

БИОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.562:639.2.053.8 (268.45)
EDN GOFCPK

DOI: 10.36038/0234-2774-2025-26-3-51-64

**АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПИКШИ
В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДОВ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ АРЕАЛОВ**

© 2025 г. С.В. Баканев (spin: 9140-2907), А.А. Русских (spin: 8046-1142)

Полярный филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»
(ПИНРО им. Н.М. Книповича), Россия, Мурманск, 183038
E-mail: russkikh@pinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 18.03.2025 г.

Представлены результаты оценки влияния абиотических факторов среды на распределение популяции северо-восточной арктической пикши. Выявлена тесная связь её распределения с группой температурных факторов, ледовитостью, глубиной, солёностью и прозрачностью воды. Среди термических показателей максимальная связь встречаемости пикши отмечена для средней температуры воды самого тёплого месяца в году и максимальной годовой придонной температуры. Площадь акватории с высокой вероятной встречаемости пикши ($P > 0,5$) оценивается на уровне 820 тыс. км², что составляет 29,3% от акватории Баренцева моря.

Согласно различным прогнозным сценариям климатической модели CMIP6 при потеплении климата к концу XXI в. высока вероятность существенного увеличения (на 9–50%) акватории потенциального распределения пикши в Баренцевом море.

Ключевые слова: северо-восточная арктическая пикша, Баренцево море, факторы среды, моделирование распределения вида, изменение климата.

ВВЕДЕНИЕ

Распределение баренцевоморской пикши *Melanogrammus aeglefinus* тесно связано с её жизненным циклом, включающим сезонные миграции и адаптацию к меняющимся условиям среды. Нерест происходит в пелагиали над склоном континентального шельфа в западной части Баренцева моря, после чего икринки переносятся Основной ветвью Мурманского течения в северные и восточные районы, где молодь оседает в придонные слои и начинает активное питание (Мухина, 2000; Russkikh, Dingsor, 2011). На ранних этапах развития пикша остаётся в районах, куда её выносят течения, совершая локальные кормовые миграции в зонах с оптимальными условиями (Сонина, 1977). По мере взросления особи начинают длительные нерестовые миграции, при этом их распределение ограничивается температурой, солёностью и дру-

гими факторами среды (Сонина, 1968, 1990; Кровнин и др., 2019).

Изучение закономерностей пространственного распределения пикши критически важно для оценки состояния её запасов и оптимизации промысла. Одним из эффективных инструментов для этого является моделирование распределения видов (SDM), объединяющее данные о встречаемости с экологическими параметрами (Guisan, Zimmermann, 2000; Pearson, Dawson, 2003). Несмотря на разнообразие методов SDM, включая корреляционные и механистические подходы (Smolik et al., 2010; Kearney, Porter, 2009), большинство современных исследований опираются на корреляционные модели, связывающие присутствие вида с биоклиматическими, геофизическими и антропогенными факторами (Kearney, Porter, 2009). Такие модели позволяют прогнозировать изменения ареала под влиянием

климатических изменений, что особенно актуально для арктических экосистем, испытывающих интенсивное потепление (Кровнин и др., 2019).

В данной работе использован ансамблевый подход SDM для анализа современного распределения пикши в Баренцевом море и прогнозирования его изменений к концу XXI в. В основу исследования легли данные российско-норвежских экосистемных съёмок (1999–2024 гг.) и биоклиматические параметры из репозитория Bio-ORACLE (Assis et al., 2024), а также прогнозные сценарии CMIP6 (Séférian et al., 2020). Комбинирование исторических наблюдений и климатических проекций позволило оценить вклад абиотических факторов в формирование ареала и смоделировать его потенциальное расширение при различных сценариях потепления.

Цель исследования – выявить ключевые факторы, определяющие распределение пикши в Баренцевом море, и спрогнозировать изменение её ареала в условиях климатических изменений.

Задачи работы включают:

1) Анализ влияния абиотических факторов (температура, солёность, глубина, ледовитость, прозрачность воды) на пространственное распределение пикши. Оценка текущей площади акватории с высокой вероятностью.

2) Встречаемости вида ($P > 0,5$) на основе ансамблевого SDM-моделирования.

3) Прогнозирование изменения ареала пикши к 2100 г. при различных сценариях потепления (SSP1-1.9, SSP2-4.5, SSP5-8.5) с использованием данных CMIP6.

4) Обсуждение роли биологических факторов (кормовая база, возрастная структура популяции) в ограничении потенциального расширения ареала.

Результаты исследования способствуют углублению понимания экологии пикши в условиях меняющегося климата и могут быть использованы для разработки страте-

гий устойчивого управления её промыслом в Баренцевом море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Акватория исследований и факторы среды

Акватория исследований включала акваторию Баренцева моря и сопредельных вод и была ограничена координатами 5° – 65° в.д. и 68 – 82° с. ш., а её площадь составила около 2,8 млн км². В качестве текущих и прогнозируемых факторов среды были использованы данные, полученные с использованием моделей общей циркуляции атмосферы и океана (AOGCM), и данные веб-портала Bio-ORACLE¹ (Assis et al., 2024). Репозиторий предоставляет 26 слоев физических, химических, биологических и топографических морских данных с глобальным покрытием и равномерной системой координат с пространственным разрешением 0,05 градуса и временным десятилетним шагом с 2000 по 2100 годы. 19 основных физических, химических и биологических переменных представлены в виде 6 наборов данных, которые соответствуют сценариям общего социально-экономического пути (Shared Socio-Economic Pathways; Frame et al., 2018) на 2020–2100 годы, выполненных с помощью климатической модели (CMIP6; Eyring et al., 2016).

В нашей работе мы рассматриваем потенциальное распределение пикши в Баренцевом море в конце XXI в. с учётом трёх сценариев изменения климата. Первый, наиболее оптимистический сценарий, SSP1-1.9 соответствует «устойчивому» развитию и переходу к «зелёной» экономике, который менее правдоподобен в текущих социо-экономических условиях с повышением придонной температуры в Баренцевом море в среднем на $0,46^{\circ}\text{C}$. Второй, умеренно оптимистический сценарий SSP2-4.5, соответствует «срединному» пути экономики, при котором, однако, прирост средней глобальной температуры с большей вероят-

¹ <https://www.bio-oracle.org> (дата обращения 31.01.2025)

ностью превысит 2°C к концу XXI в.. Третий сценарий SSP5-8.5, агрессивный или жёсткий, предполагает повышение температуры к 2100 г. на $4,3 \pm 0,7^\circ\text{C}$ (Notz, 2020).

Данные встречаемости пикши

Использовались данные Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» по встречаемости пикши в Баренцевом море и сопредельных водах, полученные в ходе комплексных российско-норвежских летних и зимних экосистемных съёмок в 1999–2024 годах. (рис. 1). Ежегодные экосистемные съёмки проводились по стандартной методике в летне-осенний период и зимний периоды и охватывали большую часть акватории Баренцева моря на площади в среднем около 1500 тыс. км² (Eriksen et al., 2018). Каждая съёмка проводилась одновременно 3–5 судами. Сбор материала осуществляли донным тралом Sampelen с горизонтальным раскрытием 15 м, вертикальным – 6 м и вставкой в кутовой части из дели с ячейей 22 мм. Количество донных тралений, выполненных за съёмку, варьировало от 311

до 649. Всего было проанализировано 13033 тралений, выполненных в 76 рейсах на всей исследованной акватории. Океанографические наблюдения в ходе съёмок выполнялись, как правило, с помощью океанографического зонда SBE 19 Plus фирмы SeaBird Electronics. Океанографические условия (температуру и солёность) изучали в толще воды от поверхности до дна. В процессе исследований океанографические станции сопровождали постановку каждой траловой станции.

Метод оценки подходящей среды обитания

Предварительный анализ включал оценку доли (%) объяснённой дисперсии частоты встречаемости вида параметрами среды с использованием аддитивных обобщённых моделей (GAM) и построением кривых вероятности встречаемости пикши в зависимости от факторов среды, взятых как из репозитория Bio-ORACLE, так и на основе собственных измерений температуры, солёности и глубины в ходе экосистемных съёмок (Breheny, Burchett, 2017). Кривые вероятности

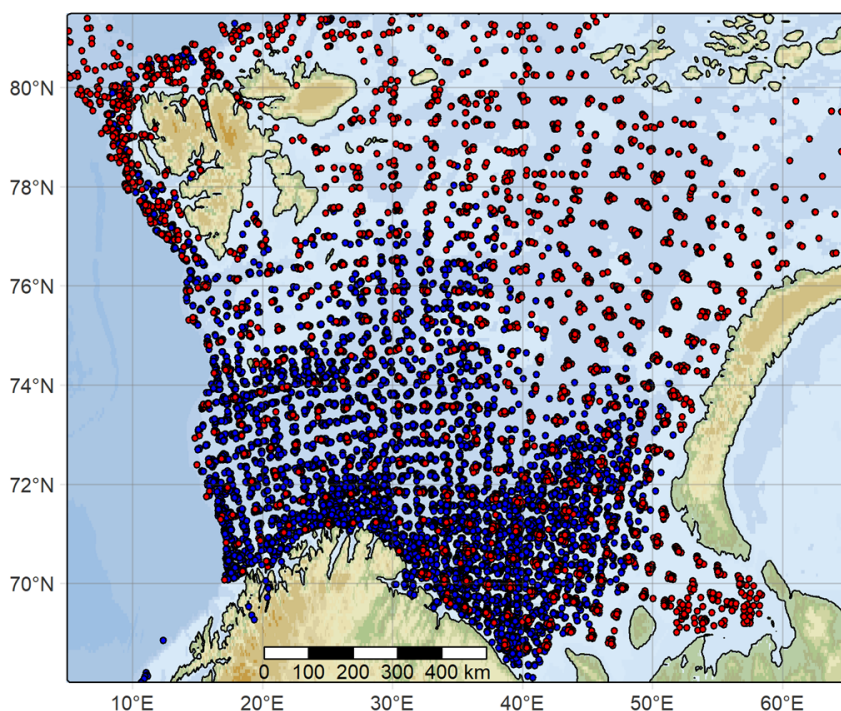


Рис. 1. Положение траловых станций в ходе летних (красные точки) и зимних (синие точки) экосистемных съёмок в Баренцевом море и прилегающих водах в 1999–2024 гг.

встречаемости пикши в зависимости от наиболее значимых факторов визуализировались с помощью библиотеки *visreg*. При этом сравнивались зоны оптимумов отдельно по данным летних и зимних экосистемных съёмок, а также объединённые данные по всем наблюдениям. Чтобы при построении моделей избежать эффекта коллинеарности, в расчётах учитывалась коррелированность биоклиматических данных, и в конечных расчётах отбирались несколько базовых переменных с минимальным уровнем фактора инфляции дисперсии (VIF, Шитиков, 2021; Guisan et al., 2017).

Для оценки текущего и потенциального распределения пикши, а также анализа факторов среды, влияющих на это распределение, было использовано ансамблевое моделирование (обучение) семейства картографических моделей распределения вида (*species distribution model*; SDM), реализованных в библиотеке *Biomod2* (Thuiller, 2003) статистической среды R. Модели ансамбля были основаны на одиннадцати различных методах с использованием параметров по умолчанию (табл. 1).

Модели оценивались с использованием 100-кратной перекрестной проверки (*cross-validation*; Мاستицкий, Шитиков, 2014) и случайного разделения данных на обучающие (70%) и тестовые данные (30%) для калибровки и тестирования, что позволяло оценить точность модели и эффективность прогнозирования с использованием внутренних и внешних данных. Эффективность моделей оценивалась с использованием AUC (*area under receiver operating characteristic (ROC) curve*; площадь под ROC-кривой) – непараметрический иерархический инструмент, используемый для оценки прогнозной способности модели (Fielding, Bell, 1997). Модели с AUC более 0,7 были включены и объединены в окончательные ансамблевые модели (Hosmer, Lemeshow, 2000). Ансамблевые модели для оценки потенциального распределения пикши оценивались с использованием той же статистики, что и отдельные модели: AUC, TSS (True Skill Statistics или критерий Пирса-Обухова (Киктев и др., 2021; Allouche et al., 2006)), чувствительность (доля правильно идентифицированных истинных положительных результа-

Таблица 1. Модели распределения вида (SDM), используемые для оценки потенциального распределения пикши в Баренцевом море и сопредельных водах

Название модели	Английское название модели	Аббревиатура	Источник
Искусственные нейронные сети	Artificial Neural Network	ANN	Ripley, 2007
Деревья классификации	Classification Tree Analysis	CTA	Breiman et al., 1984
Гибкий дискриминантный анализ	Flexible Discriminant Analysis	FDA	Hastie et. al., 1994
Обобщенная аддитивная модель	Generalized Additive Model	GAM	Hastie, Tibshirani, 1990
Обобщенная усиленная модель	Generalized Boosting Model	GBM	Elith et al. , 2008
Обобщенная линейная модель	Generalized Linear Model	GLM	McCullagh, 1984
Многомерные сплайны адаптивной регрессии	Multiple Adaptive Regression Splines	MARS	Friedman, 1991
Оценка максимальной энтропии	Maximum Entropy	MaxEnt	Phillips A. et al., 2006
Метод случайного леса	Random Forest	RF	Breiman, 2001
Метод экологических конвертов	Surface Range Envelope	SRE	Busby, 1991
Экстремальный градиентный бустинг	eXtreme Gradient Boosting Training	XGBOOST	Friedman, 2001

тов) и специфичность (доля правильно определённых истинных отрицательных результатов) (Pearson, 2007).

Функциональные взаимосвязи между предикторами окружающей среды и вероятностью потенциального распределения гидробионтов были дополнительно изучены с использованием анализа важности переменных и графиков влияний факторов. В качестве оценки влияния того или иного фактора на распределение гидробионта использована мера относительной важности каждой переменной, полученная с помощью процедуры пермутации (Fisher, 1935). Суть метода состоит в анализе корреляционной связи между прогнозными значениями двух вариантов модели: с обычным набором независимых переменных и при замещении исследуемой переменной её рандомизированным аналогом. При этом, чем ниже корреляция, тем выше влияние исследуемой переменной и наоборот (Mielke, Berry, 2001). Площадь распространения общего запаса рассчитывали на акватории с вероятностью встречаемости вида более 50% (Иогансен, Файзова, 1978). Для этого пространственные данные были разделены на полигоны стандартного размера ($0,05^\circ \times 0,05^\circ$), соответствующие разрешению биоклиматических слоёв Bio-ORACLE. Средняя площадь одного полигона умножалась на общее количество ячеек, где вероятность встречаемости пикши превышала 50%, что позволило агрегировать результаты и получить оценку общей подходящей акватории. Такой подход минимизировал погрешности, связанные с вариациями размеров полигонов, и обеспечил сопоставимость данных для разных сценариев моделирования.

Визуализация и анализ данных производилась в среде R с помощью библиотек: *biomod2*, *ggOceanMaps*, *ggplot2*, *ggspatial*, *marmap*, *mgcv*, *sf*, *stars*, *tidyverse*, *tmap*, *rnaturalearth*, *visreg*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценка доли (%) объяснённой дисперсии частоты встречаемости пикши параметрами

среды показала, что наиболее тесная связь была выявлена для следующих факторов: придонная температуры воды (9,5–14,0%), коэффициент диффузного затухания или прозрачности воды (13,5%), ледовитость (10,9%), толщина льда (10,6%), глубина (9,4%), первичная продуктивность (8,1%), солёность (7,6%), концентрация кислорода (6,1%), нитратов (6,6%) и хлорофилла (6,0%). Остальные факторы среды репозитория Bio-ORACLE имели предсказательную способность для частоты встречаемости пикши в рамках аддитивных моделей GAM менее 5%. Среди термических показателей максимальная связь отмечена для средней температуры самого теплого месяца в году (14,0%) и максимальной годовой температуры (13,6%). Большинство вышеописанных биоклиматических данных представляют коррелированный набор переменных (придонная температура, параметры ледовитости, концентрация кислорода, нитратов и хлорофилла), зависящий в основном от влияния как адвекции тепла течениями, так и солнечного прогрева.

Рассмотрим связь частоты встречаемости пикши с основными физическими, биотическими и климатическими факторами среды в Баренцевом море. Пикша была отмечена в придонных слоях Баренцева моря с температурами от $-1,88$ до $11,14^\circ\text{C}$. Исходя из кривой вероятности встречаемости вида летний температурный оптимум был отмечен в диапазоне $3\text{--}8^\circ\text{C}$, при этом встречаемость её резко падает при снижении температуры с 3 до -1°C . В зимний период пикша в основном держится в юго-западной части Баренцева моря на максимально тёплой акватории с температурами выше 0°C , очевидно, что правая граница её зимнего температурного оптимума смещается за пределы исследовательской акватории в районы с более высоким теплосодержанием. Кривая встречаемости относительно средне-многолетних значений придонной температуры по данным Bio-ORACLE фактически совпадает с формой кривой, отмеченной для летнего распределения пикши, что характерно

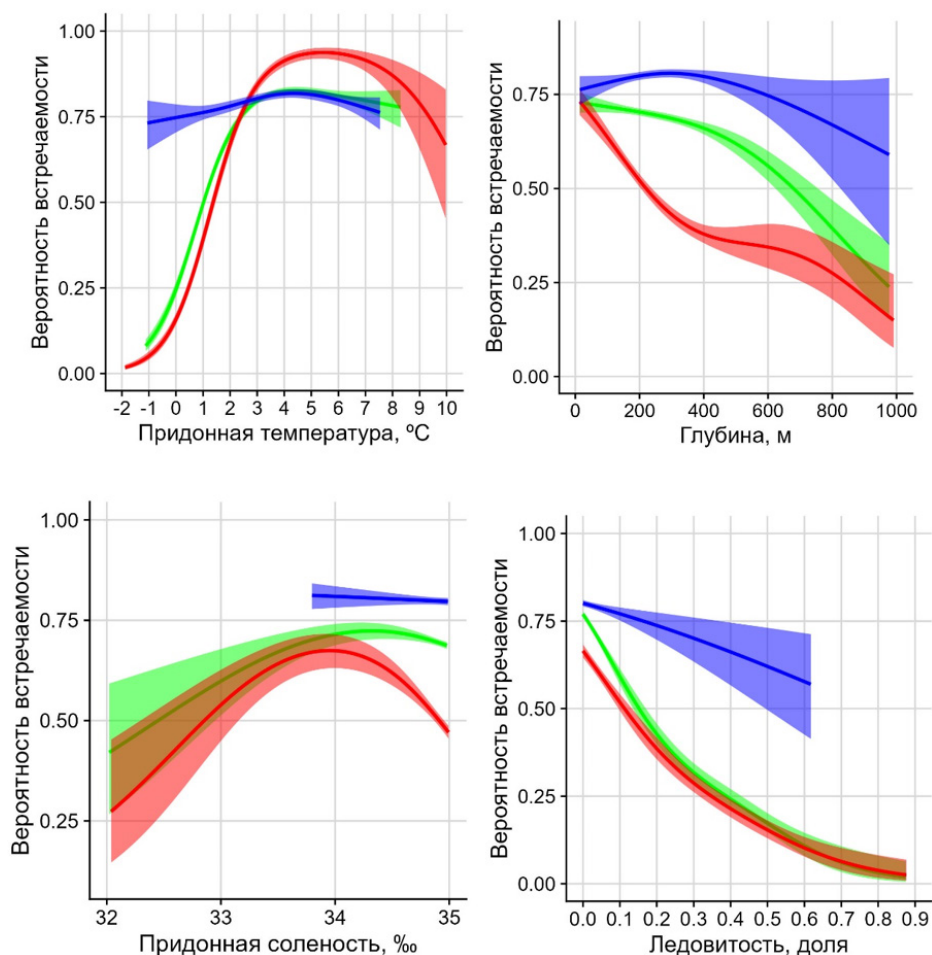


Рис. 2. Кривые вероятности встречаемости пикши в Баренцевом море и прилегающих водах в зависимости от абиотических факторов по данным экосистемных летних (красная линия) и зимних (синяя линия) съёмок, а также по модельным данным Bio-ORACLE (зелёная линия).

также для соотношения встречаемости с фактором ледовитости.

При этом ледовитость того или иного участка функционально связана с термическим режимом поверхностных вод и умеренно коррелирует с придонными температурами ($R^2 = -0,44$). В летний период, а также исходя из среднееголетних наблюдений, встречаемость пикши экспоненциально падает с увеличением ледовитости на акваториях Баренцева моря. В зимний период встречаемость также снижается, однако существенная часть акватории моря покрыта льдом и наблюдения на участках, где доля среднегодовой ледовитости более 0,6, отсутствуют (рис. 2).

Распределение встречаемости пикши относительно глубины имеет ярко выраженный

сезонный характер. В летний период рыбы чаще держатся в мелководных прибрежных районах, тогда как зимой встречаемость на всем диапазоне глубин (30–600 м), преобладающих в Баренцевом море и сопредельных водах, равновероятна. Исходя из среднееголетних наблюдений вероятность встречаемости пикши с увеличением глубины до 500 м постепенно снижается, а свыше 500 м снижение вероятности имеет более выраженный характер.

Оптимум по солёности в отношении пикши может быть определён по данным экосистемной летней съёмки, когда акватория Баренцева моря максимально доступна для исследования, включая юго-восточные и северо-восточные районы с относительно низ-

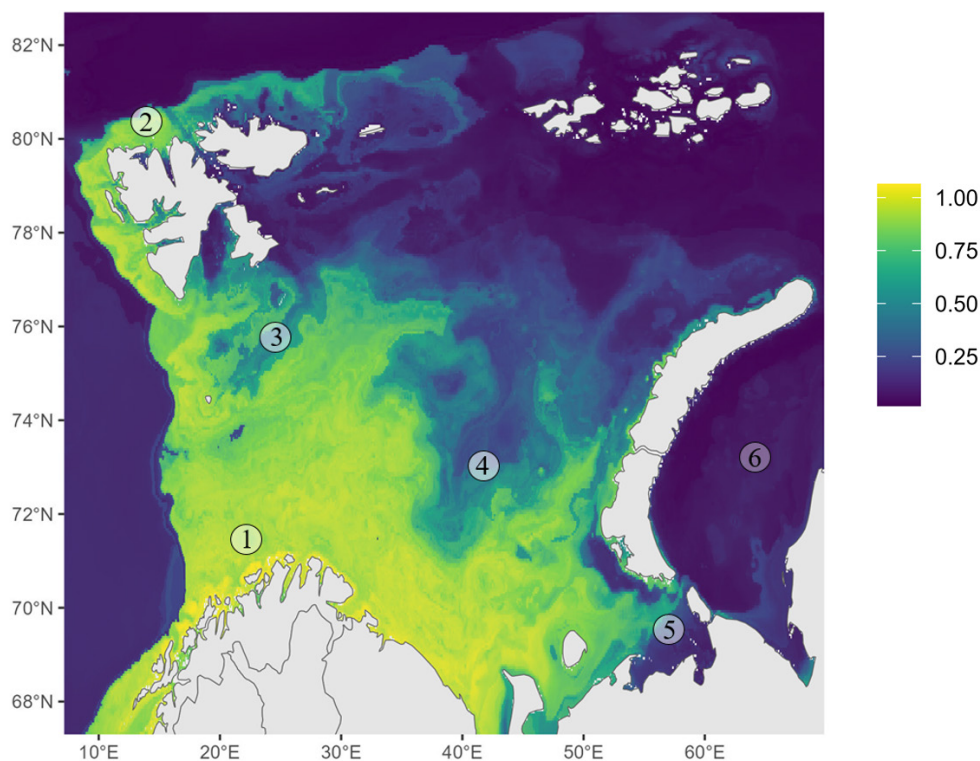


Рис. 3. Вероятность встречаемости пикши в Баренцевом море и прилегающих водах, выполненная на основе моделирования распределения вида (1 – северное побережье Норвегии; 2 – северное побережье арх. Шпицберген; 3 – восточный склон Шпицбергенской банки; 4 – Центральный желоб; 5 – Печорское море; 6 – Карское море).

кой придонной солёностью. При этом в диапазоне от 33,5 до 34,5‰ вероятность встречаемости пикши максимальна, а с опреснением придонных слоёв она постепенно снижается.

Таким образом, анализ кривых вероятности встречаемости пикши в зависимости от абиотических факторов показывает, что солёность в наименьшей степени ограничивает её распределение в водах Баренцева моря, так как 2/3 акватории моря находятся под влиянием атлантических вод и даже на поверхности моря солёность воды превышает 34‰, составляя в центральной части моря (73° с.ш., 20–35° в.д.) 35‰. На остальной акватории моря солёность колеблется в пределах 32–34‰ (Добровольский, Залогин, 1982). В то же время, температурный предпочтительный диапазон пикши относительно совпадают с диапазонами этих параметров, наблюдаемых в южной и юго-западной частях Баренцева моря, что и повлияло на

результаты вероятностного моделирования её встречаемости (рис. 3).

Результаты пространственного моделирования показали, что наибольшая вероятность встречаемости ($P > 0,9$) пикши в Баренцевом море и прилегающих водах отмечена для прибрежных южных районов от Лофотенских островов (северной части Норвегии) до п-ова Канин (Российская Федерация).

Западная граница наибольшей встречаемости пикши проходит по шельфовому свалу глубин на юге начинаясь от прибрежных районов провинции Тромс северной Норвегии и заканчивая западным склоном пролива Фрама. Северо-западная граница её встречаемости проходит по критическим глубинам котловины Нансена, совпадая с движущейся на север тёплой атлантической водой, переносимой Западно-Шпицбергенским течением, и достигает максимальных северных широт до 80–82°. При этом северо-восточная граница

встречаемости пикши обусловлена влиянием арктических холодных вод, которые проникают вплоть до центральных районов Баренцева моря (Центральный желоб, Центральная возвышенность, Возвышенность Персея). Восточная граница её встречаемости ограничена физическим барьером арх. Новая Земля, восточней которого оптимальные придонные температуры отсутствуют в Карском море.

На рисунке 3 обращает на себя внимание отсутствие высокой встречаемости пикши в юго-восточных прибрежных районах Баренцева моря, которые находятся под действием холодного течения из Карского моря и влиянием поверхностного пресноводного стока из бассейна р. Печора. Водные массы на этих участках характеризуются почти отрицательными придонными температурами и сравнительно низкой солёностью и мало пригодны для обитания пикши.

Исторически не отмечалось заходов пикши в прилегающие районы Белого моря, в районе действия Канинского течения, выносящего распреснённые воды вдоль побережья п-ова Канин, но уступающего по силе Мурманскому течению, которое приносит атлантические теплые и солёные воды. В зоне взаимодействия этих течений образуется градиент солёности и температуры, что приводит к уплотнению скоплений пикши на мелководьях в этом районе. В зоне, прилегающей к суше, вероятность нахождения пикши минимальна, хотя более мористые участки, богатые бентосом, являются излюбленным районом сезонного откорма пикши. В этих же районах наблюдается уплотнение скоплений морской камбалы и камчатского краба – близких пикше по предпочитаемым термохалинным условиям среды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Баренцевоморская пикша в течение жизни может распределяться в широком диапазоне глубин от поверхности на всей акватории моря до придонных участков с глубиной более 500 м с положительной температурой

и нормальной океанической солёностью вод (Алеев, 1944; Долгов, 2016). Обычно её массовые концентрации находятся в придонном горизонте воды на относительно небольших глубинах до 200 м (Андрияшев, 1954). Однако в весенний период при отходе в районы нереста в западной части моря скопления распределяются над материковым склоном, над глубинами 300–400 м на участках с придонной температурой около 4–6°C (Landa et al., 2014; Langangen et al., 2018), что отражают найденные зависимости распределения встречаемости рыбы от глубины и температуры воды, где наиболее вероятная глубина встречаемости варьирует в диапазоне 200–400 м, а наиболее предпочитаемая температура – в интервале от 4 до 7°C, а солёность – на уровне 34‰.

Более глубоководные участки, расположенные к западу от нерестилищ, пикша избегает, и вероятность её встречаемости при увеличении глубины резко снижается. Напротив, при уменьшении глубины вероятность встречаемости пикши во все сезоны практически не снижается, поскольку её личинки проводят первые месяцы жизни непосредственно у поверхности воды, а во взрослом состоянии пикша может откармливаться на весьма мелководных участках (менее 50 м) вдоль о. Колгуев. При этом пикша начинает покидать их при сезонном похолодании, когда наблюдается её отход в места зимовки в районы с придонной температурой не ниже 2°C (Лепесевич, 2003). При охлаждении вод ниже этого значения вероятность нахождения там пикши резко снижается.

Сезонное снижение температуры в Баренцевом море напрямую связано с установлением ледового покрова, поэтому выявленные связи ледовитости и вероятности встречаемости пикши соответствуют данным исследований. Распределение пикши в южной части Баренцева моря неоднократно изменялось и всегда, в той или иной степени, было связано с изменением температурного и ледового режимов в регионе.

Если в 20-е годы XX в. в Баренцевом море пикша встречалась в уловах повсеместно (Маслов, 1944) вплоть до Карского моря, то в 1950-е и 1960-е годы её ареал заметно сократился в связи с похолоданием вод в этой части моря (Сонина, 1969). Уменьшилась также протяжённость кормовых миграций пикши на восток. Однако в то же время исследователи считают, что не всегда подходящие температурные условия в южной части моря приводят к увеличению протяженности миграций рыбы и её более широкому распространению в восточном направлении. В тёплые годы влияние океанографических условий на миграции пикши прослеживается не столь чётко, а увеличение протяжённости миграции к местам откорма является следствием высокой численности в запасе крупных особей. Расширение ареала обитания может быть связано с появлением одного или нескольких многочисленных поколений, когда при возрастании внутривидовой пищевой конкуренции пикша вынуждена искать новые участки для откорма, расширяя таким образом, границы своего распределения.

При изменении условий среды пикша может распределиться дальше, занимая новые нехарактерные для себя участки.

По данным норвежских исследователей, границы распределения пикши зависят больше от её численности и возрастного состава популяции, чем от температуры воды. Длительность миграции особей разных возрастов различается – крупные рыбы могут продвинуться дальше в поисках корма и общее распределение пикши, таким образом, зависит от возрастного состава популяции (Landa et al., 2014).

Долговременный тренд на повышение теплосодержания вод Баренцева моря в начале XXI в. тем не менее привел к заметному расширению ареала баренцевоморской пикши и её экспансии в северо-восточном направлении. С началом XXI в. стала заметно увеличиваться её доля в промысловых уловах в районе, прилегающем к арх. Шпицберген,

которая достигла максимальных значений в 2009–2012 гг. При этом наблюдался стремительный рост общей биомассы запаса, благодаря появлению серии высоких по численности поколений. Но впоследствии численность и биомасса пикши, а также её вылов в этом районе, стали снижаться (Howell et al., 2024), несмотря на то, что повышенный занос тёплых вод в этот район сохраняется (ICES, 2022). Вероятно, расширение ареала пикши на северо-восток больше ассоциировано с влиянием температуры на нижние трофические уровни экосистемы.

Таким образом, распределение пикши может зависеть как напрямую от температуры среды, так и опосредовано, поскольку температура влияет на распределение и доступность кормовых объектов пикши. Если в весенний и летний период в южной части моря основными объектами питания являются мойва и эффаузииды, миграции в восточном направлении не будут продолжительными, поскольку пикша сможет успешно откормиться и относительная жирность её, а, следовательно, запас энергии будут высокими и достаточными для последующей зимовки и нереста. Но если мойвенный откорм в этот период не был успешен, пикша будет мигрировать на мелководные участки на востоке моря, которые богаты бентосом.

Зависимость распределения пикши от кормовых объектов наблюдается в других популяциях этого вида. На юге Норвежского моря летом пикша мигрирует на мелководные участки, где обитают эффаузииды и офиуры, а зимой смещается на глубины, где распределяются полихеты и двусторчатые (Albert, 1994). Более сложная зависимость наблюдается для пикши, обитающей на исландском шельфе, где при появлении урожайных поколений она стала мигрировать в северные участки, не подходящие ей по температурному режиму, однако благодаря доступности более калорийной пищи (мойвы) пикша смогла приспособиться к обитанию в более холодных водах (Jónsdóttir et al., 2024).

Таким образом, если в целом оценивать модельное распределение пикши в Баренцевом море и сопредельных водах, то акватория с высокой вероятной её встречаемостью ($P > 0,5$) оценивается в 821,1 тыс. км², что составляет 29,3% от всего исследуемого района, ограниченного координатами 5°–65° в.д. и 68–82° с.ш., и площадью около 2,8 млн км². Такая доля потенциального распределения этого вида обусловлена в значительной степени низкими придонными температурами на северо-востоке моря, а также большими глубинами на западе, которые являются лимитирующим фактором для большинства гидробионтов мелководного Баренцева моря и, особенно, для организмов, которые наиболее тесно связаны с дном (краб-стригун опилио, северная креветка, треска, пикша, северный макрурус, синяя зубатка, камбала-ёрш, черный палтус и северный скат). С учётом вышеизложенного можно допустить, что при изменении температуры, например, при потеплении климата, существенное увеличение акватории потенциального распределения пикши в Баренцевом море вполне вероятно. Для проверки этой гипотезы был выполнен прогноз с моделированием последовательного повышения температуры по трём социально-экономическим сценариям (Shared Socio-Economic Pathways) на 2090–2100 гг. с последующим сравнением результатов с данными, полученными при стандартной среднемноголетней температуре за 2010–2020 гг. При моделировании потенциального распределения пикши в Баренцевом море последовательное повышение придонной температуры приводит к существенному увеличению площади вероятной её встречаемости (табл. 2, рис. 4).

При незначительном повышении температуры на 0,46°С (рис. 4А) возможно появление пикши на участках севернее арх. Шпицберген вплоть до арх. Земля Франца-Иосифа, а также в районах м. Желания и п-ова Адмиралтейства арх. Новая Земля, куда могут быть вынесены личинки пикши и вероятно оседание и выживание её молоди. Остальные

достаточно близкие районы, но с неблагоприятными для пикши термическими условиями (Центральный желоб, побережье о. Южный на востоке акватории и Возвышенность Персея и окрестности о. Эдж), у арх. Шпицберген останутся недоступными.

При более существенном потеплении на 2,6°С (рис. 4Б) вероятность освоения пикшей этих районов возрастет, но тем не менее, она будет ниже, чем в южной части моря районах (на мелководьях, вдоль побережья Мурмана и Гусиной банки, находящихся под воздействием Мурманского течения), а также в районах о. Надежда и Западного желоба на севере моря. Самое значительное увеличение доли потенциального распределения пикши ожидается при подъёме температуры на 2,6°С, однако её дальнейшее повышение не приведет к существенному изменению её распределения, но усилит процессы расширения на окраинах ареала. При дальнейшем вероятном потеплении вод прогнозируется обширная экспансия пикши в Карское море и освоение обширных участков в районе арх. Земля Франца-Иосифа, что приведёт к увеличению акватории потенциального распределения более чем в 2,5 раза.

Первые два сценария с биологической точки зрения, намного вероятнее, поскольку моделированное распределение пикши близко к наблюдаемому, но существенное увеличение ареала пикши при значительном потеплении вод может ограничиваться другими факторами.

При экспансии пикши в новые районы, как было указано выше, её распределение может зависеть не только от абиотических факторов, но и от доступности пищевых объектов. При недостатке пищи пикша не сможет накопить достаточное количество энергии и совершить возвратную миграцию на подходящие для нереста места. Однако это должно быть темой специального исследования.

ВЫВОДЫ

При анализе абиотических факторов среды и моделировании распределения

Таблица 2. Доля (%) акватории потенциального распределения пикши в Баренцевом море и сопредельных вод и её площадь (тыс. км²) при текущей оценке и трёх вариантах прогноза придонной температуры в 2090–2100 гг.

Сценарии прогноза	Текущая оценка	SSP1-1.9	SSP2-4.5	SSP5-8.5
Среднемноголетняя придонная температура, (медиана), С°	1,05 (0,55)	1,51 (1,09)	2,63 (2,53)	4,08 (4,25)
Доля (%) акватории потенциального распределения	29,3	38,5	77,4	79,4
Площадь (тыс. км ²) акватории потенциального распределения	821	1079	2166	2223

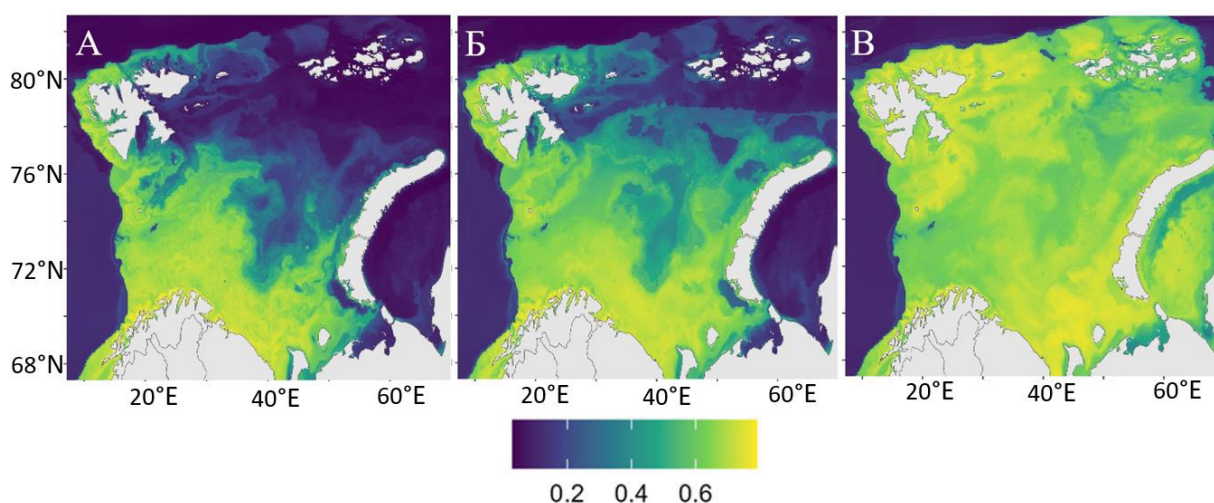


Рис. 4. Прогноз вероятности встречаемости (в долях) пикши в Баренцевом море и прилегающих водах в 2090–2100 гг., выполненная на основе моделирования распределения видов в рамках трех социально-экономических сценариев: SSP1-1.9 (А), SSP2-4.5 (Б), SSP5-8.5 (В).

пикши в Баренцевом море и сопредельных водах была выявлена тесная связь её распределения с группой температурных факторов, ледовитостью, глубиной, солёностью и коэффициентом диффузного затухания или прозрачностью воды. Среди термических показателей максимальная связь отмечена для средней температуры самого тёплого месяца в году (14,0%) и максимальной годовой температуры (13,6%).

Акватория с высокой вероятной встречаемости пикши ($P > 0,5$) оценивается в 821 тыс. км², что составляет 29,3% от всего Баренцева моря. Такая доля потенциального распределения гидробионта обусловлена в

значительной степени низкими придонными температурами на северо-востоке, а также большими глубинами на западе, которые являются лимитирующим фактором для большинства гидробионтов мелководного Баренцева моря. Относительно низкие температуры, а также сравнительно низкая солёность Печерского моря обусловили заметно низкую вероятность встречаемости пикши в юго-восточной части Баренцева моря.

Согласно прогнозным сценариям климатической модели (CMIP6) при потеплении климата к концу XXI в. высока вероятность существенного увеличения акватории потенциального распределения пикши

в Баренцевом море. При первом, наиболее оптимистическом сценарии (SSP1-1.9), который соответствует «устойчивому» развитию и переходу к «зелёной» экономике, ожидается увеличение придонной среднесуточной температуры на 0,5°C, при этом потенциальная акватория распределения пикши увеличится на 10% по сравнению с текущим распределением.

При втором, умеренно оптимистическом сценарии (SSP2-4.5) ожидается увеличение придонной среднесуточной температуры на 1,6°C, при этом потенциальная акватория распределения пикши может увеличиться на 48%. Третий сценарий SSP5-8.5, агрессивный или жесткий, предполагает повышение температуры к 2100 г. на 3°C и потенциальной акватории встречаемости пикши – на 50%. В то же время при расширении ареала пикши, вероятно, будет усиливаться лимитирующая роль не только абиотических факторов, но и различных биологических аспектов: состав и структура популяции, наличие кормовой базы, протяжённость кормовых и нерестовых миграций и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.
- Алеев В.Р. Пикша (*Melanogrammus aeglefinus*) Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1944. Вып. 8. С. 187–233.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР. М.: Изд-во МГУ, 1982. 192 с.
- Долгов А.В. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: ПИНРО, 2016. 335 с.
- Иогансен Б.Г., Файзова Л.В. Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соотношения у некоторых гидробионтов // Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. С. 215–225.
- Киктев Д.Б., Муравьев А.В., Бундель А.Ю. Методические рекомендации по верификации метеорологических прогнозов. М.: Типография АМА ПРЕСС, 2021. 94 с.
- Кровнин А.С., Мельников С.П., Никитенко А.И., Мурый Г.П. Влияние современных изменений климата на сообщества морских рыб в североатлантическом регионе // Геоэкология. 2019. Вып. 56. С. 110–125.
- Ленесевич Ю.М. Урожайность поколений и промысел северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Linne) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: ПИНРО, 2003. 23 с.
- Маслов Н.А. Донные рыбы Баренцева моря и их промысел // Тр. ПИНРО. 1944. Вып. 8. С. 3–186.
- Мастыцкий С.Э., Шитиков В.К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. 2014. Электронная книга. URL: <http://r-analytics.blogspot.com>
- Мухина Н.В. Динамика численности пикши (*Melanogrammus aeglefinus* L.) Баренцева моря в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2000. 132 с.
- Сонина М.А. Миграции пикши Баренцева моря и причины их изменений // Тр. ПИНРО. 1968. Вып. 23. С. 383–401.
- Сонина М.А. Миграции пикши Баренцева моря и факторы, их определяющие // Тр. ПИНРО. 1969. Вып. 26. 126 с.
- Сонина М.А. Аркто-норвежская пикша // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. М.: Пищ. пром-сть, 1977. С. 321–333.
- Сонина М.А. Соотношение неполовозрелой и половозрелой пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) и её распространение в Баренцевом и Норвежском морях // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. М.: Наука, 1990. С. 233–242.
- Шитиков В.К. Модели распределения видов // Принципы экологии. 2021. № 4. С. 98–100.
- Albert O.T. Ecology of haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.) in the Norwegian Deep // ICES J. mar. Sci. 1994. V. 51. P. 31–44.
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: Preva-

- lence, kappa and the true skill statistic (TSS) // J. of Applied Ecology. 2006. V. 43. P. 1223–1232.
- Assis J., Tyberghein L., Bosch S. et al.* Bio-ORACLE v3.0: Expanding marine data layers for biogeographical modelling // Global Ecology and Biogeography. 2024. V. 33(4). P. 123–135.
- Breheny P., Burchett W.* Visualization of Regression Models Using visreg // The R Journal. 2017. Vol. 9(2). P. 56–71.
- Breiman L., Friedman J.H., Olshen R.A., Stone C.J.* Classification and Regression Trees. Wadsworth Inc., 1984. 368 p.
- Breiman L.* Random forests // Machine Learning. 2001. V. 45. P. 5–32.
- Busby J.R.* BIOCLIM – a bioclimate analysis and prediction system // Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis. CSIRO: Melbourne. 1991. P. 64–68
- Elith J., Leathwick J.R., Hastie T.* A working guide to boosted regression trees // Journal of Animal Ecology. 2008. V. 77. P. 802–813.
- Eriksen E., Gjøsæter H., Prozorkevich D. et al.* From single species surveys towards monitoring of the Barents Sea ecosystem // Progress in Oceanography. 2018. V. 166. P. 4–14.
- Eyring V., Bony S., Meehl G.A. et al.* Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization // Geoscientific Model Development. 2016. V. 9. P. 1937–1958.
- Fielding A. H., Bell J.F.* A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models // Environ. Conservation. 1997. V. 24, № 1. P. 38–49.
- Fisher R.A.* The design of experiments. London: Oliver and Boyd, 1935. 252 p.
- Frame B., Lawrence J., Ausseil A.-G. et al.* Adapting global shared socio-economic pathways for national and local scenarios // Clim. Risk Manage. 2018. V. 21. P. 39–51.
- Friedman J.H.* Multivariate Adaptive Regression Splines // The Annals of Statistics. 1991. V. 19. P. 839–867.
- Friedman J.H.* Greedy Function Approximation: A Gradient Boosting Machine // Annals of Statistics. 2001. V. 29. P. 1189–1232.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.* Habitat Suitability and Distribution Models. With Applications in R. Cambridge University Press, 2017. 462 p.
- Guisan A., Zimmermann N.* Predictive habitat distribution models in ecology // Ecological Modelling. 2000. V. 135. P. 147–186.
- Hastie T., Tibshirani R., Buja A.* Flexible discriminant analysis by optimal scoring // Journal of the American Statistical Association. 1994. V. 89. P. 1255–1270.
- Hastie T., Tibshirani R.* Generalized Additive Models. London: Chapman and Hall, 1990. 334 p.
- Hosmer D.W., Lemeshow S.* Applied logistic regression. 2nd ed. Wiley, 2000. 397 p.
- Howell et al.* Report of the Joint Russian-Norwegian Working Group on Arctic Fisheries (JRN-AFWG). IMR-PINRO, 2024. V. 2024-7. 167 p.
- ICES.* Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR) // ICES Scientific Reports. 2022. V. 4(50). 235 p.
- Jónsdóttir I.G., Björnsson B., Ragnarsson S.Á. et al.* Spatial distributional shifts and associated body condition changes of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) following population expansion // ICES J. of Marine Science. 2024. V. 81. Issue 3. P. 587–599.
- Kearney M., Porter W.* Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species ranges // Ecology Letters. 2009. V. 12. P. 334–350.
- Landa C.S., Ottersen G., Sundby S., Dingsør G.E., Stiansen J.E.* Recruitment, distribution boundary and habitat temperature of an arcto-boreal gadoid in a climatically changing environment: a case study on Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) // Fish. Oceanogr. 2014. V. 23(6). P. 506–520.
- Langangen O., Stige L.C., Kvile K.O. et al.* Multi-decadal variations in spawning ground use in Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) // Fisheries Oceanography. 2018. V. 27. P. 435–444.
- McCullagh P.* Generalized linear models // European J. of Operational Research. 1984. V. 16. P. 285–292.

Mielke P.W., Berry K.J. Permutation Methods: A Distance Function Approach. Springer Series in Statistics. New York: Springer, 2001. 446 p.

Notz D. Arctic Sea Ice in CMIP6 // Geophysical Research Letters. 2020. V. 47. 11 p.

Pearson R.G., Dawson T.P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? // Global Ecology and Biogeography. 2003. V. 12. P. 361–371.

Pearson R.G. Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners // Lessons in Conservation. American Museum of Natural History. 2007. Vol. 3. P. 54–89.

Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. 2006. V. 190. P. 231–259.

Ripley B.D. Pattern recognition and neural networks. Cambridge University Press, 2007. 403 p.

Russkikh A.A., Dingsør G.E. Haddock // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V. Trondheim: Tapir Acad. Press, 2011. P. 271–280.

Séférian R., Berthet S., Yool A. et al. Tracking Improvement in Simulated Marine Biogeochemistry Between CMIP5 and CMIP6 // Current Climate Change. 2020. V. 6(3). P. 95–119.

Smolik M.G., Dullinger S., Essl F. et al. Integrating species distribution models and interacting particle systems to predict the spread of an invasive alien plant // J. of Biogeography. 2010. V. 37. P. 411–422.

Thuiller W. BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change // Global Change Biology. 2003. V. 9. P. 1353–1362.

BIOLOGY OF COMMERCIAL HYDROBIONTS

ANALYSIS OF HADDOCK DISTRIBUTION IN THE BARENTS SEA USING SPECIES DISTRIBUTION MODELING (SDM)

© 2025 y. Bakanov S.V., Russkikh A.A.

*Polar branch of the State Scientific Center of the «VNIRO»,
Russia, Murmansk, 183038*

This study reports the findings of an evaluation of the impact of abiotic environmental conditions on the dispersion of the northeast Arctic haddock population. The distribution of haddock is significantly influenced by temperature, ice cover, depth, salinity, and water clarity. The presence of haddock is most strongly correlated with the average water temperature during the warmest month and the highest yearly bottom temperature among thermal characteristics. The region of the Barents Sea with a high likelihood of haddock presence ($P > 0,5$) is predicted to cover 820,000 km², accounting for 29,3% of the whole Barents Sea area.

The CMIP6 climate model's forecast scenarios indicate that climatic warming by the end of the 21st century is likely to cause a substantial increase (by 9–50%) in the potential distribution area of haddock in the Barents Sea.

Keywords: northeast Arctic haddock, Barents Sea, environmental factors, species distribution modeling, climate change.