173	0,158	-0,120	0,047	0,296	0,330	0,279	0,203			
gr+	0,043	0,022	0,091	0,189	0,296	0,330	0,279	0,203			
	0,021	0,135	0,266	0,442	<b>0,613</b>	<b>0,709</b>	<b>0,710</b>	<b>0,621</b>	0,422		
	0,180	0,266	0,339	0,407	<b>0,607</b>	<b>0,774</b>	<b>0,789</b>	<b>0,781</b>	<b>0,761</b>	<b>0,712</b>	



Таблица 3

Коэффициенты корреляции между  $M_2(5)$  и среднегодовой биомассой половозрелой трески различного возраста, участвующей в нересте  $k$  раз, с лагом, равным 0

Возраст, лет	Количество нерестов ( $k$ )										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
4	-	0,162									
5	0,031	-	0,012								
6	0,289	0,429	0,421								
7	0,258	0,369	<b>0,628</b>	<b>0,741*</b>							
8	-	0,049	0,043	0,064	0,234	0,357					
9	-	0,113	0,118	0,106	-0,050	0,007	0,156				
10	-	0,081	0,083	0,068	-0,030	0,007	0,051	0,162			
11	0,022	0,022	0,073	0,121	0,184	0,263	0,302	0,272	0,211		
12	-	0,085	0,048	0,003	0,084	0,180	0,245	0,229	0,150	0,044	
gr+	0,293	0,293	0,382	0,453	<b>0,516</b>	<b>0,723</b>	<b>0,896</b>	<b>0,915</b>	<b>0,927</b>	<b>0,935</b>	<b>0,902</b>

Каждая независимая переменная представляет суммарную среднегодовую биомассу половозрелых рыб с такими индексами  $b$  и  $k$ , которые образуют соответствующие группы коэффициентов в корреляционных матрицах. Например, для  $a = 3$  и  $\tau = 0$  (см. табл.1) первая независимая переменная представляет суммарную биомассу половозрелых рыб, нерестующих в возрасте 6 лет 3-й раз, в возрасте 7 – 3-й и 4-й раз, в возрасте 8 – 5-й, в возрасте 9 – 6-й раз. Третья переменная представляет суммарную биомассу половозрелых рыб в возрасте 12 лет, участвующих в нересте 4-9 раз, и в возрасте gr+, участвующих в нересте 5-10 раз. Вторая переменная есть суммарная биомасса остальных рыб. Параметры  $\alpha_i$  представляют некоторый аналог отношения  $\frac{R_b \cdot \delta_{a,b}}{B_a}$ , который соответствует новым переменным и для каждого значения  $i$  принят постоянным.

Треска любого возраста, участвующая в нересте в основном первые 2 раза, не оказывает значительного влияния на коэффициент смертности  $M_{2,a}$  (см. табл.1-3). Наиболее существенное влияние на него оказывает треска в возрасте 6-9 лет, созревающая впервые в возрасте 4-5 лет, и треска в возрасте 12-gr+ лет, созревающая в основном в возрасте 4-9 лет, т.е., по нашей классификации (Третьяк, 2003), рано созревающая рыба. Отсутствие статистически значимой связи между коэффициентами  $M_{2,a}$  и огромной

массой половозрелой трески-хищника, в том числе и рано созревающей, которую представляет вторая независимая переменная, возможно, является следствием очень сильной временной изменчивости параметров  $R_b$  и  $\delta_{a,b}$  у этих рыб. Наиболее тесная синхронная связь между  $M_{2,a}$  и новыми переменными существует с задержкой во времени на 3 года. Она обусловлена установившейся после 1984 г. обратной зависимостью между SSB трески и SB мойвы с лагом, равным 3. При  $\tau=3$  корреляционные матрицы (табл.4-6) очень похожи на соответствующие матрицы, полученные при  $\tau=0$ . В них также существуют две обособленные группы положительных и статистически значимых коэффициентов корреляции, разделенных большой группой недостоверных коэффициентов. Дисперсии ( $\sigma^2$ ) отклонений фактических значений  $M_{2,a}$  от расчетных, которые получены по приближенным уравнениям регрессии (10) при  $\tau=0$  и  $\tau=3$ , во много раз меньше полных дисперсий  $M_{2,a}$  (табл.7). Значения z-критерия Фишера, рассчитанные при уровне значимости 0,05, показывают, что связь между  $M_{2,a}$  и зависимыми переменными достоверна. Однако при  $\tau=3$  остаточные дисперсии существенно меньше тех, что получены при  $\tau=0$ . Значения F-критерия Фишера подтверждают достоверность различия между дисперсиями  $M_{2,a}$  относительно этих моделей и указывают на то, что предпочтение должно быть отдано пробному приближенному уравнению регрессии (10) при  $\tau=3$ . Дальнейшее уточнение этих уравнений путем добавления еще одной переменной, а именно SB мойвы, приводящее к уменьшению числа степеней свободы:

$$M_{2,a,j} = \gamma_0 + \beta'_1 \cdot SB_{j-9} + \sum_{i=1}^3 \gamma_i \cdot \left( \sum_k \sum_b \overline{SSB_{k,b}} \right)_{i,j-3}, \quad (11)$$

где  $\beta'_1$ ,  $\gamma_0$ ,  $\gamma_i$  – параметры, хоть и обеспечивает статистически значимые связи между зависимыми и независимыми переменными, но не усиливает их. F-критерий Фишера указывает на недостоверность различия дисперсий  $M_{2,a}$  относительно уравнений (10) при  $\tau=3$  и уравнений (11). Поэтому необходимость намеченного уточнения уравнений регрессии, которым отдано предпочтение на предыдущем шаге, должна быть отвергнута. На рис. 6 представлены аппроксимации значений  $M_{2,a}$  уравнениями (10) при  $\tau=3$  и их прогноз до 2005 г. включительно. Расчеты показывают, что для  $a=3$  коэффициент  $M_2$  будет возрастать начиная с 2003 г., для  $a=4$  и 5 он останется на уровне 2002 г.

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между  $M_2(3)$  и среднегодовой биомассой половозрелой трески различного возраста, участвующей в нересте  $k$  раз, с лагом, равным 3

Возраст, лет	Количество нерестов (k)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
4	<b>0,716*</b>									
5	<b>0,717</b>	<b>0,773</b>								
6	0,407	<b>0,553</b>	<b>0,604</b>							
7	0,121	0,310	0,276	0,228						
8	0,215	0,397	0,412	0,269	0,136					
9	<b>0,596</b>	<b>0,739</b>	<b>0,802</b>	<b>0,803</b>	<b>0,724</b>	<b>0,562</b>				
10	<b>0,588</b>	<b>0,682</b>	<b>0,702</b>	<b>0,687</b>	<b>0,674</b>	<b>0,631</b>	<b>0,565</b>			

Таблица 5

Коэффициенты корреляции между  $M_2(4)$  и среднегодовой биомассой половозрелой трески различного возраста, участвующей в нересте  $k$  раз, с лагом, равным 3

Возраст, лет	Количество нерестов (k)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
4	<b>0,810*</b>									
5	<b>0,627</b>	<b>0,654</b>								
6	0,278	0,381	<b>0,467</b>							
7	0,089	0,228	0,189	0,190						
8	0,277	0,450	<b>0,494</b>	0,340	0,173					
9	<b>0,586</b>	<b>0,713</b>	<b>0,782</b>	<b>0,776</b>	<b>0,683</b>	<b>0,497</b>				
10	<b>0,750</b>	<b>0,827</b>	<b>0,840</b>	<b>0,819</b>	<b>0,808</b>	<b>0,784</b>	<b>0,728</b>			

Таблица 6

Коэффициенты корреляции между  $M_2(5)$  и среднегодовой биомассой половозрелой трески различного возраста, участвующей в нересте  $k$  раз, с лагом, равным 3

Возраст, лет	Количество нерестов (k)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
4	<b>0,769*</b>									
5	0,453	0,420								
6	0,216	0,270	0,348							
7	0,043	0,163	0,218	0,262						
8	0,237	0,376	0,448	0,343	0,199					
9	0,100	0,213	0,294	0,278	0,186	0,084				
10	<b>0,772</b>	<b>0,858</b>	<b>0,905</b>	<b>0,919</b>	<b>0,934</b>	<b>0,935</b>	<b>0,892</b>			

Таблица 7

Показатели степени приближения расчетных значений коэффициентов  $M_{2,a}$ , полученных по различным уравнениям регрессии, к фактическим

Уравнение регрессии	Кол-во степеней свободы	Возраст трески-жертвы											
		a=3			a=4			a=5					
		$\sigma^2$	$R^2$	критерии Фишера	$\sigma^2$	$R^2$	критерии Фишера	$\sigma^2$	$R^2$	критерии Фишера	z		
											z	F	z
$M_{2,a} = \bar{M}_{2,a}$	18	0,0436	0,000	0,0068	0,000	0,00045	0,000	0,00045	0,000				
Уравнение (10) при $\tau=0$	15	0,0092	0,790	1,467	4,739	0,0008	0,888	1,842	8,500	0,00013	0,706	1,243	3,405
Уравнение (10) при $\tau=3$	15	<b>0,0010</b>	<b>0,976</b>	<b>2,657</b>	<b>9,200</b>	<b>0,0003</b>	<b>0,956</b>	<b>2,346</b>	<b>2,667</b>	<b>0,00006</b>	<b>0,873</b>	<b>1,770</b>	<b>2,333</b>
Уравнение (11)	12	0,0009	0,979	1,111	2,539	0,0003	0,957	2,168	1,012	0,00006	0,873	1,592	1,000

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистические характеристики, которые показывают, что среди рассмотренных пробных уравнений регрессии предпочтительнее должно быть отдано уравнению (10) при  $\tau = 3$ .



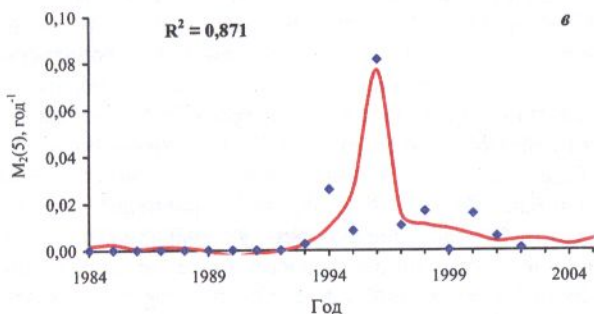
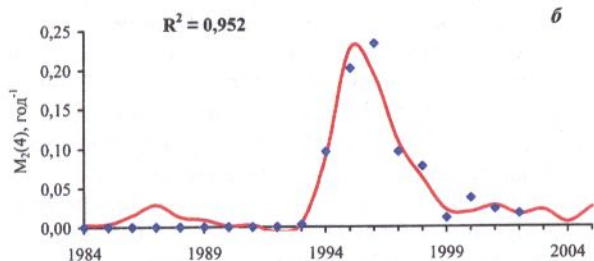
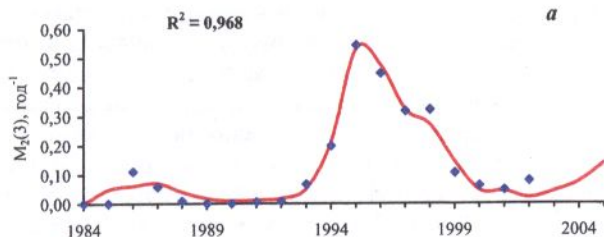


Рис.6. Аппроксимация и прогноз изменений коэффициентов естественной смертности трески по причине каннибализма в возрасте 3 года (а), 4 года (б) и 5 лет (в)

## Заключение

На достаточно длинном временном ряде ( $n=21$ ) показано, что средние интегральные значения коэффициентов общей естественной смертности и ее эндогенной составляющей различных поколений трески на интервале возрастных групп 7-12 лет зависят линейно от биомассы мойвы, кото-

рой питалась треска этих поколений в течение 6 лет. Статистически значимая обратная связь ( $R^2 = 0,79$ ) между этими случайными величинами показывает, что поколения трески, испытывающие в питании дефицит мойвы, имеют более высокий (примерно на 50 % выше) коэффициент естественной смертности по сравнению с поколениями, в рационе которых мойва была в избытке. Максимальные значения общего коэффициента смертности поколений трески соответствуют низкому уровню биомассы мойвы, равному около 1 млн т, минимальные значения – довольно высокому уровню, равному около 6 млн т. Биологически и экономически обоснованное управление двухвидовым промыслом трески и мойвы должно учитывать более резкое, возникающее из-за уменьшения биомассы мойвы уменьшение численности генераций трески старших возрастных групп, которые составляют основу половозрелой части популяции. Смертность северо-восточной арктической трески, обусловленную дефицитом мойвы и возникающую после нереста вследствие истощения энергетических ресурсов организма, можно классифицировать как посленерестовую.

До 1984 г. (год первого коллапса запаса мойвы) наблюдалась статистически значимая положительная связь ( $R^2 = 0,65$ ) между SSB трески и SB мойвы с лагом, равным 3 годам. Задержка синхронного изменения биомассы мойвы относительно SSB трески на 3 года была фактором, сдерживающим дефицит мойвы в питании трески в периоды увеличения ее нерестового запаса. После 1984 г. под влиянием двух коллапсов запаса мойвы эта связь не только утрачена, но превратилась в обратную. Появление обратной межвидовой связи между SSB трески и SB мойвы свидетельствует о том, что действие гомеостатического механизма исторически сложившегося сообщества трески и мойвы, представляющего элемент местного биоценоза, направлено на стабилизацию трофодинамических отношений в этом сообществе. Возрастание скорости уменьшения биомассы половозрелой трески будет стимулировать восстановление запаса мойвы. Однако продолжительность очередной депрессии, в которой он оказался в 2003 г., прогнозируется долговременной.

В половозрелой части популяции трески выявлены элементарные составляющие, суммарная биомасса которых принята в качестве независимых переменных, существенно влияющих на величину мгновенных коэффициентов обусловленной каннибализмом естественной смертности трески в возрасте 3, 4 и 5 лет. Наиболее достоверные зависимости существуют с задержкой независимых переменных на 3 года. Эти зависимости опосредованные и обусловлены установившейся после 1984 г. отрицательной обратной связью между SSB трески и SB мойвы с лагом, равным 3 годам. Вклад уравнений регрессии в общую дисперсию зависимых переменных 87-97 %. До 2005 г. включительно коэффициент естественной смертности

трески в возрасте 3 года по причине каннибализма будет возрастать, в возрасте 4 и 5 лет останется на уровне 2002 г.

### Список использованной литературы

Блинов В.В. Зависимость коэффициента естественной смертности рыб от их возраста//Рыбное хозяйство. – 1979. – № 1. – С. 14-16.

Бойко Е.Г. К оценке естественной смертности азовского судака//Тр./ВНИРО. – 1964. – Т. 50. – С.143-161.

Борисов В.М. Результаты применения метода П.В. Тюрина для определения естественной смертности аркто-норвежской трески *Gadus morhua morhua* L.//Вопросы ихтиологии. – 1976. – Т.16, вып.5. – С. 889-898.

Борисов В.М. О посленерестовом истощении аркто-норвежской трески//Рыбное хозяйство. – 1978. – № 9. – С.15-17.

Борисов В.М., Шатуновский М.И. О возможности применения показателя оводненности тканей для оценки естественной смертности баренцево-морской трески//Тр./ВНИРО. – 1973. – Т.93. – С.301-321.

Гулин В.В. Дифференцированная оценка величины общей, промысловой и естественной смертности у рыб в зависимости от их пола и возраста с учетом специфики внутренних водоемов//Сб. науч.-техн. информации о достижениях рыбной промышленности. – М. – 1967. – Вып.11. – С.53-64.

Гулин В.В. Теоретическое обоснование и практическая разработка методов оценки общей, промысловой и естественной смертности рыб во внутренних водоемах//Изв.ГосНИОРХ. – 1971. – Т.73. – С.38-74.

Гулин В.В., Руденко Г.П. К методике определения продукции популяции рыб в озерах//Вопросы ихтиологии. – 1973. – Т.13, вып.6. – С. 977-989.

Гусев И.А., Лугарев Е.С. Оценка естественной смертности рыб//Математическое и информационное обеспечение исследований сырьевой базы: Сб. науч. тр. – М.: Изд-во ВНИРО, 1985. – С. 161-165.

Долгов А.В. Влияние хищничества на динамику пополнения трески Баренцева моря//Биология и регулирование промысла донных рыб Баренцева моря и Северной Атлантики: Сб. науч. тр./ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. – С.5-19.

Зыкова Г.Ф., Зыков Л.А. Оценка коэффициентов естественной смертности рыб в разных возрастах//4-я Всесоюз. науч. конф. по проблемам промыслового прогнозирования (долгосрочные аспекты): Тез. докл. – Мурманск, 1989. – С. 83-85.

- Кривобок М.Н., Токарева Г.И. Динамика веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых органов//Тр./ВНИРО. – 1972. – Т.85. – С.46-55.
- Лапин Ю.Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. – М.: Наука, 1971. – 176 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. – М.: Пищевая промышленность, 1974. – 447 с.
- Океанографические условия Баренцева моря и их влияние на выживание и развитие молоди северо-восточной арктической трески/Ожигин В.К., Третьяк В.Л., Ярагина Н.А., Ившин В.А. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. – 88 с.
- Пономаренко В.П. Естественная, промысловая и общая смертность баренцевоморской трески в 1946-1963 гг.//Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. – 1964. – Вып. 4. – Мурманск. – С. 3-8.
- Пономаренко И.Я. Формирование поколений и роль условий среды. Динамика численности//Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1996. – С.157-199.
- Пономаренко И.Я., Ярагина Н.А. Питание и пищевые отношения. Треска в экосистеме Баренцева моря//Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1996. – С.56-105.
- Романовский Ю.Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла//Биологические науки. – 1989. – №11. – С.18-31.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. – М.: Изд-во АН СССР, 1941. – 168 с.
- Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1996. – 285 с.
- Третьяк В.Л. Естественная смертность трески//Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк) – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1996. – С.200-206.
- Третьяк В.Л. Моделирование мгновенных коэффициентов естественной смертности рыб в зависимости от возраста//Материалы отчетной сессии ПИНРО по итогам НИР в 1998-1999 гг. – Мурманск: Изд-во ПИНРО. – 2000. – Ч.1. – С.45-60.
- Третьяк В.Л. Влияние запаса мойвы на естественную смертность половозрелой трески лофотено-баренцевоморской популяции//Тез. докл. 8-й Всерос. конф. по проблемам промыслового прогнозирования. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. – С.172-173.
- Тюрин П.В. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства//Вопросы ихтиологии. – 1962. – Т.2., вып.3(24). – С. 403-427.



Тюрин П.В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. – М.: Пищепромиздат, 1963. – 120 с.

Тюрин П.В. Нормальные кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства//Иzv./ГосНИОРХ. – 1972. – Т.71. – С. 71-127.

Ярагина Н.А., Долгов А.В., Киселева В.М. Энергетический потенциал трески и его влияние на воспроизводительную способность популяции. – Мурманск: Изд-во ПИПРО, 2003. – 82 с.

Anon. Report of the Arctic fisheries working group//ICES CM 2003a/ACFM:22. – 393 pp.

Anon. Report of the Northern Pelagic and Blue Whiting Fisheries Working Group//ICES CM 2003b/ACFM:23. – 229 pp.

Beverton R.J., Holt S.J. A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling//Cons. Int. Explor. Mer. – 1956. – №140. – P.67-83.

Beverton R.J., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish population//Fish. Inv. – 1957. – Ser.2. – Vol.19. – 533 pp.

Bogstad B., Mehl S. Interactions Between Atlantic Cod (*Gadus morhua*) and Its Prey Species in the Barents Sea//Forage Fishes in Maine Ecosystems/Proceedings Alaska Sea Grant College Program, AK-SG-97-01. – 1997. – P.591-615.

Chen S., Watanabe S. Age Dependence of Natural Mortality Coefficient in Fish Population Dynamics//Bul. Japan. Soc. Sci.Fish. – 1989. – Vol. 55(2). – P. 205-208.

Cod and Climate Change//Proceedings of the ICES Mar. Science Symp. – Reykjavik. – 1994. – Vol. 198. – P. 693.

Dolgov A.V. The use of prey to check reliability of estimates of commercial fish species consumption by the Barents Sea cod//The 2nd Int. Symp. on Fish Otolith Research and Application (Radisson SAS Royal Bryggen Bergen, 20-25 June 1998). – Bergen, 1998. – P. 1-12.

Dolgov A.V., Korzhev V.A., Tretyak V.L. Cannibalism and its importance for formation of recruitment of Arcto-Norwegian cod in the Barents Sea//Precision and relevance of pre-recruit studies for fishery managements related to fish stocks in the Barents Sea and adjacent waters: Proceedings of the 6th IMR-PINRO Symp. – Bergen, IMR, 1995. – P. 121-128.

Dutil J.-D., Lambert Y. Natural mortality from poor condition in Atlantic cod (*Gadus morhua*)//Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2000. – № 57. – P. 826-836.

Fecundity, atresia and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to proximate body composition/Kjesbu O.S., Klungsoyr J., Kryvi H., Wiffhames P.R., M. Greer Walker//Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1991. – Vol. 48, №12. – P.2333-2343.

Korzhev V.A., Tretyak V.L. The effect of cannibalism on the strength of recruitment to commercial stock of Arcto-Norwegian cod//ICES Symp. on Multispecies Model. – 1989. – Paper № 37. – 16 pp.

Korzhev V.A., Tretyak V.L. The effect of cannibalism on recruitment to the North-East Arctic cod stock//Interrelations between fish populations in the Barents Sea: Proceedings of the 5th IMR-PINRO Symp. – Bergen, IMR, 1992. – P. 161-168.

Kovalev Yu.A. Predicting natural mortality due to cannibalism for North-east Arctic cod//Working Document to the AFWG, May 2004.

Mortality rates during the early life stages and the year class strength of the North-east Arctic cod (*Gadus morhua* L.)/Sundby S., Bjorke H., Soldal A.V., Olsen S.//Rapp. P.-V. Reun. Cons. int. Explor. Mer. – 1989. – Vol. 191. – P.351-358.

Ricker W.E. Handbook of computations and Interpretation for biological statistics of fish population//Fish. Res. Board of Can. – 1958. – № 119.– 300 pp.

Role of oceanographic conditions in Arcto-Norwegian cod recruitment dynamics/Tretyak V.L., Ozhigin V.K., Yaragina N.A., Ivshin V.A.//ICES CM 1995/Mini 15. – 20 pp.

Serebryakov V.P. Population fecundity and reproductive capacity of some food fishes in relation to year-class-strength fluctuations//J. Cons. int. Explor. Mer. – 1990. – № 47. – P. 267-272.

Serebryakov V.P., Borisov V.M., Aldonov V.K. Population fecundity and abundance of year-classes of the arcto-norwegian cod//Reproduction and recruitment of Arctic cod: Proceedings of the Sov.-Norw. Symp. – Bergen, IMR, 1984. – P. 139-156.

Shulman G.E. Life Cycles of Fish Physiology and Biochemistry. – New-York and Toronto: Wiley, 1974. – 258 pp.

The effect of biological and physical factors on the survival of Arcto-Norwegian cod and influence on recruitment variability/Ellertsen B., Fossum P., Solemdal P., et al.//The Effect of Oceanographic Conditions on Distribution and Population Dynamics of Commercial Fish Stocks in the Barents Sea: Proceedings of the 3rd Sov.-Norw. Symp. – Bergen, IMR, 1987. – P.101-126.

Tretyak V.L., A method of estimating the natural mortality rates of fish at different ages (exemplified by the arcto-norwegian cod stock)//Reproduction and recruitment of Arctic cod: Proceedings of the Sov.-Norw. Symp. – Bergen, IMR, 1984. – P. 238-271.

Tretyak V.L. VPA method with cannibalism for the arcto-norwegian Cod//Working document (WD 7) to the ICES Multispecies Assessment Working Group. – ICES CM 1996/Assess:3. – 5 pp.

Tretyak V.L. Modeling the residual natural mortality rate for the north-east arctic cod at different fishing ages//Working document (WD 5) to the ICES Arctic Fisheries Working Group. – ICES CM 1999a/ACFM:3. – 20 pp.

Tretyak V.L. On possibility of the use of the Ricker's model "Stock-Recruitment" for estimation of recruitment of North-East Arctic Cod population//ICES CM 1999b/Y: 12. – 18 pp.

Tretyak V.L. Modelling of age-dependent instantaneous coefficients of natural mortality for Northeast Arctic cod//ICES CM 2000/V: 09. – 23 pp.

Tretyak V.L. The impact of long-term overfishing on the abundance dynamics of early- and late-maturing Northeast Arctic cod//ICES Annual Science Conference and Centenary – ICES CM 2002/Y:05. – 27 pp.

Tretyak V.L. Optimization of a Structure of the Spawning Stock of the Northeast Arctic Cod is a Key to its Rational Exploitation//ICES Annual Science Conference. – ICES 2003/Y: 13. – 24 pp.

Tretyak V.L., Korzhev V.A., Yaragina N.A. Trophic relation of the Barents Sea cod and their dynamics//ICES CM 1991/G: 22 – 22 pp.