

БИОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 639.28.053.7 (268.45)
EDN BMJNZL

DOI: 10.36038/0234-2774-2025-26-2-23-36

АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ПОПОЛНЕНИЯ ЗАПАСА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АРКТИЧЕСКОЙ ПИКШИ *MELANOGRAMMUS AEGLEFINUS*

© 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 14.01.2025 г.

Представлены результаты оценки влияния абиотических и биотических факторов среды на величину пополнения промыслового запаса северо-восточной арктической пикши. Наиболее тесная связь была выявлена с группой температурных факторов, при этом максимальная наблюдалась с температурой воды во время первой зимовки поколения. Статистическая значимая отрицательная связь выявлена между пополнением пикши и параметрами ледовитости и концентрации кислорода. В рамках обобщённых линейных и аддитивных моделей была обнаружена статистических значимая связь между пополнением пикши и величиной общего запаса северо-восточной атлантической трески. Главные факторы – температура первой зимовки и запас трески, влияющие на поведение динамики пополнения пикши, работают антагонистически – чем выше температура и ниже запас трески, тем выше пополнение пикши.

Ключевые слова: северо-восточная арктическая пикша, Баренцево море, факторы среды, пополнение запаса.

ВВЕДЕНИЕ

Знание закономерностей, определяющих величину пополнения промыслового запаса северо-восточной арктической пикши (далее – пикши) является одной из главных задач в регулировании её промысла, поскольку эта популяция отличается большими колебаниями численности между соседними поколениями и вхождение в промысел особей одного или нескольких урожайных годовых классов существенно изменяет структуру запаса и условия рыболовства этого вида водных биоресурсов (Лепесевич, 2003).

При уверенности организаций, ответственных за регулирование промысла пикши, что пополнение будет многочисленным – можно увеличивать объём возможного изъятия пикши, либо сократить объём добычи в силу возможного резкого падения запаса,

которое неизбежно последует при появлении бедных поколений. Знание о потенциале роста запаса и перспективах его ближайшей динамики будет способствовать рациональной эксплуатации биоресурсов.

Согласно оценкам Совместной Российской-Норвежской Рабочей группы по арктическому рыболовству (JRN-AFWG, 2024b), максимальная биомасса запаса пикши, рассчитанная для 2010 г., в 16 раз превышает минимальный её уровень, оцененный для 1984 г., а максимальная численность пополнения в возрасте три года оцененная для поколения 1950 г. в 148 раз больше численности самого бедного поколения 1980 г. Если в ретроспективных оценках численности для середины XX в. существует большая доля неопределённости, обусловленная недостатком научных данных и недостоверной статистикой промысла, то значительная разница в численности

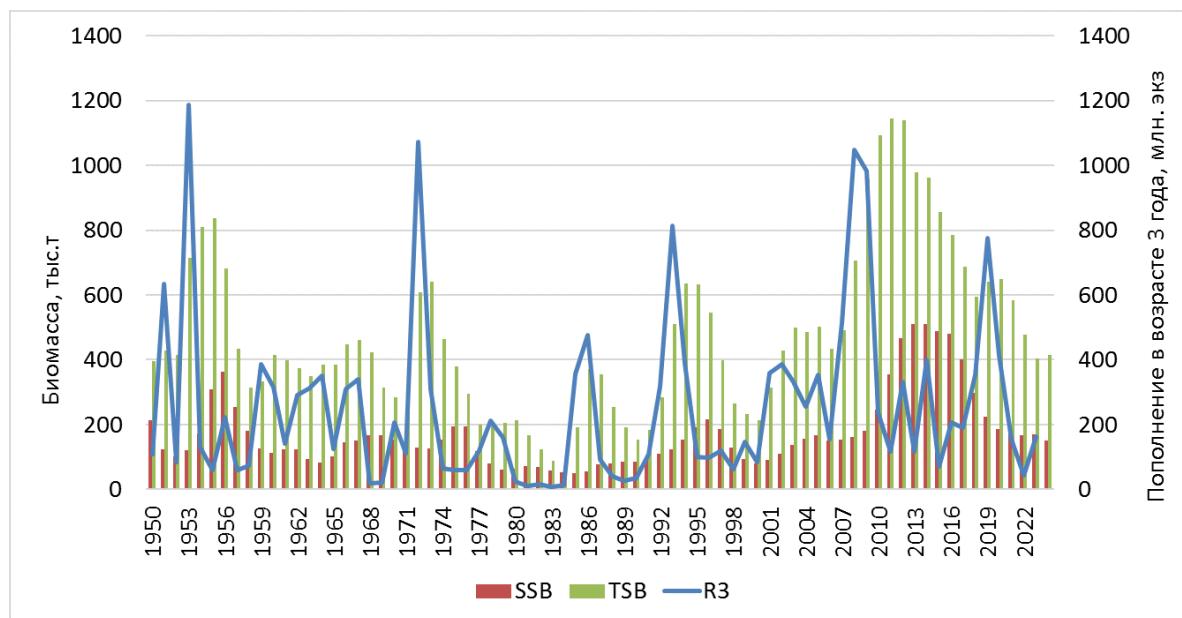


Рис. 1. Динамика биомассы промыслового (TSB) и нерестового (SSB) запасов северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* и численности её пополнения (R3) в возрасте трёх лет в 1950–2024 гг. (JRN-AFWG, 2024b).

(более чем в пять раз) недавно появившихся и хорошо исследованных урожайных поколений 2004–2006 гг. по сравнению с последующими не вызывает сомнений. В настоящее время вошедшие в промысловый запас в поколения 2016 и 2021 гг. более чем в три раза превосходят по численности смежные с ними бедные поколения.

Вхождение в запас пикши многочисленных поколений, в свою очередь, приводит к быстрому росту её промысловой и по мере созревания особей этих поколений – нерестовой биомассы (рис. 1).

Причины, определяющие существенные вариации в численности пополнения пикши неочевидны, связь величины биомассы производителей (нерестового запаса) и продуцированного ими пополнения весьма слабая: самые сильные поколения появлялись при средней биомассе от 100 до 200 тыс. т в то время как при большей биомассе – в основном не очень многочисленные поколения (рис. 2).

Величина пополнения запаса пикши может зависеть от структуры нерестового запаса. Наибольший вклад в пополнение, по

данним исследований, могут вносить рыбы более старших возрастных групп. В частности, в некоторые периоды производители в возрасте 6–8 лет приносили большее потомство, нежели весь нерестовый запас, поскольку предположительно они выбирали лучшие места для нереста (Лепесевич, 2003).

Однако, изменение мест нереста гидробионтов в Атлантике скорее всего может быть обусловлено климатической обстановкой в регионе. Некоторые исследователи связывают сдвиг в местах нереста как долгосрочную реакцию на долгопериодные климатические изменения, такие как Атлантическое мультидекадное колебание (AMO) (Sutton, Hodson, 2005). Однако запас пикши характеризуется спорадическим изменением численности пополнения, следовательно, сдвиг мест активного нереста может быть вызван межгодовыми или внутригодовыми изменениями.

Совокупное влияние климата в Баренцевом море может быть описано индексом северо-атлантического колебания (NAO), рассчитанного как ежемесячный индекс разницы (аномалий) атмосферного давления на поверх-

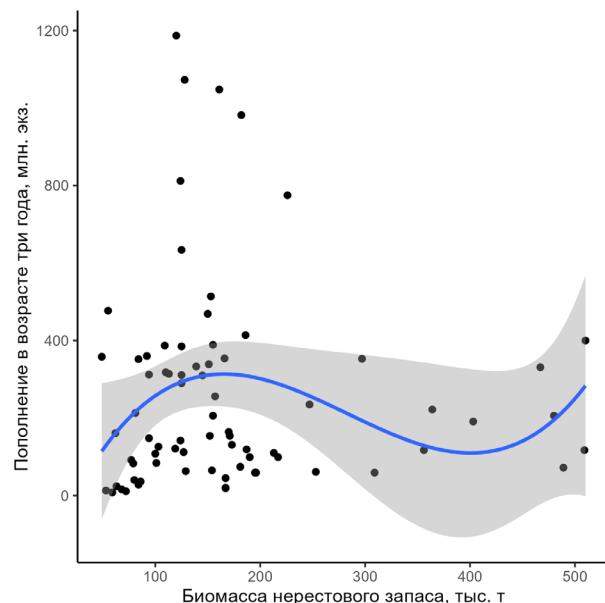


Рис. 2. Зависимость средней биомассы нерестового запаса пикши (SSB) с 95% доверительным интервалом оценки её значения (SSB 95%) и численность продуцированного им пополнения в возрасте трёх лет (R3) для поколений 1950–2021 гг. (JRN-AFWG, 2024).

ности моря (SLP) между областью максимального давления вблизи Азорских островов и минимальной областью в районе о. Исландия с сайта Национальной Службы погоды (National Weather Service – Climate Prediction Center (CPC) (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>).

Глобальное влияние на климат может быть связано с квазициклическими колебаниями солнечной активности, выражаемое индексом т.н. чисел Вольфа (Кляшторин, Любушин, 2005). В предыдущих исследованиях, однако, было отмечено слабое влияние этого фактора на пополнение пикши (Russkikh, 2014).

Нерестилища пикши располагаются в западной части Баренцева моря в пелагии над глубинами 300–500 м, на свале континентального шельфа Баренцева моря (Solemdal et al., 1997; Мухина, 2000; Лепесевич, 2003; Dingsør et al., 2007), где в марте-апреле происходит формирование плотных нерестовых скоплений пикши. Вымет икры и её оплодотворение происходит в толще воды, после чего икра дрейфует с течениями в северные, восточные и центральные участки Баренцева

моря. По мере дрейфа из неё выплываются личинки, и осенью мальки оседают в придонные слои (Сонина, 1969) (рис. 3). Общее количество выметанной икры и численность кормовых объектов (зоопланктона) не оказывает существенного влияния на выживаемость личинок (Сонина, 1973; Мухина, 2000).

При общем постоянстве направлений течений в Баренцевом море характерны некоторые вариации, поэтому место расположения основных нерестилищ таким образом может повлиять на распределение молоди пикши при дальнейшем оседании и соответственно на их выживаемость. Предположительно, смещение нерестовых скоплений на север приводит к расширению ареала оседания, однако часть икры при этом может быть вынесена в глубоководные части Гренландского моря с неблагоприятными условиями для выживания молоди и погибнуть.

На этапах икры и личинок наблюдается самая высокая смертность пикши (Ковцова и др. 1989), особенно при переходе личинок на активное питание. Успешный откорм личинок пикши связан с численностью в планктоне

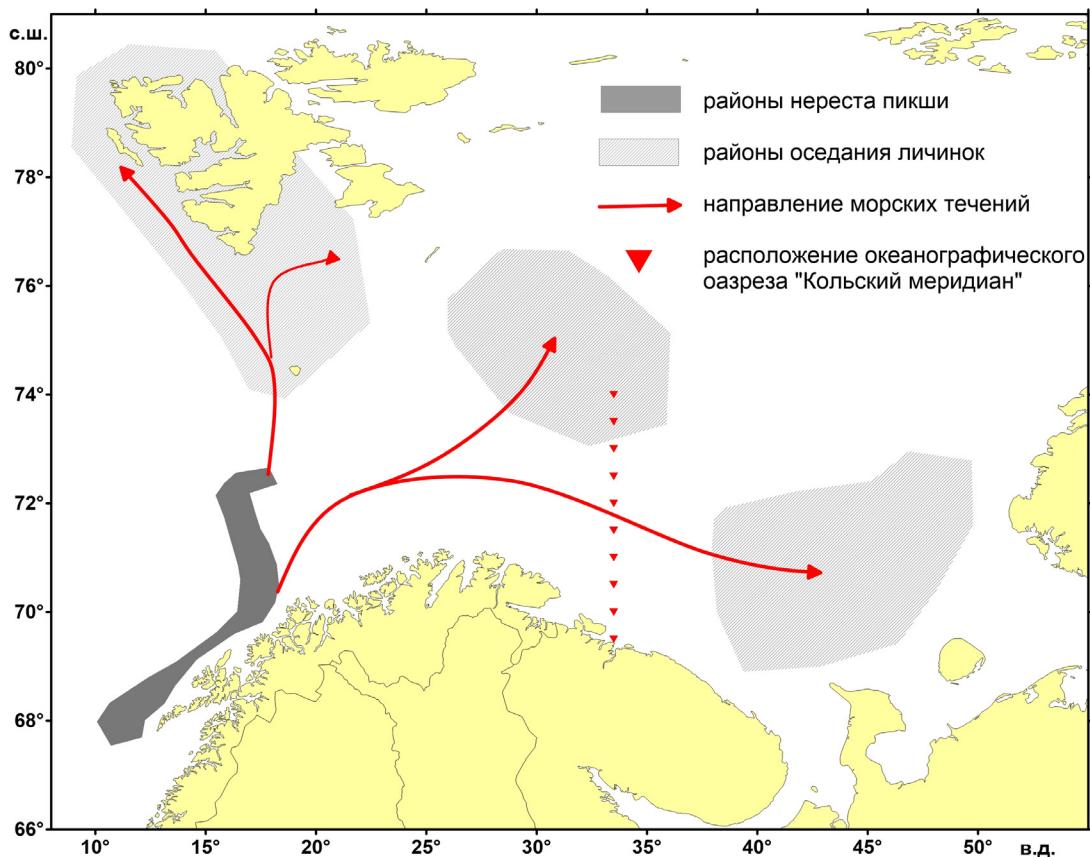


Рис. 3. Схема нерестилищ и районов оседания личинок пикши, а также направление преобладающих морских течений в Баренцевом море и расположение океанографического разреза «Кольский меридиан» (по: Russkikh, Dingsør, 2011).

яиц и личинок *Calanus finmarchicus*, которые преобладают в рационе, однако не было установлено тесной зависимости между индексами численности трёхгодовиков пикши и численностью кормовых объектов на ранних стадиях онтогенеза пикши (Мухина, 2000). В связи с отсутствием достоверных данных о численности кормовых объектов для личинок пикши, этот фактор не рассматривается нами при анализе предикторов численности её пополнения.

В период дрейфа икры и предличинок пикши и при оседании может происходить их массовая гибель по причине неблагоприятных условий среды либо наличия хищников (Olsen et al., 2010; Dolgov et al., 2011). Их влияние частично учитывается при оценке запаса пикши путём включения потребления трески при оценке естественной смертности (JRN-AFWG, 2024).

Основным фактором, влияющим на выживание молоди пикши, считается температура воды в Баренцевом море в период первой зимовки (Сонина 1973; Мухина 2000; Лепесевич, 2003; Bogstad et al., 2013; Landa et al., 2014; Филин, Русских, 2019). В качестве её показателя обычно используют средневзвешенную температуру на разрезе Кольский меридиан (рис. 3 и www.pinro.vniro.ru). Критическим периодом для пикши является именно первый год жизни, при возможности совершать активные миграции её молодь может выходить из зоны неблагоприятных условий (Лепесевич, 2003). В Баренцевом море наблюдается тенденция к потеплению с конца 1970-х начала 1980-х годов и несмотря на темпы её снижения в 2015–2016 гг, температура воды в настоящее время выше чем среднемноголетний уровень (ICES, 2021). Влияние этих климатических изменений на

выживаемость молоди пикши недостаточно изучено.

При краткосрочном прогнозировании численности поколений пикши пользуются данные инструментальных наблюдений (съёмок) однако прогнозы не всегда оправдываются в силу того, что съёмки могут быть выполнены не в полном объёме. Тогда для более точного предсказания будущего пополнения, вероятно необходимо учитывать влияние природных факторов.

Цель настоящей работы – обобщить и рассмотреть комплексное влияние абиотических и биотических факторов среды на динамику пополнения северо-восточной арктической пикши и выявить наиболее значимые факторы, связанные с формированием численности её поколений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для анализа взаимосвязи ежегодного пополнения пикши, оцененного на совместной Рабочей группе (JRN-AFWG, 2024c) для поколений 1950–2021 гг. (в возрасте трёх лет на начало 1953–2024 гг.) с биотическими и абиотическими факторами среды был сформирован набор данных, включающий в себя год (YEAR), величину пополнения пикши (R3, тыс. экз.) как зависимую переменную и ряд независимых (объясняющих) переменных:

1) SSB3-11, SSB6-8, n3before – величины нерестовой биомассы пикши (тыс. т) в возрасте 3–11 и 6–8 лет для периода 1950–2024 гг., а также сумма пополнения (R3) в три года предшествующие пополнению чтобы учесть фактор плотности и конкуренцию, оцененные в 2024 г. моделью (SAM) (JRN-AFWG, 2024b);

2) codTSB, codSSB – величины общей и нерестовой биомассы трески (тыс. т), оцененные РН-АФВГ в 2024 г.;

3) capIMM, capSSB, capTSB – величины неполовозрелой, общей и нерестовой биомассы мойвы (тыс. т), оцененные JRN-AFWG осенью 2024 г. (JRN-AFWG, 2024a);

4) T_{1-12} , T_{year} – среднемесячная и среднегодовая, придонная температура воды Основ-

ной ветви Мурманского течения на разрезе «Кольский меридиан» в слое 0–200 м по данным ПИНРО;

5) Tw – температура в период первой зимовки поколения (средняя придонная температура воды Основной ветви Мурманского течения на разрезе «Кольский меридиан» в слое 0–200 м в октябре года рождения поколения – марте следующего года) по данным ПИНРО;

5) W_{year} – числа Вольфа (индекс солнечной активности, групповое число, версия 2.0) в году рождения поколения, W_{year-2} – числа Вольфа за два года, предшествующем году рождения поколения, с сайта Мирового Центра Данных по Солнечно-Земной Физике, г. Москва (http://www.wdcb.ru/stp/data/solar.act/sunspot/SILSO/ver2/SN_y/SN_y_tot_V2.0.txt);

6) Y – средневзвешенная широта (центроид – в градусах с. ш.) активного нереста пикши (март-апрель) X – соответственно долгота – в градусах в.д.) и DEPTH – средневзвешенная глубина активного нереста (в метрах) в году рождения поколения. Характеристику локализации нерестовых скоплений пикши возможно производить по данным промысла, поскольку рыболовные суда выбирают места с наиболее высокой плотностью рыбы для увеличения производительности и рентабельности. Известно, что отечественные суда организуют специализированный промысел крупной пикши в местах образования её нерестовых скоплений в НЭЗ в весенний период. На основе анализа информации о деятельности российских судов (судовых суточных донесений), поступающей через отраслевую систему мониторинга ВБР от ФГБУ «Центр системы мониторинга рыболовства и связи» отбирались записи суточного вылова в НЭЗ за период с 01 марта по 30 апреля, где доля пикши в уловах превышала 50%, а режим работы – 10 ч, содержащие координаты и глубину операций по добыче пикши. Из отобранных записей рассчитывались параметры Y , X и DEPTH для каждого года.

7) O_{1-12} , O_{mean} – среднемесячная и среднегодовая среднемесячные концентрация насыщения кислородом придонных слоёв воды на станциях 3–7 Кольского разреза по данным информационной базы Полярного филиала;

8) I_{1-12} , I_{mean} – среднемесячная и среднегодовая степень ледовитости Баренцева моря (процентное отношение площади, покрытой льдом, к общей площади) по данным Мурманского УГМС;

9) NAO_{1-12} , NAO_{mean} , NAO_{4-9} – среднемесячные и среднегодовой индексы NAO, а также NAO с апреля по сентябрь, с сайта Национального управления океанических и атмосферных исследований США (<https://www.noaa.gov/>).

Предварительный статистический анализ включал построение корреляционной матрицы между переменными и выявление статистически значимых ($p < 0,05$) связей, а также корреляций выше или равной умеренной ($\geq 0,3$) по шкале Чеддока (Медик и др., 2000). Если наблюдались значимые корреляции факторов среди в отдельные периоды (месяцы), то они объединялись в дополнительные «сезонные» факторы и их корреляции и значимость сравнивалась со среднегодовыми показателями этих же факторов для выявления более значимых. После предварительного анализа был сформирован набор значимых факторов для анализа их взаимосвязи с пополнением пикши с помощью обобщенных линейных и аддитивных моделей (GLM и GAM) в статистической среде R (<https://www.R-project.org/>) с дополнительными пакетами bestglm (<https://cran.r-project.org/web/packages/bestglm/>) и mgcv (<https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/>).

Процедура выбора наилучшей модели была построена на серии машинных экспериментов, которые сводились к последовательному тестированию вариантов модели, полученных путём различных комбинаций всех предварительно отобранных наборов независимых параметров и типов функций связи. Для итоговых расчётов выбирали модель с наименьшим значением информацион-

ных критериев Акаике (AIC) и Шварца (BIC) (Бабаян и др., 2014; Кулик и др., 2020; Черниенко, 2021; Burnham, Anderson, 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Предварительный корреляционный анализ показал, что часть абиотических факторов закономерно существенно коррелирует между собой (рис. 4). Выявлена отрицательная корреляция «групповых» температурных факторов (T_{year} , T_w , T_{1-12}) с факторами ледовитости (I_{1-12} , I_{mean}) и содержания кислорода (O_{1-12} , O_{mean}). При этом закономерно наблюдается слабая положительная связь между факторами ледовитости (I_{1-12} , I_{mean}) и содержанием кислорода (O_{1-12} , O_{mean}). Значимая достоверная связь между группой факторов NAO (NAO_{1-12} , NAO_{mean} , NAO_{4-9}) и другими абиотическими факторами не обнаружена. Слабая корреляционная связь наблюдается между показателем солнечной активности (числом Вольфа), в году рождения поколения, однако она существенно увеличивается с заблаговременностью два года, что может объясняться опосредованным влиянием активности на природные процессы, от которых зависит воспроизводство пикши (Russkikh, 2014). В остальном корреляция для переменных абиотических факторов не достигает высокого уровня значимости.

Анализ биотических факторов показал, что часть параметров имеет выраженную корреляцию как между собой, так и с абиотическими параметрами (рис. 4). Обращает на себя внимание в первую очередь отрицательная значимая корреляция «групповых» температурных факторов (T_{year} , T_w , T_{1-12}) с параметрами пополнения через три года (R3), а также общей нерестовой биомассой пикши SSB3-11, и «наиболее активной» нерестовой биомассой пикши в возрасте 6–8 лет (SSB6-8), а также с промысловой и нерестовой биомассой хищника (codTSB, codSSB) и отсутствие таковой с биомассой мойвы (capIMM, capSSB, capTSB).

Наиболее тесная положительная связь пополнения (R3) проявляется с температурой

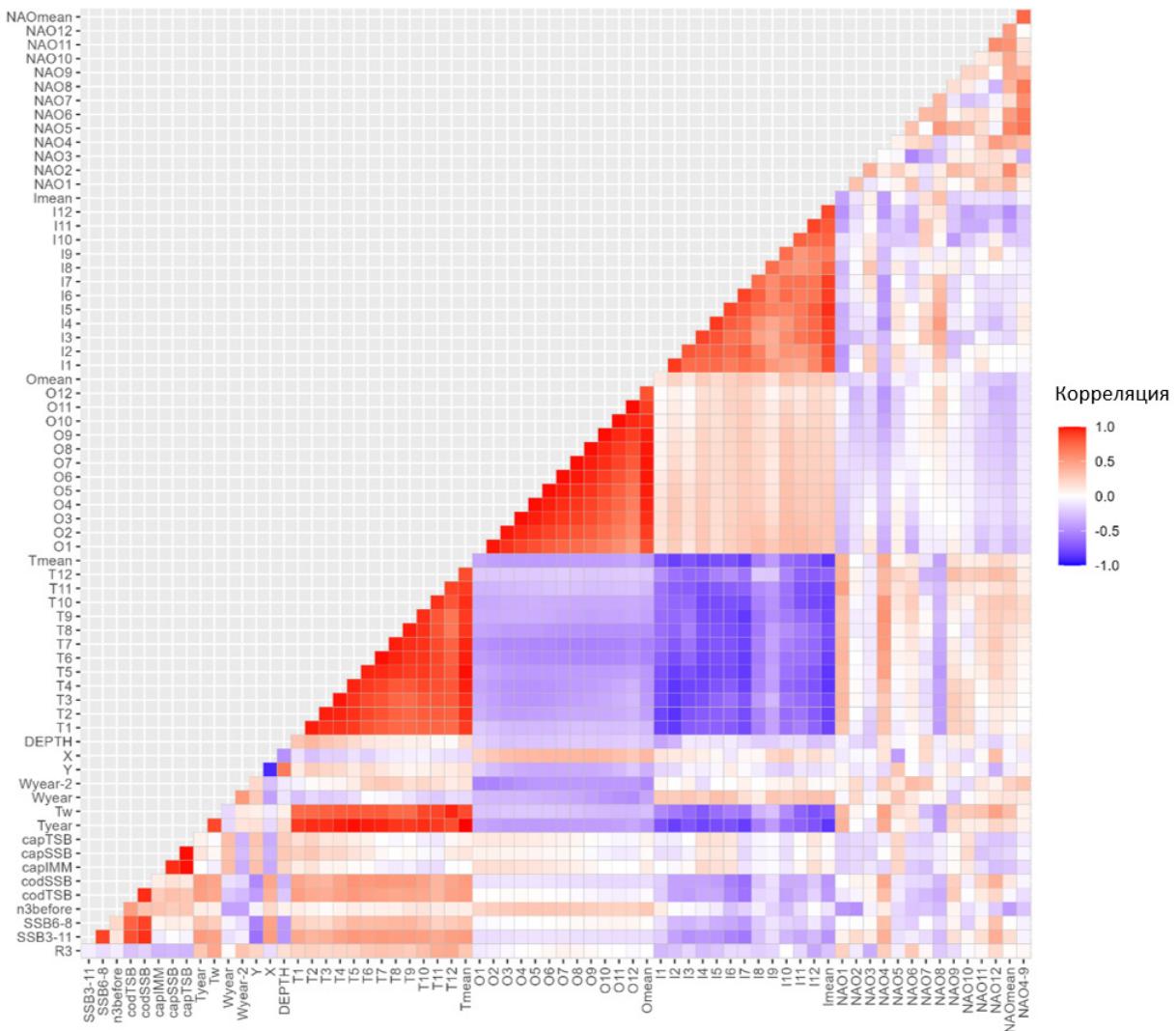


Рис. 4. Корреляционная матрица биотических и абиотических факторов в 1950–2021 гг. и пополнения пикши (R3) для поколений 1950–2021 гг. (в возрасте три года на начало 1953–2024 гг.) в Баренцевом море (см. пояснения в разделе «Материал и методика»).

первой зимовки Tw и общей нерестовой биомассой пикши (SSB3-11), а также отрицательная – с промысловой и нерестовой биомассой трески (codTSB, codSSB). При этом имея положительную связь с температурными факторами, эти параметры отрицательно коррелируют с ледовитостью и концентрацией кислорода, но связь эта в большинстве случаев не значима. Значимая достоверная связь между группой факторов NAO (NAO₁₋₁₂, NAO_{mean}, NAO₄₋₉) и биотическими факторами не обнаружена.

Корреляционный анализ показал, что часть абиотических факторов значимо коррелируют с величиной пополнения пикши. Наиболее тесная связь была выявлена с группой температурных факторов ($r=0,25-0,56$), при этом максимальная наблюдалась с температурой воды во время первой зимовки поколения (Tw). Статистическая значимая отрицательная связь выявлена между пополнением пикши и параметрами ледовитости ($r=-0,3-(-)0,1$) и концентрации кислорода ($r=-0,4-(-)0,2$). При анализе всего периода (1950–2021 гг.) ста-

тистически значимой линейной связи между показателями обилия трески и морвы с пополнением пикши выявлено не было. Однако при дальнейшем анализе была обнаружена статистически значимая связь пополнения пикши с показателем обилия трески в рамках обобщённых моделей.

Совокупное (комплексное) влияние абиотических и биотических факторов было проанализировано с помощью обобщённых линейных (GLM) и аддитивных (GAM) моделей. Для этого методом анализа величин критериев AIC и BIC, а также нахождением максимальной объяснённой дисперсии подбирались вышеупомянутые параметры абиотических и биотических факторов. В таблице приведены значения информационных критериев AIC и BIC и объяснённые вариации для моделей-кандидатов. Минимальное значение AIC (847) и BIC (853) и максимальная объяснённая вариация (52%) отмечена для GLM-модели с двумя объясняющими переменными Tw и codTSB. Параметр Tw объясняет 23% дисперсии, а codTSB – 52-24=28%, т.е. влияние трески, как основного хищника молоди пикши, несколько существеннее (на 5%), чем термических условий. Другие факторы, попаременно включённые в GLM-модель, статистически значимо не улучшили её объяснительную способность.

Минимальное значение AIC (857) и BIC (883) и максимальная объяснённая вариация

(82%) отмечена для GAM-модели с пятью объясняющими переменными Tw, codTSB, SSB68, Y, Imean которая была использована для дальнейшего анализа (рис. 5). Параметр Tw объясняет 32% дисперсии, а codTSB – всего 5%, т.е. в аддитивной модели (в отличие от линейной) влияние трески гораздо менее существенное, чем термических условий. Тем не менее, эти два параметра значимо ($p < 0,05$) влияют на предсказательную способность модели. Включение фактора Y статистически значимо улучшили её объяснительную способность, увеличив её до 63%. Включение I_{mean} также позволило существенно увеличить объяснённую дисперсию (до 82%), хотя статистическая значимость этого параметра в модели, также как SSB68 не велика.

Согласно рисунку 5 главные факторы Tw и codTSB, влияющие на поведение динамики пополнения, работают антагонистически – чем выше температура и ниже codTSB, тем выше пополнение пикши. Несмотря на то, что функция вклада codTSB имеет нелинейную кривую, отрицательная корреляция связи этого параметра с R3 визуально вполне очевидна. Влияние статистического значимого фактора Y (средняя широта основного ядра нерестилищ) на пополнение возможно объяснить тем, что чем севернее располагались нерестилища, тем успешнее оказывалось выживание молоди, благодаря освое-

Таблица. Информационные критерии и объясненная дисперсия для моделей-кандидатов

Параметры/ тип модели	GLM			GAM		
	AIC	BIC	Объясненная дисперсия, %	AIC	BIC	Объясненная дисперсия, %
Tw	859	863	24	1937	1944	32
Tw+codTSB	847	853	52	1934	1943	37
Tw+codTSB+SSB68	847	855	54	1933	1946	41
Tw+codTSB+SSB68+Y	849	858	54	872	883	63
Tw+codTSB+SSB68+Y+Imean	851	861	54	857	883	82

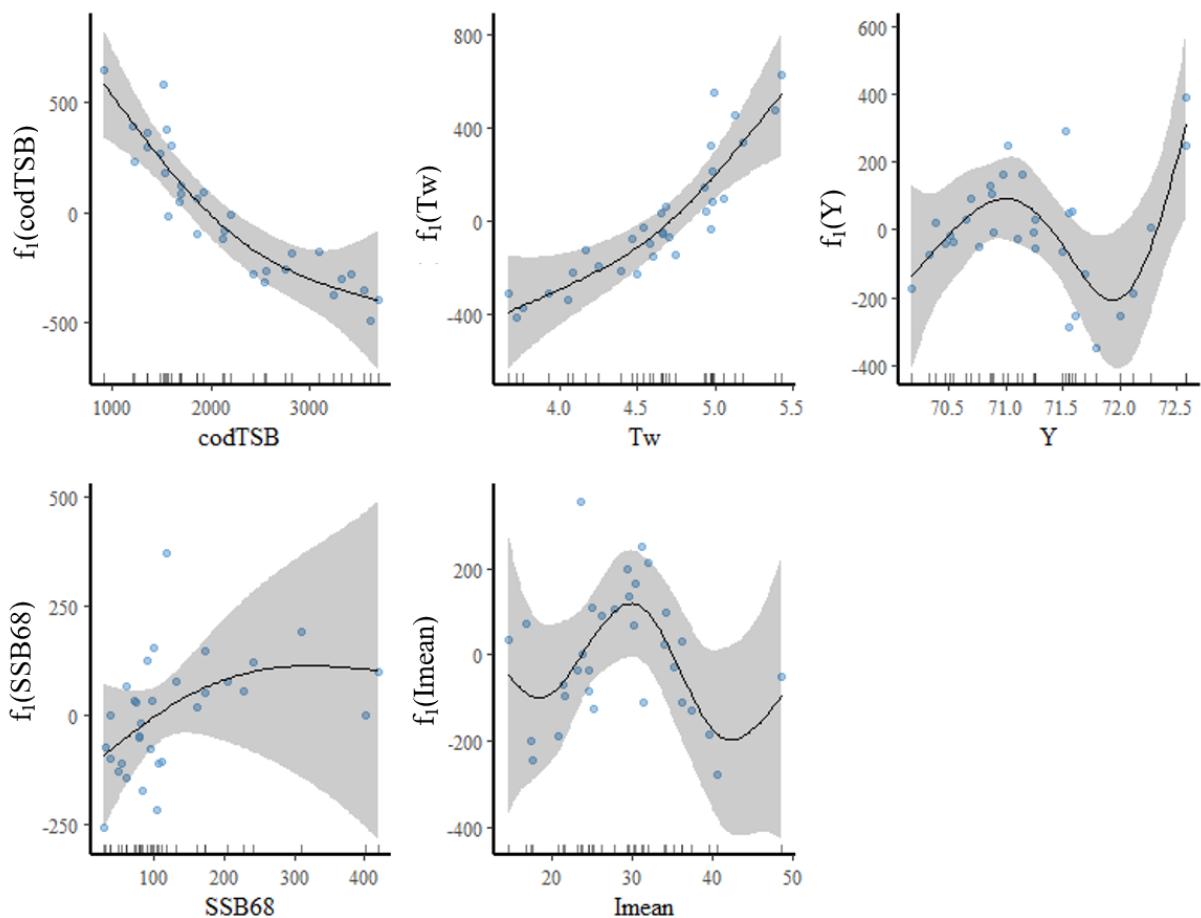


Рис. 5. Функции вклада переменных в величину пополнения пикши (R3) для модели GAM с пятью объясняющими переменными: общей биомассы трески (codTSB, тыс. т); средняя температура в период первой зимовки поколения (Tw, °C); нерестовая биомасса пикши в возрасте 6–8 лет (SSB68, тыс. т); средневзвешенная широта (Y, центроид – в градусах с. ш.) активного нереста пикши (за апрель–май) в году рождения поколения; среднегодовой индекс ледовитости Баренцева моря (Imean).

нию новых участков для оседания в районе Шпицбергена. Слабая положительная, почти линейная, связь отмечается между пополнением (R3) и нерестовой биомассой пикши в возрасте 6–8 лет (SSB68), что подтверждает логический причинно-следственный тезис – чем больше крупных производителей участвует в нересте, тем больше потомство. Однако в силу значительного влияния других факторов окружающей среды эта связь не столь очевидна и статистически малозначима. Характер взаимосвязи индекса ледовитости (Imean) и пополнение не может быть однозначно интерпретирован. Возможно, что в аномальные годы, когда отмечается величина

индекса ниже или выше среднемноголетнего, формируются условия менее благоприятные для выживания пополнения пикши нежели в годы, когда индекс варьирует в среднем диапазоне 25–35%.

Высокая объяснённая вариация (82%), отмеченная для GAM-модели с пятью предикторами, позволила достаточно точно выполнить модельную реконструкцию индекса пополнения в 2000–2021 гг. (рис. 6). При этом практически все (за исключением двух лет) фактические значения R3, рассчитанные по данным РН-АФВГ, оказались в диапазоне 95%-ного доверительного интервала модельной (прогнозной) оценки R3.

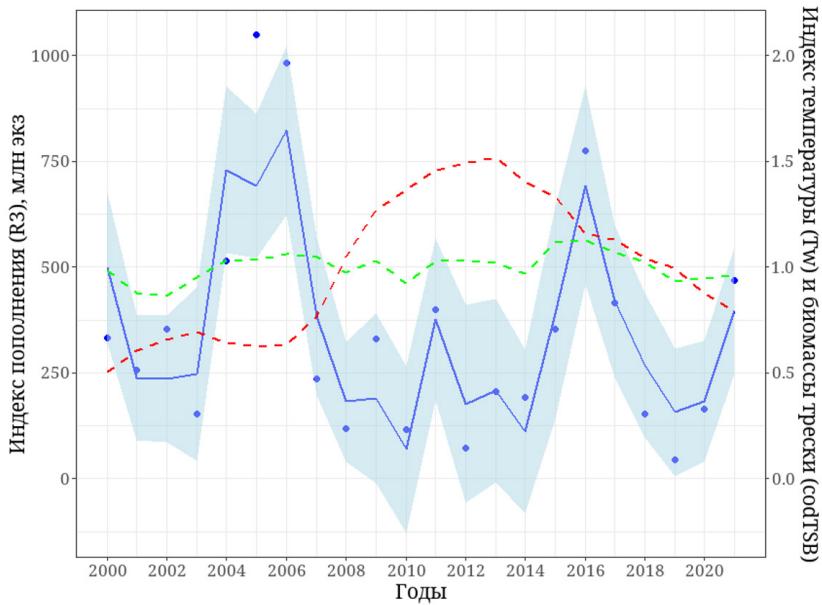


Рис. 6. Динамика моделируемого пополнения пикши (средняя величина – синяя линия, 95%-ый доверительный интервал – голубая область) в сравнении с оценками этого показателя (синие точки), Совместной Российской-Норвежской Рабочей группой по арктическому рыболовству (РН-АФВГ), а также динамика индексов температуры (Tw, зеленая пунктирная линия) и общего запаса трески (codTSB, красная пунктирная линия) в 2000– 2021 гг.

Температура воды во время первой зимовки, по-видимому, играет ведущую роль в формировании силы поколения пикши, при повышении в рассматриваемый период наблюдалось увеличение урожайности поколений, однако в целом вариации температуры сравнительно невелики и влияние этого фактора на пополнение снижалось при увеличении влияния хищничества трески, что наблюдалось в период существенного роста запаса последней в 2008– 2014 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование численности поколений пикши происходит под влиянием ряда биотических и абиотических факторов, влияющих на выживаемость пикши в раннем онтогенезе. Наиболее вероятно, что большее количество крупных особей в нерестовом запасе пикши могут произвести большее количество икры и личинок, благодаря выбору более подходящих для увеличения выживания мест нерестилищ, однако, скорее всего, распределение мест

нереста может зависеть от климатических факторов, таких как температура и циклическая активность, а также возможного распределения кормовых объектов в преднерестовый период. Сила и направление основных течений в момент нереста, в свою очередь, могут сыграть ведущую роль в направлении выноса личинок, однако их прямое влияние на выживаемость пикши трудно установить из-за недостаточности наблюдений.

Пикша, как и все тресковые рыбы характеризуется очень большой индивидуальной и популяционной плодовитостью (Мухина, 2000), поэтому даже весьма небольшая доля выживших икринок и личинок может обеспечить поддержание воспроизводства её популяции. Следовательно, процесс выживания икры и личинок пикши (а не их первоначальное количество, выметанное производителями), является критически важным периодом при формировании численности поколения.

Известно, что смена температурных условий в период первой зимовки, отражается на

особенностях распределения молоди и при относительно низких температурах вод часть молоди оседает и гибнет, при этом соответственно сокращается акватория распределения пикши в более старшем возрасте (Филин, Русских, 2019). Повышение температуры воды, напротив, может способствовать улучшению кормовой базы для молоди пикши и обеспечивать ускорение их обмена веществ и соответственно более быстрый рост особей. Быстрорастущие особи быстрее переходят на более крупную пищу и менее доступны для хищников (Ковцова и др., 1989).

Однако, при очень большом количестве хищника, быстрого индивидуального роста особей может быть недостаточно для выживания, поскольку треска (основной хищник для пикши) при наличии в запасе множества крупных особей будет потреблять и быстро растущую молодь из-за собственной высокой численности, как это наблюдалось в период резкого увеличения запаса трески в 2010–2022 гг. Ареалы обитания трески и пикши практически полностью перекрываются в течение всего года, поэтому положительное действие температуры первой зимовки на выживание молоди нивелировалось её возросшим потреблением. Наблюдаемая обратная корреляция величины биомассы трески и численности пополнения пикши наглядно демонстрирует влияние хищничества на запас. Чем больше численность и биомасса запаса трески, тем больше она может потреблять пикши.

Треска характеризуется отсутствием выраженной избирательности в питании (Пономаренко, Ярагина, 2003) и потребляет любую доступную пищу, поэтому в момент появления урожайных поколений мойвы, пикши либо других массовых видов рыб они становятся наиболее частой добычей для трески в связи с увеличением вероятности перекрытия их ареалов. Исходя из этого, рост запаса мойвы может снизить на смертность пикши вследствие потребления её треской, однако, связь пополнения пикши с биомас-

сой мойвы (capIMM, capSSB, capTSB) неочевидна и не устанавливается при корреляционном анализе. Такая зависимость может выявиться, если районы распределений мойвы и молоди пикши совпадут, однако это происходит нечасто (ICES, 2022). Более того, пикша по некоторым данным активно потребляет икру мойвы в период её нереста и увеличение численности мойвы может некоторым образом влиять положительно на обеспеченность пикши пищей. Но потребляют икру мойвы в основном взрослые особи пикши, и в силу короткого периода нереста мойвы влияние дополнительного объекта питания на процесс воспроизводства незначительно.

Пищевые связи в экосистеме Баренцева моря крайне важны для понимания процессов формирования поколений. Увеличение выживаемости и сохранение высокой численности поколений пикши приводят к увеличению внутривидовой пищевой конкуренции. Освоение пикшой новых нехарактерных ранее областей в районе Шпицбергена в начальный период имело положительный эффект для популяции и рост биомассы, однако по мере расширения ареала на его окраинах условия для выживания оказывались неблагоприятными, также возрастала и конкуренция, приводившая к снижению темпа роста и, следовательно, общей биомассы запаса. Плотность популяции, выраженная здесь в величине пополнения трёх предшествующих поколений ($n3before$) тем не менее, не имеет значимого прямого влияния на воспроизводство, и является дополнительной характеристикой структуры запаса, а не фактором, влияющим на силу годовых классов.

В дальнейшем при наличии оценок предикторов необходимо выполнить анализ качества вышеупомянутой прогностической модели с целью использования её в управлении промыслом пикши Баренцева моря с учётом данных экосистемы.

Найденные зависимости подтверждают ранее озвученные гипотезы о положительном эффекте теплосодержания вод Барен-

цева моря в период первой зимовки пикши и негативном влиянии хищника на выживаемость молоди пикши, которые в дальнейшем стоит учитывать при прогнозировании пополнения.

ВЫВОДЫ

Для пополнения запаса пикши в возрасте трёх лет наиболее тесная связь была выявлена с группой температурных факторов, при этом максимальная наблюдалась с температурой воды на разрезе «Кольский меридиан» в слое 0–200 м во время первой зимовки поколения. Закономерная статистическая значимая отрицательная связь выявлена между пополнением пикши и параметрами ледовитости и концентрации кислорода.

В рамках обобщённых линейных и аддитивных моделей была обнаружена статистических значимая связь между пополнением пикши и величиной общего запаса североатлантической трески. Главные факторы – температура первой зимовки и запас трески, влияющие на поведение динамики пополнения пикши, работают антагонистически – чем выше температура и ниже запас трески, тем выше пополнение пикши.

Высокая объяснённая вариация (82%) индекса пополнения пикши, отмеченная для модели с пятью предикторами, позволила достаточно точно выполнить модельную реконструкцию этого индекса в 2000–2021 гг., что указывает на высокий прогностический потенциал этой модели, который в дальнейшем необходимо исследовать.

Таким образом, установленные закономерности позволили составить прогностическое уравнение, которое частично описывает комплексное влияние факторов экосистемы на воспроизводство пикши.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабаян В.К., Булгакова Т.И., Васильев Д.А. и др. Оценка запасов и ОДУ минтая восточной части Охотского моря с использованием данных

ИС «Рыболовство» // Тр. ВНИРО. 2014. Т. 151. С. 3–17.

Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М: Изд. ВНИРО, 2005. 235 с.

Ковцова М.В., Мухина Н.В., Двинина Е.А. Воздействие океанологических и биологических факторов на выживаемость аркто-норвежской пикши в период раннего онтогенеза // Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна. Сб. науч. тр./ПИНРО. Мурманск, 1989. С. 126–138.

Кулик В.В., Пранц С.В., Будянский М.В. и др. Связь запасов чёрного палтуса в Охотском море с факторами внешней среды // Известия ТИНРО. 2020. Т. 200. № 1. С. 58–81.

Лепесевич Ю.М. Урожайность поколений и промысел северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Linne): дисс... канд. биол. наук: Москва, 2003. 181 с.

Медик В.А., Токмачев М.С., Фишинан Б.Б. Статистика в медицине и биологии: руководство в 2-х томах. Т. 1. М.: Медицина, 2000. 412 с.

Мухина Н.В. Динамика численности пикши (*Melanogrammus aeglefinus* L.) Баренцева моря в раннем онтогенезе: дисс... канд. биол. наук: Мурманск, 2000. 132 с.

Сонина М.А. Миграции пикши Баренцева моря и факторы, их определяющие // Тр. ПИНРО. 1969. Вып. 26. 126 с.

Пономаренко И.Я., Ярагина Н.А. Питание и пищевые отношения. Треска в экосистеме Баренцева моря // Треска Баренцева моря: биология и промысел. Изд. 2-е. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 62–113.

Сонина М.А. Плодовитость аркто-норвежской пикши в связи с динамикой популяции // Тр. ПИНРО. 1973. Вып. 33. С. 171–201.

Филин А.А., Русских А.А. Особенности формирования численности поколений северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* в условиях потепления Баренцева моря // Вопр. ихтиологии, 2019. Т. 59. № 2. С. 195–203. DOI 10.1134/S0042875219020061.

Черниенко И.С. Стандартизация производительности промысла краба-стригун опилио

западной части Берингова моря с использованием аддитивных линейных моделей // Изв. ТИНРО. 2021. Т. 201. № 2. С. 359–370.

Bogstad B., Dingsør G.E., Ingvaldsen R.I., Gjøsæter H. Changes in the relationship between sea temperature and recruitment of cod, haddock and herring in the Barents Sea // *Marine Biology Research*, 2013. 9:9, P. 895–907, <http://dx.doi.org/10.1080/17451000.2013.775451>

Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. N.Y.: Springer. 2002. 488 p.

Dingsør G.E., Ciannelli L, Chan K-S et al. Density dependence and density independence during the early life stages of four marine fish stocks // *Ecology*. 2007. 88(3). P. 625–634

Dolgov A.V., Orlova E.L., Johannessen E., Bogstad B. Piscivorous fish // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. 2011. Press. P. 201–214.

ICES. 2016. Report of the second Workshop on Management Plan Evaluation on Northeast Arctic cod and haddock and Barents Sea capelin (WKNEAMP-2), 25–28 January 2016, Kirkenes, Norway. ICES CM 2016/ACOM:47. 76 p.

ICES. 2020. Report of the benchmark Workshop for Demersal Species (WKDEM). ICES Scientific Reports, 2020. 2:31. 136 p. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.5548>

ICES. 2021. Report of the Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). ICES Scientific Reports. 2021. V. 3:77. 236 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8241>

ICES. 2022. Report of the Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). ICES Scientific Reports. 2022. 4:50. 235 p. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.20051438>

JRN-AFWG. 2024a. Advice on fishing opportunities for Barents Sea Capelin in 2024 ICES subareas 1 and 2 excluding Division 2.a west of 5°W, Report series: IMR-PINRO 2024-3. 15 p. <https://www.hi.no/hi/nettrapper/imr-pinro-en-2024-3>

JRN-AFWG. 2024b. Advice on fishing opportunities for Northeast Arctic haddock in 2025 ICES subareas 1 and 2, Report series: IMR-PINRO 2024-3. 15 p. <https://www.hi.no/hi/nettrapper/imr-pinro-en-2024-3>

JRN-AFWG. 2024c. Report of the Joint Russian-Norwegian Working Group on Arctic Fisheries (JRN-AFWG), Report series: IMR-PINRO 2024-7. 305 p. <https://www.hi.no/hi/nettrapper/imr-pinro-en-2024-7>

Landa C.S., Ottersen G., Sundby S. et al. 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.

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.*, 2010. V. 67. № 1. P. 87–101.

Russkikh A.A. Factors affecting the stock recruitment of north-east arctic haddock. Poster presented at the Johan Hjort symposium on recruitment dynamics and stock variability, Bergen, 2014. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0491>

Russkikh A.A., Dingsør G.E. Haddock. Chapter 5.5. // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press, 2011. P. 271–280.

Solemdal P., Mukhina, N.V., Knutsen T., at al. Maturation, spawning and egg drift of Arcto-Norwegian haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). Poster presented at the Fisheries Society of the British Isles Annual Symposium, 8–11 July 1997. University College, Galway, Ireland.

Sutton R.T., Hodson, D.L.R. Atlantic Ocean forcing of North American and European Summer Climate. *Science* 309. 2005. P. 115–118. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1109496>

BIOLOGY OF COMMERCIAL HYDROBIONTS

THE IMPACT OF ABIOTIC AND BIOTIC ENVIRONMENTAL
FACTORS ON THE RECRUITMENT OF NORTHEASTERN
ARCTIC HADDOCK *MELANOGRAMMUS AEGLEFINUS*

© 2025 y. S.V. Bakanev, A.A. Russkikh

*Polar branch of the State Science Center of the Russian Federation «VNIRO»,
Russia, Murmansk, 183038*

The paper presents the results of the impact of abiotic and biotic environmental factors on the recruitment of northeastern Arctic haddock. Temperature, especially water temperature in the first winter, was found to have the most impact. There was a statistically significant negative relationship found between the haddock recruitment and the ice cover parameters and the oxygen concentration. When using generalized linear and additive models, there was a statistically significant relationship found between haddock recruitment and the total stock biomass of northeastern Atlantic cod. Being the main drivers of the haddock recruitment, temperature during the first winter and cod stock size work as antagonists so the higher is the temperature and the lower is the cod stock, the higher is the haddock recruitment.

Key words: northeastern Arctic haddock, the Barents Sea, environmental factors, stock recruitment.