



научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ



<http://petrsu.ru>

Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 2 (60). Июнь, 2026

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugolek
В. Н. Якимов
А. В. Сони́на

Службы поддержки

Н. А. Марфицына
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»



УДК 574.9:597.5(98+99)

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ПОТЕНЦИ- АЛЬНОГО АРЕАЛА ЛЕДЯНОЙ РЫБЫ *CHAMPSOCEPHALUS GUNNARI* (*CHAMPSOSEPTALUS GUNNARI*) В ЗАПАД- НОЙ АРКТИКЕ

БАКАНЕВ
Сергей Викторович

доктор биологических наук, Полярный научно-исследовательский ин-
ститут морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), Рос-
сия, 183038, г. Мурманск, ул. Книповича, 6, tombus@gmail.com

Ключевые слова:

Champscephalus gunnari
ледяная рыба
моделирование
распределения видов
ансамблевое
моделирование
biomod2
биполярный перенос
экологическая ниша
интродукция
Западная Арктика

Аннотация: Исследование посвящено теоретической оценке экологиче-
ской пригодности арктических морей России для возможной интродук-
ции антарктической ледяной рыбы *Champscephalus gunnari* – потен-
циального объекта холодноводной аквакультуры, обладающего уникаль-
ной физиологией (отсутствие гемоглобина). Несмотря на внешнее сход-
ство полярных условий, количественный анализ переноса экологической
ниши между полушариями ранее не проводился. На основе данных о
присутствии вида у острова Южная Георгия (1840 ячеек, 1986–2023 гг.)
и абиотических предикторов (глубина, кислород, расстояние до берега,
придонная температура, соленость) построены ансамблевые модели
распределения вида (10 алгоритмов, пакет biomod2) с проекцией на ак-
ваторию Западной Арктики (65–90° с.ш., 0–120° в.д.) для современного
периода, 2050 и 2090 гг. по сценарию SSP5-8.5. Установлено, что 98.9 %
площади Арктики попадает в зону экстраполяции модели (MESS < 0), ин-
дексы перекрытия ниш минимальны (D = 0.097; I = 0.257). В современных
условиях повышенная пригодность среды (индекс HSI 0.6–0.8) приуроче-
на к прибрежным шельфам арктических архипелагов. К 2090 г. зоны с
ненулевым HSI сохраняются только у Северной Земли при выраженном
снижении значений. Полученные прогнозы носят гипотетический харак-
тер из-за узкого диапазона обучающих данных (только Южная Георгия) и
требуют расширения выборки за счет всех популяций вида, интеграции
физиологических моделей и учета биотических взаимодействий

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 25 марта 2026 года

Подписана к печати: 26 июня 2026 года

Введение

Арктический и Антарктический океаниче-
ские бассейны, разделенные тропическим
термическим барьером, демонстрируют ряд
глубоких экологических параллелей: низкие
температуры придонных вод, высокое со-
держание растворенного кислорода, выра-
женную сезонность первичной продукции
и доминирование зоопланктона в структуре
кормовой базы демерсальных рыб (Dunbar,
1968; Eastman, McCune, 2000). Это сходство
издавна привлекало внимание биогеогра-

фов и порождало гипотезы о возможности
существования антарктических stenotherm-
ных видов в высокоширотных водах Север-
ного полушария при условии преодоления
барьеров расселения (Андрияшев, 1986). Од-
нако до недавнего времени количественная
проверка таких гипотез была затруднена от-
сутствием формализованных инструментов,
позволяющих сопоставить экологические
требования вида с абиотическими условия-
ми географически удаленного региона. Раз-
витие методологии моделей распределения

видов (Species Distribution Models, SDM) и их ансамблевых реализаций (Araújo, New, 2007; Thuiller et al., 2009) открыло возможность строгой оценки пригодности среды в новых регионах на основе данных из нативного ареала, что делает задачу моделирования потенциального ареала антарктических видов в Арктике методически осуществимой.

Одним из наиболее экологически и хозяйственно значимых представителей холодноводной ихтиофауны Антарктики является ледяная рыба – *Champscephalus gunnari* Lönnberg, 1905 (Perciformes: Channichthyidae). Этот вид, принадлежащий к уникальному семейству белокровных щук (Channichthyidae), обладает исключительной адаптацией к экстремально низким температурам: его кровь лишена гемоглобина и эритроцитов, а транспорт кислорода обеспечивается исключительно за счет высокой растворимости кислорода в плазме крови при температурах от -2 до $+4$ °C (Ruud, 1954; Eastman, 1993; Near et al., 2012). *C. gunnari* является важнейшим объектом промысла в субантарктических водах Южной Георгии, Кергелена и островов Крозе, входящих в зону регулирования Комиссии по сохранению морских живых ресурсов Антарктики (CCAMLR), а его биомасса в отдельные годы оценивается в сотни тысяч тонн (Everson, 2000).

Champscephalus gunnari – демерсально-пелагический вид, населяющий шельфовые воды в диапазоне глубин от 0 до 700 м, с концентрацией скоплений на глубинах 100–400 м (Everson, 2000). Вид строго стенотермен: оптимальный температурный диапазон составляет от -1.8 до $+2.0$ °C, критический верхний температурный предел не превышает $+4$ – 6 °C, что обусловлено необратимыми нарушениями кислородного гомеостаза при более высоких температурах (Pörtner et al., 2005). В качестве важнейших средообразующих факторов для данного вида выступают: температура воды на различных горизонтах, соленость, концентрация растворенного кислорода, глубина, структура донных осадков, а также обилие основных объектов питания – антарктического криля *Euphausia superba* и мезопелагических рыб (Kock, Everson, 1997).

Размножение *C. gunnari* носит сезонный характер: нерест приурочен к периоду июль – сентябрь (в условиях Южного полушария – зима), инкубация икры продолжается несколько месяцев при температурах, близких к нулю, а выклев личинок совпадает с нача-

лом весеннего фитопланктонного «цветения», обеспечивающего кормовую базу для ранних стадий развития (Kock et al., 1985). Продолжительность жизни вида составляет 8–12 лет, половозрелость наступает на 3–4-м году жизни.

Теоретической основой настоящего исследования служит концепция экологической ниши Гриннелла – Хатчинсона (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957), согласно которой ареал вида определяется совокупностью абиотических условий (n-мерный гиперобъем ниши), при которых вид способен поддерживать положительный прирост популяции. Если фундаментальная ниша вида достаточно широка для того, чтобы охватить экологические условия нового региона, а биотические фильтры и барьеры расселения не являются непреодолимыми, существует теоретическая возможность успешной акклиматизации или интродукции вида в этот регион (Soberón, Peterson, 2005; Elith, Leathwick, 2009).

Методология моделей распределения вида (Species Distribution Models, SDM) позволяет формализовать эту концепцию, связывая данные о присутствии / отсутствии вида с набором экологических предикторов и проецируя полученные зависимости на новые пространственные и/или временные контексты (Guisan, Zimmermann, 2000; Franklin, 2010). В последние два десятилетия SDM получили широкое применение в задачах оценки потенциальных ареалов инвазивных видов, рисков биологических инвазий, климатических сдвигов ареалов и отбора участков для реинтродукции редких видов (Peterson et al., 2011; Zurell et al., 2020).

Существенным методологическим достижением стала разработка ансамблевых подходов к моделированию, объединяющих прогнозы нескольких алгоритмов с целью снижения неопределенности, связанной с выбором конкретного метода (Araújo, New, 2007). Пакет biomod2 для языка программирования R (Thuiller et al., 2009; Pollock et al., 2014; Leroy et al., 2016) является на сегодняшний день одним из наиболее функциональных и широко используемых инструментов ансамблевого SDM-моделирования, реализующим более десяти алгоритмов машинного обучения и статистического моделирования: обобщенные линейные модели (GLM), обобщенные аддитивные модели (GAM), усиленные регрессионные деревья (GBM/BRT), случайный лес (RF), максимальную энтропию (MaxEnt), нейронные сети

(ANN), метод опорных векторов (SVM) и другие.

Применение SDM для оценки потенциала интродукции антарктических видов в арктические регионы представляет собой частный случай так называемого «переноса модели» (model transfer, extrapolation) в пространственно отдаленные регионы с аналогичными абиотическими условиями, но принципиально иным биотическим окружением (Elith et al., 2010; Zurell et al., 2012). Данный подход сопряжен с рядом методологических ограничений, важнейшим из которых является проблема экстраполяции за пределы обучающего пространства предикторов (MESS-анализ, ExDet-метрика), а также возможное нарушение принципа переноса ниши в условиях неполной реализации фундаментальной ниши в области обучения модели (Owens et al., 2013; Broennimann et al., 2012). Тем не менее корректно выполненный перенос модели, сопровождаемый анализом аналогичности климатических пространств и тщательным выбором предикторов, обеспечивает надежную первичную оценку пригодности среды нового региона для потенциально интродуцируемого вида (Peterson, 2003; Tingley et al., 2014).

Особую теоретическую интригу представляет биполярная симметрия ряда океанографических характеристик: оба полярных бассейна отличаются низкими температурами воды, высоким содержанием растворенного кислорода, выраженной сезонностью солнечной радиации и хлорофилла, а также доминированием зоопланктона в структуре кормовой базы демерсальных рыб. Это теоретически обосновывает гипотезу о частичном перекрытии реализованных ниш антарктических холодноводных стенотермов с условиями арктических шельфов, особенно в контексте текущего потепления последних (Dunbar, 1968; Eastman, McCune, 2000).

Практическая значимость настоящего исследования определяется несколькими взаимосвязанными обстоятельствами. Во-первых, российская аквакультура в арктических морях демонстрирует устойчивый рост, и диверсификация культивируемых видов за счет высокопродуктивных холодноводных рыб с высокой рыночной ценностью является стратегическим приоритетом отрасли (Задворкин, 2025). *C. gunnari*, обладая высокими темпами роста среди антарктических рыб, ценными пищевыми качествами мяса (низкое содержание жира, высокое – белка) и отсутствием гемоглобина (что обеспе-

чивает специфические органолептические характеристики), теоретически представляет интерес как объект холодноводной аквакультуры. Во-вторых, оценка возможности натурализации вида в случае непреднамеренного или преднамеренного попадания в арктические воды имеет принципиальное значение для экологической безопасности региона.

Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что настоящая работа носит исключительно теоретический и модельный характер. Реальная интродукция любого вида в естественные экосистемы сопряжена с серьезными экологическими рисками и требует всестороннего анализа потенциальных последствий для аборигенных сообществ, а также соответствия действующему природоохранному законодательству Российской Федерации и международным конвенциям.

Цель настоящего исследования состоит в теоретической оценке экологической пригодности арктических морей России как потенциального района интродукции ледяной рыбы на основе ансамблевого моделирования видового распределения (SDM) с использованием пакета *biomod2* в среде R и картографической визуализации индексов пригодности среды (Habitat Suitability Index, HSI).

Для достижения поставленной цели решаются следующие задачи:

Формирование базы данных о задокументированных местонахождениях *C. gunnari* в пределах его современного ареала (Южный океан, субантарктические острова) с использованием открытых биогеографических репозиториях (CCAMLR Data Centre);

Подбор и предобработка экологически значимых абиотических предикторов (температура воды; соленость; концентрация растворенного кислорода; глубина; наклон дна; концентрация хлорофилла а; толщина морского льда и др.) на основе глобальной океанографической базы данных Bio-ORACLE;

Построение ансамблевых SDM-моделей распределения *C. gunnari* с применением не менее шести алгоритмов (GLM, GAM, GBM, RF, MaxEnt, ANN) в пакете *biomod2*, оценка их предсказательной точности по метрикам TSS, AUC ROC, Boyce Index;

Проекция ансамблевых моделей на акватории арктических морей России (Баренцево, Карское, Лаптевых) с расчетом индекса пригодности среды (HSI) и его картографическая визуализация;

Анализ аналогичности климатических пространств (MESS-анализ, PCA ординация эколого-климатических пространств) обучающего ареала и проецируемого региона для оценки степени экстраполяции;

Интерпретация полученных карт HSI в контексте биологических требований вида, современных тенденций изменения климата Арктики и практической осуществимости интродукции.

Настоящая работа является, насколько известно автору, первым систематическим применением ансамблевого SDM-моделирования для оценки потенциала антарктического вида в акваториях Северного Ледовитого океана. Биполярный перенос экологической ниши холодноводного стенотермного вида, реализованный с использованием современных инструментов пространственного моделирования и актуальных батиметрических и климатических баз данных, ранее не осуществлялся ни для данного таксона, ни для морских гидробионтов в целом. Полученные результаты вносят вклад в понимание структуры экологической ниши белокровных щук (*Channichthyidae*) и в более общую дискуссию о механизмах и ограничениях полярной биогеографии морских рыб.

Таким образом, сочетание актуальности климатической проблематики, уникальных биологических свойств *C. gunnari*, методологических возможностей современного ансамблевого SDM-моделирования и практической значимости для рыбохозяйственного освоения арктических акваторий делает данное исследование своевременным и научно обоснованным.

Материалы

Исходные данные о встречаемости Champscephalus gunnari

В качестве исходных данных о присутствии ледяной рыбы использован открытый набор данных, предоставленный Британской антарктической службой (British Antarctic Survey) и депонированный в Центре полярных данных Великобритании (UK Polar Data Centre; <https://www.bas.ac.uk/data/uk-pdc/>). Этот набор содержит результаты донных траловых съемок, выполненных у острова Южная Георгия и скал Шаг (South Georgia and Shag Rocks) в период с 1986 по 2023 г. Съемки проводились преимущественно в летний период Южного полушария (ноябрь – февраль) по стратифицированно-рандомизированной схеме, охватывающей шель-

фовые глубины от 100 до 350 м, а также отдельные глубоководные станции до 1000 м (Hollyman et al., 2021). Начиная с 1991 г. использовалось стандартизированное траловое вооружение (донный трал FP-120 с горизонтальным раскрытием 18–20 м и ячейей в кутце 40 мм). Для каждой траловой станции фиксировались координаты начала и окончания траления, средняя глубина, площадь облова и общий улов *C. gunnari* (в кг). Всего исходный массив включает 6573 записи.

Из этого набора были отобраны только те траления, которые соответствовали стандартной методике съемки и имели достоверные координаты. Присутствие вида определялось как наличие положительного улова. Отсутствие фиксировалось при нулевом улове при условии, что траление выполнялось в пределах известного батиметрического диапазона вида (глубины менее 700 м), чтобы исключить ложные отсутствия, связанные с недоступностью местообитаний. Для устранения неоднородности усилия и приведения данных к единому пространственному разрешению исходные точки были агрегированы в ячейки регулярной сетки с шагом 0.05°. Для каждой ячейки рассчитано среднее значение присутствия (0 или 1), которое использовалось в качестве зависимой переменной в модели. Всего получено 1840 ячеек, для которых в дальнейшем извлекались значения экологических предикторов.

Следует учитывать, что методология моделей распределения видов (SDM) исторически разрабатывалась для неподвижных (растения) или малоподвижных (бентос) организмов, где связь между присутствием и абиотическими условиями наиболее прямая. Перенос этого подхода на нектон, в частности на активно мигрирующего *C. gunnari*, требует особого внимания к пространственному масштабу. Для минимизации искажений, связанных с подвижностью вида, все исходные траловые станции были агрегированы в ячейки сетки 0.05° (~5 км), что соответствует типичному суточному ходу и разрешению используемых океанографических данных. Используемые предикторы (придонная температура, соленость, кислород, глубина, расстояние до берега) отражают относительно стабильные или крупномасштабные градиенты среды, слабо зависящие от кратковременных перемещений рыб. Тем не менее получаемые значения HSI интерпретируются как *потенциальная пригодность среды*, а не как вероятность фактического присутствия, что накладывает

ограничения на прямое сравнение с наземными или бентосными SDM-прогнозами.

Координатная сетка для моделирования была построена в границах района исследований, определенных как прямоугольник с координатами 10–45° в.д. и 66–72° ю.ш. (акватория вокруг о. Южная Георгия). Ячейки сетки, попадающие на сушу, исключались с помощью векторных данных R-библиотеки *rnatuarearth*. Для каждой оставшейся ячейки рассчитывалось расстояние до берега (в км) с использованием функции *dist2land* из пакета *ggOceanMaps*. Значения абиотических предикторов (температура, соленость, концентрация кислорода и др.) извлекались из глобальной океанографической базы данных Bio-ORACLE методом билинейной интерполяции для центра каждой ячейки. Из 19 биоклиматических слоев Bio-ORACLE после оценки мультиколлинеарности (фактор инфляции дисперсии, VIF) и доли объясненной дисперсии в однопредикторных GAM-моделях были оставлены пять переменных, обладающих наибольшей предсказательной способностью и минимальной корреляцией между собой: глубина (DEPTH), концентрация растворенного кислорода (OX), расстояние до берега (DIST), придонная температура (TEMP) и соленость (SAL).

Данные проекции и климатический сценарий

Для оценки потенциальной пригодности среды в арктических водах России использованы данные океанографических предикторов, полученные из базы Bio-ORACLE (Assis et al., 2024), которая предоставляет глобальные растровые слои для современных и будущих климатических условий. В качестве прогностического периода рассмотрены три временных среза: современный (2000–2020 гг., осредненные значения), середина XXI в. (2050 г.) и конец XXI в. (2090 г.). Проекция будущего климата основана на сценарии социально-экономического развития SSP5-8.5 (Shared Socioeconomic Pathway 5–8.5), соответствующем траектории с высокими выбросами парниковых газов и наиболее выраженным потеплением (IPCC, 2022). Выбор данного сценария обусловлен тем, что он представляет собой экстремальный вариант климатических изменений и охватывает максимальный диапазон возможных состояний океанографических переменных. Это позволяет при анализе одного сценария оценить пределы, в которых может изменяться пригодность местообитаний для *C. gunnari*.

Пространственная область проекции ограничена акваторией Западной Арктики в пределах от 0° до 120° в.д. и от 65° до 90° с.ш., что охватывает Баренцево, Карское моря и прилегающие районы Северного Ледовитого океана, включая архипелаги Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля и Северная Земля. Данный район выбран в качестве модельного полигона для разработки методического подхода к оценке потенциала интродукции антарктических видов в российскую Арктику, поскольку он характеризуется наибольшей изученностью океанографических условий и наличием детальных данных об арктической биоте. Для всех ячеек регулярной сетки с разрешением 0.05° (9034 точки) из растров Bio-ORACLE были извлечены значения пяти предикторов, идентичных используемым при обучении модели: глубина, концентрация растворенного кислорода, расстояние до берега, придонная температура и соленость. Глубина и расстояние до берега принимались неизменными во всех временных срезах, тогда как температура, соленость и кислород варьировали в соответствии с климатическим сценарием.

Таким образом, сформированы три набора данных проекции (для 2000, 2050 и 2090 гг.), каждый из которых содержит значения предикторов для всех 9034 точек и служит основой для расчета индекса пригодности среды (HSI) по ансамблевой модели.

Методы

Оценка границ применимости модели

При построении моделей экологической ниши (SDM) на основе данных из нативного ареала (Южный океан) и их проекции на географически удаленный регион (российская Западная Арктика) важным этапом является формализованная оценка того, насколько условия среды в области проекции соответствуют диапазону условий, на которых модель обучалась. Экстраполяция за пределы обучающего пространства предикторов может приводить к ненадежным и биологически некорректным прогнозам (Elith et al., 2010; Zurell et al., 2020). Для количественного определения границ применимости мы применили комплекс методов: (1) анализ многомерного сходства сред (MESS), (2) сравнение одномерных диапазонов каждого предиктора, (3) ординацию методом главных компонент (PCA) с визуализацией перекрытия экологических пространств и (4) расчет метрик перекрытия ниш с тестом эквивалентности.

Обучающая выборка включала 1840 точек с известными значениями присутствия / отсутствия *Champscephalus gunnari* и соответствующими значениями пяти предикторов: глубина (DEPTH), концентрация растворенного кислорода (OX), расстояние до берега (DIST), придонная температура (TEMP) и соленость (SAL). Данные проекции представляли собой 9034 ячейки регулярной сетки в секторе Западной Арктики (65–90° с.ш., 0–120° в.д.) для базового периода 2010–2020 гг.

Анализ MESS выполнен с помощью функции mess пакета dismo (Hijmans et al., 2015) на основе растровых данных проекции. Для каждой ячейки рассчитан индекс MESS; отрицательные значения указывают на условия, отсутствующие в обучающей выборке. Дополнительно ячейки категоризированы по степени экстраполяции: сильная ($\text{MESS} \leq -50$), умеренная ($-50 \leq \text{MESS} < -10$), слабая ($-10 \leq \text{MESS} < 0$) и интерполяция ($\text{MESS} \geq 0$). Для каждого предиктора определена доля ячеек арктической сетки, попадающих в диапазон «минимум – максимум» обучающих данных, а также доли ячеек со значениями ниже и выше этого диапазона.

Ординация выполнена методом PCA с центрированием и нормированием на единичную дисперсию. Вклад первых двух главных компонент в общую дисперсию составил 46.8 % и 28.8 % соответственно. Перекрывание ниш в пространстве первых двух осей оценено индексами Шёнера (D) и Хеллингера (I) с использованием функций пакета ecospat (Di Cola et al., 2017). Для проверки гипотезы об эквивалентности ниш проведен тест с 999 случайными перестановками.

Моделирование распределения вида и оценка качества

Для построения моделей экологической ниши *C. gunnari* использован ансамблевый подход, реализованный в пакете biomod2 (Thuiller et al., 2009). Применены десять алгоритмов, охватывающих различные классы моделей машинного обучения и статистического моделирования: обобщенные линейные модели (GLM), обобщенные аддитивные модели (GAM), усиленные регрессионные деревья (GBM), случайный лес (RF), классификационные деревья (CTA), гибкий дискриминантный анализ (FDA), искусственные нейронные сети (ANN), максимальная энтропия (MAXENT), максимизация энтропии с регуляризацией (MAXNET) и экстремальный градиентный бустинг (XGBOOST).

Каждый алгоритм имеет собственные допущения о форме зависимости и может по-разному отражать экологические предпочтения вида, поэтому их комбинация в ансамбле повышает робастность прогнозов.

Исходная выборка из 1840 записей (присутствия и псевдоотсутствия) была случайным образом разделена на калибровочную (80 %, 1472 точки) и валидационную (20 %, 368 точек) части для двух независимых повторностей кросс-валидации. На калибровочной выборке выполнялось обучение моделей, на валидационной – оценка их предсказательной способности на независимых данных. Для количественной оценки качества моделей использованы две стандартные метрики:

TSS (True Skill Statistic) – порогозависимая метрика, рассчитываемая как чувствительность + специфичность – 1. TSS принимает значения от –1 до +1, где +1 означает идеальное совпадение прогнозов с наблюдениями, 0 – предсказание не лучше случайного.

ROC AUC (Area Under the Receiver Operating Characteristic curve) – порогонезависимая метрика, измеряющая площадь под кривой зависимости доли истинно положительных случаев от доли ложноположительных. Значения AUC варьируют от 0.5 (модель не лучше случайной) до 1.0 (идеальное различение).

Совместное применение TSS и ROC AUC позволяет всесторонне оценить дискриминационную способность моделей как на обучающих, так и на тестовых данных, а также выявить возможное переобучение (резкое падение качества при переносе на валидацию).

После обучения индивидуальных моделей была построена ансамблевая модель методом средневзвешенного (EMmean), где вклад каждого алгоритма пропорционален его значению TSS на калибровочной выборке. Эта модель использована для дальнейшего прогнозирования пригодности среды в Арктике.

Для каждой пространственной ячейки ансамблевая модель вычисляет индекс пригодности среды (HSI, Habitat Suitability Index), который представляет собой средневзвешенную вероятность присутствия вида по всем алгоритмам ансамбля. Значения HSI нормированы к диапазону от 0 до 1, где 0 соответствует минимальной пригодности (условия, согласно моделям, непригодны для вида), а 1 – максимальной (условия наиболее благоприятны). В экологическом кон-

тексте HSI интерпретируется как мера того, насколько абиотические условия в данной точке соответствуют реализованной нише вида, выявленной по данным из нативного ареала. Чем выше HSI, тем больше оснований предполагать, что при отсутствии биотических ограничений и барьеров расселения вид мог бы здесь существовать.

Однако при переносе модели в новый регион, условия которого могут выходить за пределы обучающей выборки, абсолютные значения HSI становятся менее надежными. В таких ситуациях HSI следует рассматривать скорее как относительную меру для сравнения пригодности различных участков внутри области проекции, а не как точную оценку вероятности присутствия. Для характеристики неопределенности прогнозов, обусловленной выбором алгоритма, для каждой ячейки дополнительно рассчитывалось стандартное отклонение (SD) значений HSI, полученных от всех индивидуальных моделей. Высокие значения SD указывают на районы, где разные алгоритмы дают противоречивые прогнозы, что сигнализирует о повышенной неопределенности и требует особой

осторожности при интерпретации. Учет этой неопределенности особенно важен в свете результатов анализа границ применимости модели (см. соответствующий раздел).

Результаты

Оценка границ применимости модели

Результаты MESS-анализа показали, что лишь незначительная часть акватории (1.1 % площади, 101 ячейка) характеризуется значениями индекса ≥ 0 , что соответствует условиям интерполяции в пределах многомерного пространства обучающих данных (рис. 1А). Остальные 98.9 % площади относятся к зонам экстраполяции различной интенсивности (табл. 1). Наиболее обширной является зона умеренной экстраполяции (70.9 % площади, средний MESS = -26.5), где условия среды выходят за пределы гиперобъема обучающих данных, однако отклонение не превышает 10 процентилей. Зона сильной экстраполяции ($\text{MESS} \leq -50$) занимает 24.9 % площади и сосредоточена преимущественно в северных и восточных секторах исследуемого района (рис. 1Б).

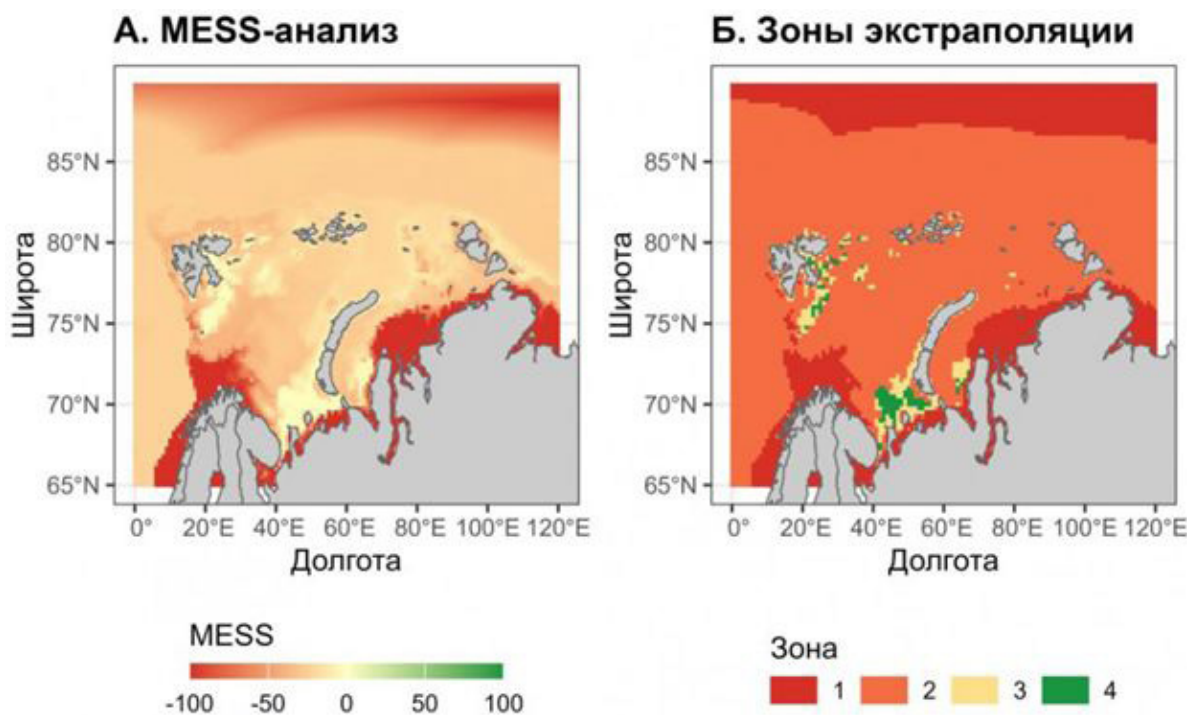


Рис. 1. Оценка границ применимости модели для *Champscephalus gunnari* при переносе из Антарктики в Арктику: А – карта индекса MESS (зеленый – интерполяция, красный – экстраполяция); Б – зоны экстраполяции по степени интенсивности (1 – сильная экстраполяция ($\text{MESS} < -50$); 2 – умеренная экстраполяция ($-50 \leq \text{MESS} < -10$); 3 – слабая экстраполяция ($-10 \leq \text{MESS} < 0$); 4 – интерполяция ($\text{MESS} \geq 0$))

Fig. 1. Assessment of the limits of applicability of the model for *Champscephalus gunnari* when transferring from Antarctica to the Arctic: A – MESS index map (green – interpolation, red – extrapolation); B – extrapolation zones by intensity (1 – strong extrapolation, $\text{MESS} < -50$; 2 – moderate extrapolation, $-50 \leq \text{MESS} < -10$; 3 – weak extrapolation, $-10 \leq \text{MESS} < 0$; 4 – interpolation, $\text{MESS} \geq 0$)

Таблица 1. Распределение ячеек арктической сетки по зонам MESS

Зона	Число ячеек	Доля площади, %	Средний MESS
Сильная экстраполяция ($MESS \leq 50$)	2253	24.9	–219.3
Умеренная экстраполяция ($-50 \leq MESS \leq 10$)	6402	70.9	–26.5
Слабая экстраполяция ($-10 \leq MESS < 0$)	278	3.1	–3.67
Интерполяция ($MESS \geq 0$)	101	1.1	0.77

Анализ одномерных диапазонов предикторов показал, что наименьшее соответствие между областями обучения и проекции наблюдается для солёности: 91.7 % арктических ячеек имеют значения солёности вне пределов изменчивости в Южном океане (33.8–34.7 ‰), причем 83.3 % ячеек характеризуются более высокой солёностью (табл. 2). Температура также выходит

за границы обучающего диапазона в 77.3 % случаев, преимущественно в сторону более низких значений (68.8 %). Напротив, концентрация кислорода в 91.3 % ячеек укладывается в диапазон, наблюдаемый на шельфе о. Южная Георгия. Глубина и расстояние до берега имеют промежуточные значения (около 69 % ячеек в пределах диапазона).

Таблица 2. Доля ячеек арктической области, попадающих в диапазон обучающих данных и выходящих за его пределы

Предиктор	min (обуч.)	max (обуч.)	min (Арктика)	max (Арктика)	В диапазоне, %	Ниже минимума, %	Выше максимума, %
Глубина, м	59.8	4036.8	0.0	5005.7	69.2	12.0	18.8
O ₂ , мл/л	199.5	348.3	55.8	398.2	91.3	0.1	8.6
Расстояние до берега, км	0.35	401.8	0.0	833.6	69.3	1.5	29.2
Температура, °C	–0.40	2.26	–1.72	8.77	22.7	68.8	8.5
Солёность, ‰	33.79	34.69	4.19	37.04	8.3	8.4	83.3

РСА позволила визуализировать экологические пространства двух регионов в единой системе координат (рис. 2А). Облака точек Антарктики и Арктики слабо перекрываются: первая компонента (46.8 % дисперсии) разделяет регионы главным образом по градиенту солёности и температуры, вторая (28.8 %) – по глубине и кислороду. Контуры плотности распределения антарктических точек занимают компактную область, тогда как арктические точки образуют вытянутое вдоль РС1 облако с высокой плотностью в области низких температур и повышенной солёности.

Скрипичные диаграммы (см. рис. 2Б) демонстрируют принципиальные различия в распределениях предикторов между регионами. В Антарктике в районе о. Южная Георгия глубины не превышают 4037 м (медиана 209 м), тогда как в Арктике они достигают 5006 м, а медиана смещена к 1790 м. Расстояние до берега в Антарктике (медиана 34.8 км) значительно меньше, чем в Арктике (медиана 220 км), где максимум

достигает 834 км. Концентрация кислорода в Антарктике (медиана 272 мл/л) несколько ниже арктической (303 мл/л). Наиболее контрастны солёность и температура: в районе о. Южная Георгия солёность варьирует в узком диапазоне 33.8–34.7 ‰ (медиана 34.2 ‰), а в Арктике — от 4.2 до 37.0 ‰ (медиана 34.9 ‰). Температура в районе о. Южная Георгия положительна (медиана 1.46 °C), в Арктике — преимущественно отрицательна (медиана –0.69 °C). Таким образом, условия двух регионов практически не перекрываются по ключевым факторам, что объясняет низкие индексы перекрытия ниш (табл. 3). Индексы перекрытия ниш составили $D = 0.097$ и $I = 0.257$, что свидетельствует о крайне низком сходстве экологических пространств. Тест эквивалентности ниш не отверг нулевую гипотезу ($p = 1.000$), что указывает на отсутствие статистически значимого сходства между нишами двух регионов; наблюдаемое незначительное перекрытие не превышает ожидаемого при случайном перераспределении.

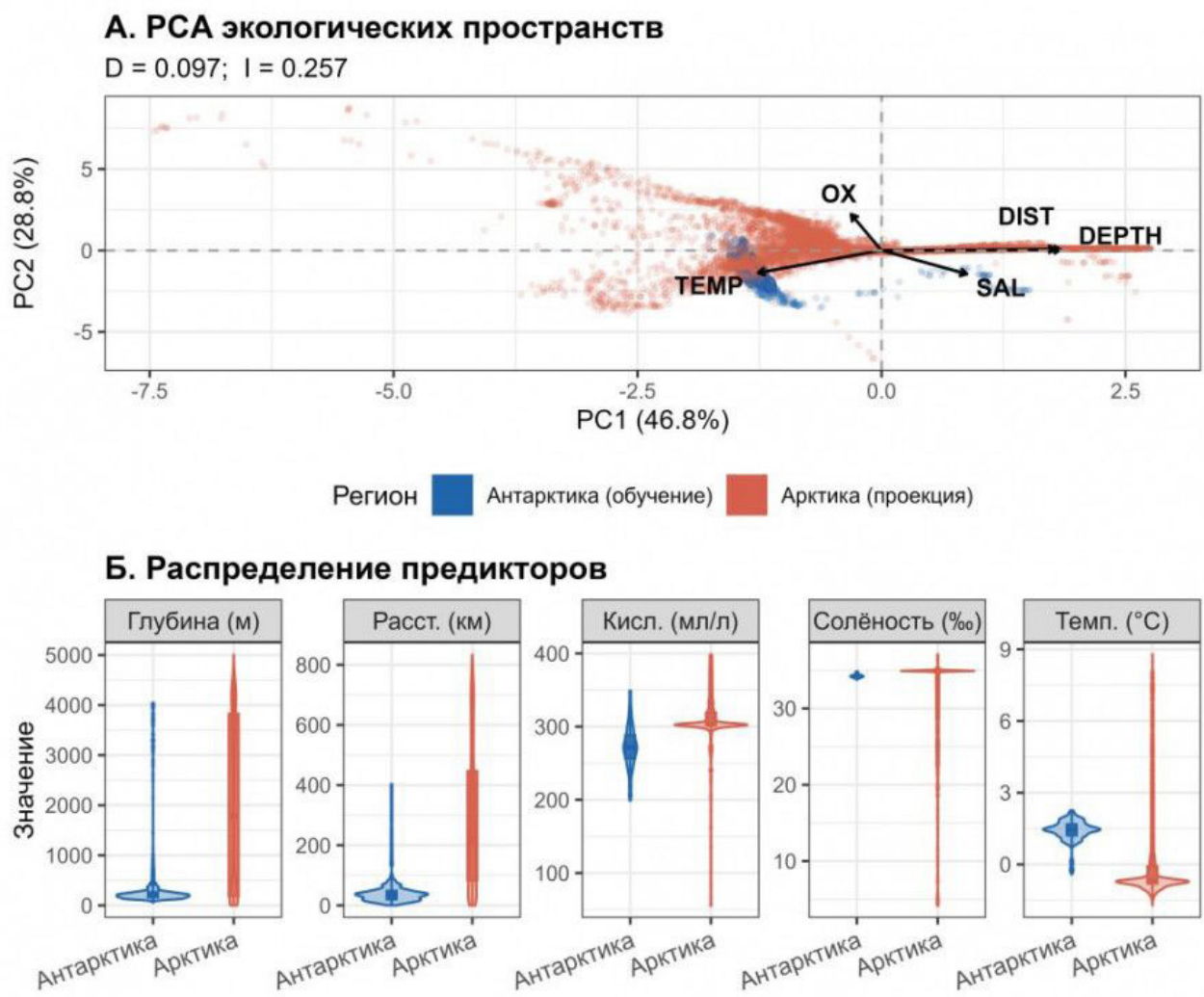


Рис. 2. Оценка границ применимости модели для *Champsocephalus gunnari* при переносе из Антарктики в Арктику (TEMP – температура; OX – кислород; SAL – солёность; DIST – расстояние до берега; DEPTH – глубина): А – PCA-биplot экологических пространств с контурами плотности; Б – скрипичные диаграммы распределения предикторов (глубина, расстояние до берега, кислород, солёность, температура) в двух регионах

Fig. 2. Assessment of the limit of applicability of the model for *Champsocephalus gunnari* when transferring from Antarctica to the Arctic (TEMP – temperature; OX – oxygen; SAL – salinity; DIST – distance to shore; DEPTH – depth): А – PCA biplot of environmental spaces with density contours; Б – violin plots of predictor distributions (depth, distance to shore, oxygen, salinity, temperature) in the two regions

Таблица 3. Метрики перекрытия экологических ниш в пространстве первых двух главных компонент

Метрика	Значение	Интерпретация
Индекс Шёнера (D)	0.097	Низкое перекрытие
Индекс Хеллингера (I)	0.257	Низкое перекрытие
<i>p</i> -значение теста эквивалентности	1.000	Ниши статистически не эквивалентны

Оценка качества моделей

Все десять алгоритмов показали высокую предсказательную способность на калибровочной выборке (рис. 3, правая панель). Средние значения TSS варьировали от 0.79 (FDA) до 0.99 (RF), а ROC AUC – от 0.92 (CTA) до 0.99 (RF). Наименьший разброс между повторностями кросс-валидации наблюдался у RF, GBM и XGBOOST, что свидетельствует об их устойчивости. На валидационной выборке (рис. 3, левая панель) показатели закономерно снизились, но оставались на приемлемом уровне: TSS 0.65–0.75, ROC AUC 0.84–0.94, при этом ранжирование алгорит-

мов в целом сохранилось. Отсутствие резкого падения качества при переходе от калибровки к валидации указывает на отсутствие существенного переобучения.

Ансамблевая модель, построенная методом средневзвешенного (EMmean), продемонстрировала сбалансированные метрики: TSS = 0.84, ROC AUC = 0.98 на калибровке. Высокое качество моделей в пределах обучающего ареала подтверждает адекватность описания реализованной ниши *C. gunnari*, однако не гарантирует успешного переноса в условия Арктики, что будет проанализировано ниже.

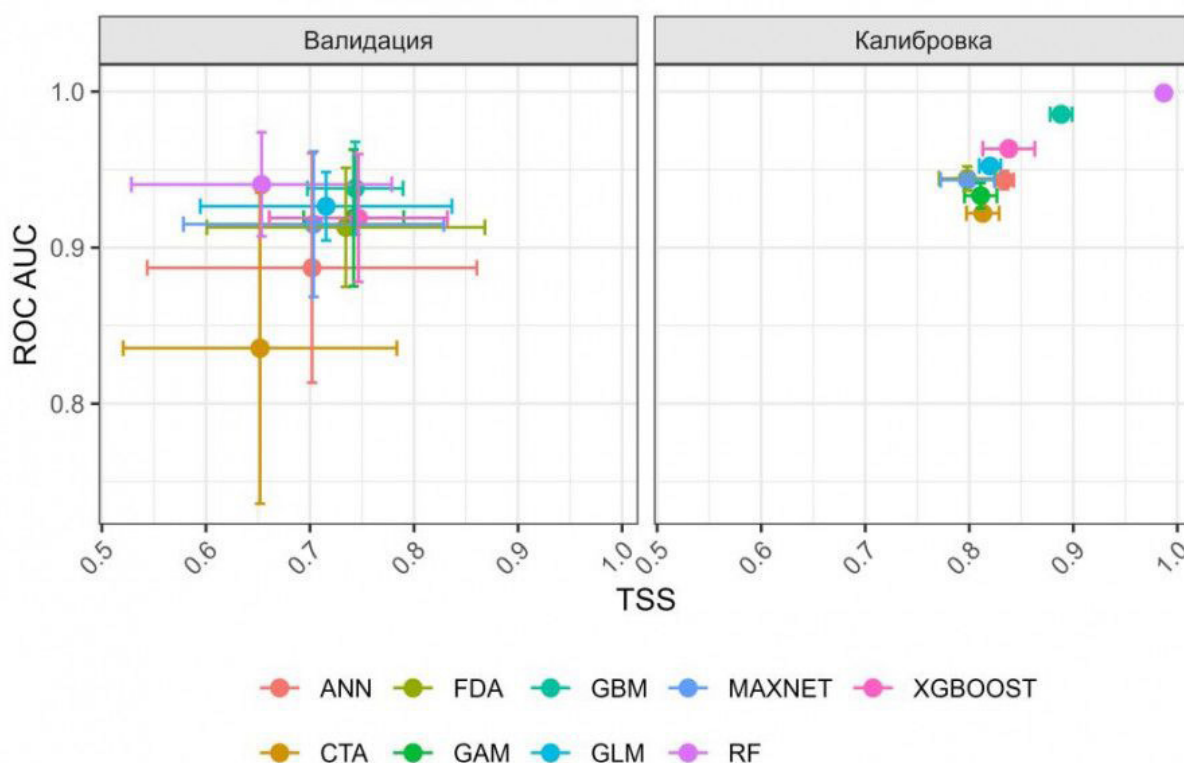


Рис. 3. Оценка качества моделей распределения *C. gunnari* на валидационной (слева) и калибровочной (справа) выборках. Точками показаны средние значения TSS и ROC AUC для каждого алгоритма (усредненные по двум повторностям); вертикальные и горизонтальные отрезки соответствуют стандартному отклонению

Fig. 3. Evaluation of the quality of *C. gunnari* distribution models based on validation (left) and calibration (right) samples. Points show mean TSS and ROC AUC values for each algorithm (averaged over two repetitions); vertical and horizontal bars indicate standard deviation

Пространственно-временное распределение индекса пригодности среды (HSI)

Результаты проекции ансамблевой модели (EMmean) на акваторию Западной Арктики для трех временных срезов представлены на рис. 4 (панели 1А–1В). В современных (базовый период 2000–2010-е гг.) условиях наиболее высокие значения HSI (0.6–0.8 и выше) приурочены к трем основным районам: (1) прибрежным акваториям

юго-восточной части Баренцева моря, включая Печорское море, (2) шельфовым водам, прилегающим к арктическим архипелагам – Шпицбергену, Земле Франца-Иосифа, Новой Земле и Северной Земле, и (3) юго-западным районам Карского моря (рис. 4, панель 1А). Повышенная пригодность среды в этих районах обусловлена сочетанием относительно небольших глубин, близости к берегу и придонных температур, наиболее

близких к оптимальному диапазону вида (от -1.8 до $+2.0$ °C). Напротив, наиболее низкие значения HSI (< 0.2) характерны для относительно глубоководных участков западной части Баренцева моря, находящихся под влиянием теплых атлантических вод, а также для

открытых акваторий к северу от архипелагов Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля и Северная Земля, где комбинация значительных глубин, удаленности от берега и температурного режима выходит за рамки экологических требований *C. gunnari*.

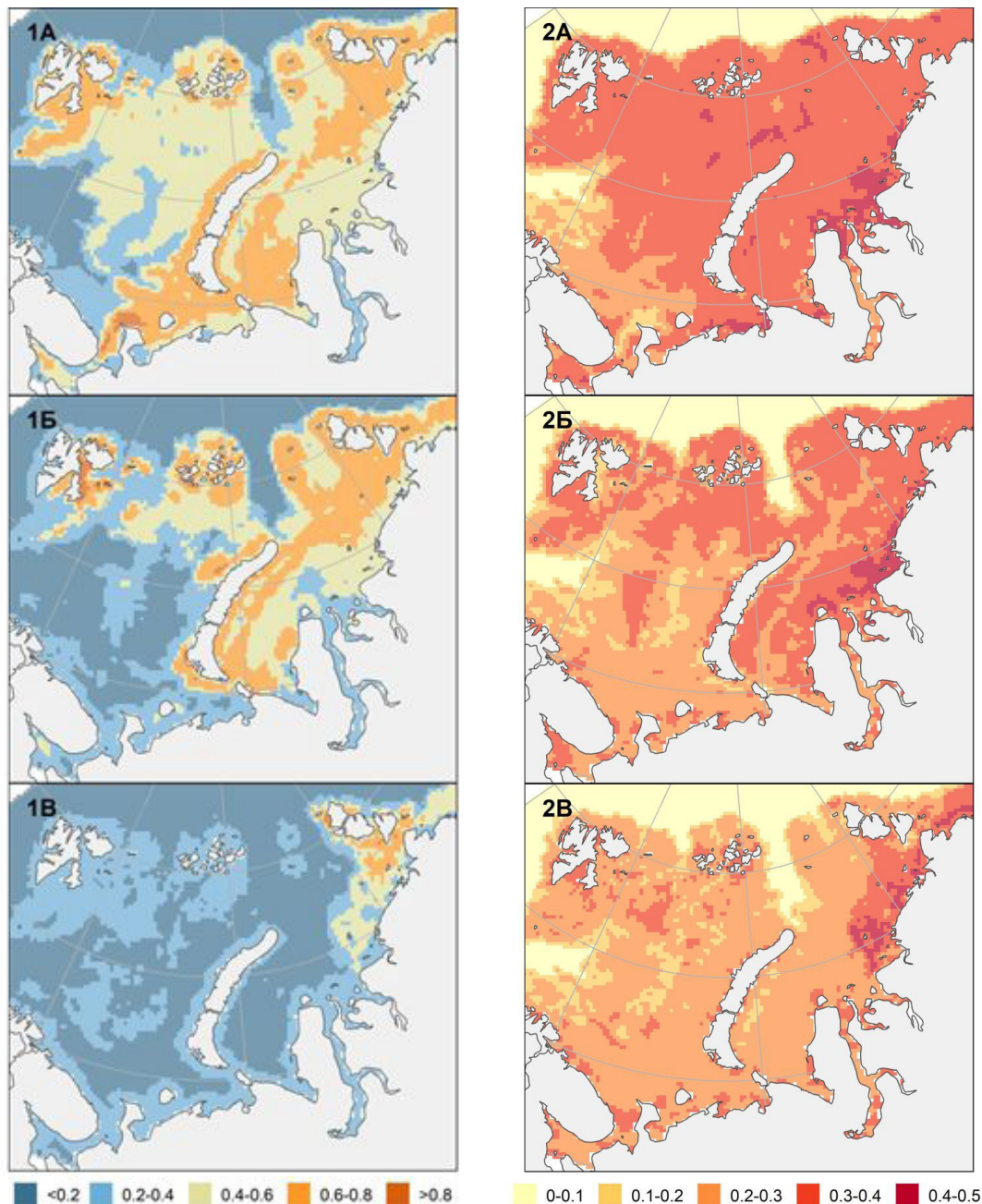


Рис. 4. Распределения индекса пригодности среды (1) и его стандартного отклонения между моделями (2) для ледяной рыбы при базовом сценарии (А), при прогнозе 2050 г. (Б) и 2090 г. (В)

Fig. 4. The distribution of the environmental suitability index (1) and its standard deviation between models (2) for icefish under the baseline scenario (A), with a forecast for 2050 (B) and 2090 (C)

Прогнозирование на 2050 г. демонстрирует выраженную тенденцию к сокращению площади акваторий с повышенным HSI (см. рис. 4, панель 1Б). Наиболее заметным изменением является практически полное исчезновение зон пригодности в Печорском море, что связано с прогнозируемым повышением придонных температур за пределы верхнего термического порога вида вследствие усиления адвекции атлантических вод. Вместе с тем прибрежные районы всех четырех арктических архипелагов – Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Новой Земли и Северной Земли – сохраняют умеренные значения HSI (0.4–0.6), выступая в качестве потенциальных рефугиумов, где шельфовые условия еще остаются в пределах экологической толерантности *C. gunnari*.

К концу столетия модель прогнозирует дальнейшее и существенное сокращение пригодных местообитаний во всех районах Западной Арктики (см. рис. 4, панель 1В). Зоны с $HSI > 0.4$ исчезают в прибрежных водах Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли. Единственным районом, сохраняющим ненулевую пригодность среды, остаются прибрежные акватории архипелага Северная Земля, где прогнозируемое потепление наименее выражено благодаря удаленности от основных путей атлантической адвекции и влияния холодных арктических водных масс. Тем не менее и здесь происходит сокращение акваторий со значениями HSI, не превышающими 0.6–0.8, что свидетельствует о маргинальном характере условий.

Неопределенность прогнозов

Стандартное отклонение HSI между десятью алгоритмами ансамбля (см. рис. 4, панели 2А–2В) демонстрирует пространственную структуру, тесно связанную с результатами MESS-анализа. Максимальная неопределенность ($SD > 0.3$) между моделями в базовый период приурочена к районам с повышенными значениями HSI – прибрежным зонам архипелагов и Печорскому морю, что отражает расхождение алгоритмов при экстраполяции в области умеренного отклонения от обучающих данных. В открытых глубоководных акваториях с крайне низким HSI неопределенность минимальна ($SD < 0.1$), поскольку все модели единодушно прогнозируют непригодность среды. К 2050 и 2090 гг. зоны повышенной неопределенности сужаются параллельно с сокращением площади пригодных местообитаний, концентрируясь

в прибрежных районах Северной Земли – последнем участке с ненулевым HSI.

Таким образом, проекция ансамблевой модели выявляет отчетливую пространственно-временную динамику потенциальной пригодности арктических вод для ледяной рыбы: от относительно широкого распространения зон с повышенным HSI в прибрежных и шельфовых районах в современный период к их последовательному сокращению на фоне прогнозируемого потепления, с сохранением единственного потенциального рефугиума в районе архипелага Северная Земля к концу XXI в. Вместе с тем, учитывая, что все выявленные зоны пригодности расположены в области экстраполяции модели ($MESS < 0$), любые количественные оценки HSI следует рассматривать как гипотетические и требующие верификации.

Обсуждение

Полученные результаты свидетельствуют о существенном несоответствии абиотических условий в нативном ареале ледяной рыбы (шельф острова Южная Георгия) и в акватории Западной Арктики. Более 98 % площади арктического полигона попадает в зону экстраполяции модели ($MESS < 0$), а индексы перекрытия ниш Шёнера ($D = 0.097$) и Хеллингера ($I = 0.257$) указывают на минимальное сходство многомерных экологических пространств двух регионов. Тест эквивалентности ниш ($p = 1.00$) подтверждает, что наблюдаемое незначительное перекрытие не отличается от случайного. Эти данные однозначно показывают, что перенос модели, обученной на антарктических данных, в арктические условия представляет собой экстраполяцию в область экологического пространства, слабо представленную в обучающей выборке, и любые количественные оценки HSI должны рассматриваться как гипотетические (Elith et al., 2010; Zurell et al., 2012).

Ключевыми лимитирующими факторами выступают соленость и температура. Соленость в Арктике в 83.3 % ячеек превышает верхнюю границу антарктического диапазона в районе о. Южная Георгия (34.69 ‰), достигая 37.04 ‰ в западной части Баренцева моря под влиянием атлантических вод. Температура, напротив, в 68.8 % ячеек оказывается ниже минимума, зафиксированного в районе Южной Георгии (-0.40°C), опускаясь до -1.72°C . Примечательно, что последнее значение формально входит в заявляемый в

литературе оптимальный диапазон вида (от -1.8 до $+2.0$ °C; Egginton et al., 2002), однако в обучающей выборке оно не представлено. Это обстоятельство указывает на то, что модель описывает лишь часть реализованной, а не всю фундаментальную нишу вида, что является принципиальным ограничением переноса.

Одним из наиболее существенных методологических ограничений настоящего исследования, которое необходимо обсудить отдельно, является крайне небольшая пространственная протяженность акватории, на которой обучалась модель. Все данные о присутствии и отсутствии ледяной рыбы получены исключительно из одного географического района – шельфа острова Южная Георгия и скал Шаг (примерно 53 – 55° ю.ш., 34 – 42° з.д.), что соответствует акватории менее 200×300 км. Между тем ареал вида значительно шире: *C. gunnari* достоверно зарегистрирован у островов Кергелен (48 – 50° ю.ш., 68 – 70° в.д.), Херд и Макдональд (53° ю.ш., 73° в.д.), Крозе (46° ю.ш., 50° в.д.), Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов (60 – 63° ю.ш.), а также у берегов Антарктического полуострова (Kock et al., 1985; Everson, 2000). Каждый из этих районов характеризуется собственным набором океанографических условий: на Кергелене придонная температура может достигать $+3$ – 4 °C, а соленость варьирует шире (33.5 – 35.0 ‰), чем в районе Южной Георгии; у Южных Оркнейских островов, напротив, температуры зимой опускаются до -1.8 °C, а ледяной покров присутствует значительную часть года (Whitehouse et al., 2008).

Использование данных только из одного локалитета привело к тому, что обучающая выборка охватывает лишь узкий фрагмент реализованной ниши вида. Диапазон температур в обучающих данных составил от -0.40 до $+2.26$ °C, тогда как известный физиологический диапазон вида простирается от -1.8 до $+4$ – 6 °C (Pörtner et al., 2007). Соленость в обучающей выборке варьирует в крайне узком коридоре 33.79 – 34.69 ‰, что отражает относительную однородность водных масс на шельфе Южной Георгии, но не покрывает полного спектра солёностных условий, в которых вид встречается в других частях ареала. Аналогично, диапазон глубин (60 – 700 м) формально широк, но концентрация съёмов на шельфовых глубинах (100 – 350 м) означает, что модель наиболее информативна именно для этого батиметрического интервала.

Именно это обстоятельство – ограниченное экологическое пространство обучающих данных – является главной причиной того, что подавляющая часть арктической акватории попадает в зону экстраполяции (98.9 % ячеек с $MESS < 0$). Если бы модель была обучена на данных, объединяющих все известные популяции *C. gunnari* (Южная Георгия, Кергелен, Херд, Крозе, Южные Шетландские и Оркнейские острова), обучающий диапазон температуры охватывал бы от -1.8 до $+4$ °C, солёности – от 33.5 до 35.0 ‰, а глубины включали бы как мелководные участки (менее 50 м, характерные для Кергелена), так и материковый склон. В таком случае доля интерполяционных ячеек в Арктике была бы существенно выше, а значения HSI – более обоснованными. В частности, арктические районы с придонной температурой от -1.5 до 0 °C, которые в настоящей модели попадают в зону экстраполяции по температуре (68.8 % ячеек ниже минимума -0.40 °C), при расширенной обучающей выборке вошли бы в область интерполяции, поскольку вид успешно обитает при таких температурах у Южных Оркнейских островов.

Осознанный выбор одного локалитета для обучения в настоящем исследовании обусловлен несколькими причинами. Во-первых, данные Британской антарктической службы по Южной Георгии представляют собой наиболее длительный, пространственно плотный и методически стандартизированный ряд траловых съёмов для *C. gunnari* (1986 – 2023 гг., 6573 траления, единая методика с 1991 г.), тогда как данные из других районов различаются по орудиям лова, протоколам, глубинам облова и временному покрытию, что создает риск систематических смещений при объединении. Во-вторых, формат настоящей работы предполагал разработку и апробацию методического подхода к биполярному переносу ниши, а не получение окончательных прогнозных карт; для этой задачи однородный и хорошо документированный набор данных предпочтительнее гетерогенного мультирегионального.

Все десять алгоритмов SDM продемонстрировали высокое качество на калибровочной и валидационной выборках (TSS 0.65 – 0.99 ; ROC AUC 0.84 – 0.99), что подтверждает адекватность описания реализованной ниши вида в пределах обучающей области. Однако высокое качество внутренней валидации не является гарантией надежности переноса модели в экологически новые условия (Araújo, New, 2007; Zurell et al.,

2020). Известно, что различные алгоритмы по-разному ведут себя при экстраполяции: древесные методы (RF, GBM, XGBOOST, СТА) склонны «замораживать» предсказания на уровне крайних узлов при выходе предикторов за пределы обучающих данных, тогда как параметрические модели (GLM, GAM) экстраполируют функциональную зависимость, что может приводить к биологически нереалистичным (в том числе отрицательным или сверхвысоким) значениям отклика (Elith et al., 2010; Merow et al., 2014).

Анализ стандартного отклонения HSI между алгоритмами подтвердил эту закономерность: максимальная межмодельная неопределенность ($SD > 0.3$) приурочена к районам с умеренными значениями HSI (прибрежные зоны архипелагов), где условия среды частично входят в диапазон обучающих данных по одним предикторам (глубина, кислород), но выходят за его пределы по другим (соленость, температура). В таких «пограничных» условиях модели расходятся наиболее сильно: одни алгоритмы присваивают ячейке высокий HSI на основании благоприятных значений глубины и кислорода, другие снижают прогноз из-за аномальных (с точки зрения обучающих данных) значений солёности. Напротив, в открытых глубоководных акваториях, где все предикторы далеко выходят за границы обучающего пространства, все модели единодушно дают низкий HSI, и неопределенность минимальна. Этот паттерн согласуется с общей рекомендацией использовать карты SD в качестве дополнительного фильтра достоверности прогнозов при переносе моделей (Thuiller et al., 2009).

Несмотря на значительную долю экстраполяции, пространственная структура HSI поддается содержательной экологической интерпретации. Наиболее высокие значения HSI в базовый период приурочены к прибрежным шельфовым районам четырех арктических архипелагов (Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, Северная Земля) и юго-восточной части Баренцева моря (Печорское море). Эти районы объединяет сочетание относительно небольших глубин (менее 300 м), близости к берегу и придонных температур, наиболее приближенных к оптимуму вида. Именно шельфовые районы вблизи архипелагов по своей топографической и гидрологической структуре в наибольшей степени напоминают шельф Южной Георгии, где модель была обучена: островные шельфы с крутыми склонами,

холодными придонными водами и относительно стабильной солёностью.

Прогнозируемое сокращение площади пригодных местообитаний к 2050 и 2090 гг. отражает прежде всего повышение придонных температур вследствие усиления адвекции атлантических вод в Баренцево и Карское моря – процесса, обозначаемого термином «бореализация Арктики» (Polyakov et al., 2020). Для *C. gunnari* как строго стенотермного вида с критическим верхним температурным пределом около $+4-6^{\circ}\text{C}$ (Pörtner et al., 2007) даже умеренное потепление на $1-2^{\circ}\text{C}$ выводит обширные акватории за границы физиологической толерантности. Наиболее раннее и полное исчезновение зон пригодности в Печорском море и прибрежных водах Шпицбергена закономерно: эти районы находятся ближе всего к путям атлантической адвекции и подвержены максимальному потеплению.

Сохранение ненулевого HSI в районе архипелага Северная Земля к концу столетия объясняется его удаленностью от основных путей поступления атлантических вод и преобладанием холодных арктических водных масс. Однако следует подчеркнуть, что даже для этого района все прогнозы находятся в зоне экстраполяции модели, а значения HSI не превышают $0.6-0.8$, что соответствует условиям, лишь частично пригодным для вида. Кроме того, прибрежные воды Северной Земли характеризуются выраженной сезонностью ледяного покрова, низкой первичной продуктивностью и отсутствием ключевых кормовых объектов *C. gunnari* (прежде всего антарктического криля *Euphausia superba*), что создает дополнительные биотические ограничения, не учтенные в абиотической модели.

Построенная модель основана исключительно на абиотических предикторах и не учитывает биотические взаимодействия, которые могут существенно модифицировать пригодность местообитаний. Среди наиболее значимых биотических факторов, отсутствующих в модели, следует выделить:

Кормовую базу. *C. gunnari* в нативном ареале питается преимущественно антарктическим крилем *Euphausia superba* и мизидами, вторично – мезопелагическими рыбами (Kock, Everson, 1997). В арктических водах *E. superba* отсутствует полностью, а его экологическими аналогами выступают иные виды эуфаузиид (*Thysanoessa inermis*, *T. raschii*, *Meganyctiphanes norvegica*), копеподы (*Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*) и ам-

филоды. Неизвестно, способен ли *C. gunnari* переключиться на эти кормовые объекты, учитывая его морфологическую специализацию (крупный рот, многочисленные тонкие жаберные тычинки, адаптированные к фильтрации криля).

Конкуренцию. В арктических морях экологическую нишу демерсально-пелагических планктофагов на шельфовых глубинах 100–400 м занимают виды семейств Gadidae (*Boreogadus saida*), Myctophidae, Stichaeidae и другие, адаптированные к местным условиям на протяжении миллионов лет. Конкурентоспособность интродуцированного антарктического вида в этих условиях представляется крайне сомнительной.

Хищничество и паразитизм. Арктическая фауна хищных рыб и морских млекопитающих существенно отличается от антарктической, и воздействие потенциальных хищников на популяцию интродукта непредсказуемо. Кроме того, отсутствие у *C. gunnari* гемоглобина может делать его уязвимым к паразитарным инфекциям, отсутствующим в нативном ареале.

Кроме того, среди наиболее значимых биотических и абиотических факторов, не учтенных в модели, следует выделить особенности условий полового созревания и нереста *C. gunnari*. В частности, локализация нерестилищ и характер икры требуют отдельного рассмотрения: икра у данного вида донная, что предполагает необходимость подходящего субстрата для икрометания и успешной инкубации. Кроме того, важным абиотическим фактором являются гидрологические условия, включая формирования течений, способствующих выносу личинок и молоди в акватории с оптимальными условиями нагула и сниженным давлением хищников. Все эти аспекты существенно влияют на жизненный цикл и выживаемость ранних стадий и не отражены в абиотической модели, построенной исключительно на физических параметрах среды, что ограничивает полноту прогноза потенциальной пригодности арктических экосистем для интродукции вида.

Все перечисленные биотические факторы действуют в направлении снижения реальной пригодности арктических местообитаний по сравнению с прогнозами абиотической модели. Это означает, что полученные значения HSI следует рассматривать как верхнюю границу потенциальной пригодности, которая в действительности, вероятно, всего, окажется еще ниже.

Уникальная физиология *C. gunnari* создает дополнительные ограничения, не учитываемые стандартными абиотическими SDM. Отсутствие гемоглобина и эритроцитов компенсируется рядом адаптаций: увеличенным объемом сердца, сниженной вязкостью крови, высокой плотностью капилляров в мышцах и жабрах, а также повышенным содержанием митохондрий (Egginton et al., 2002; Near et al., 2012). Эти адаптации эффективны при низких температурах, когда растворимость кислорода в плазме максимальна. При повышении температуры растворимость кислорода снижается, а метаболические потребности тканей возрастают, что приводит к кислородному дефициту. Критический температурный предел для белокровных рыб (около +4–6 °C) существенно ниже, чем для красно-кровных нототениевых, обитающих в тех же водах (Pörtner et al., 2007).

В арктических условиях, где температура придонных вод в ряде районов оказывается ниже минимальных значений, зарегистрированных в обучающей выборке, потенциальная проблема заключается не в перегреве, а в ином характере сезонной динамики. Если в Южном океане температурные колебания на шельфовых глубинах составляют менее 2 °C в годовом цикле, то в Баренцевом и Карском морях сезонный размах придонных температур может достигать 4–6 °C вследствие чередования атлантических и арктических водных масс. Способность *C. gunnari* переносить столь резкие температурные флуктуации не подтверждена экспериментально.

Кроме того, режим освещенности в Арктике (полярный день и полярная ночь) кардинально отличается от антарктического по фазировке: сезоны смещены на шесть месяцев. Нерест *C. gunnari* приурочен к антарктической зиме (июль – сентябрь), и его синхронизация с фотопериодом и продуктивностью вод может оказаться нарушенной в условиях Северного полушария, где аналогичный сезон приходится на лето – период максимальной температуры воды.

Опыт настоящего исследования позволяет сформулировать ряд рекомендаций для совершенствования подхода к биполярному переносу экологических ниш:

Во-первых, расширение обучающей выборки за счет включения данных из всех районов ареала *C. gunnari* (Кергелен, Херд, Крозе, Южные Оркнейские и Южные Шетландские острова, Антарктический полуо-

стров) позволит существенно расширить охватываемую модельную нишу и уменьшить долю экстраполяции при проекции в Арктику. Предварительные оценки показывают, что включение данных по Кергелену расширит температурный диапазон обитания до +4 °C, а данных по Южным Оркнейским островам сместит нижнюю границу до –1.8 °C, что приблизит модельную нишу к фундаментальной (Whitehouse et al., 2008).

Во-вторых, при существенной экстраполяции целесообразно дополнить корреляционные SDM механистическими моделями, учитывающими физиологические ограничения вида: биоэнергетические модели роста, модели кислородного режима, модели тепловой толерантности (Kearney, Porter, 2009). Такие модели позволяют прогнозировать пригодность среды исходя из первых принципов, а не из корреляций, что существенно повышает надежность прогнозов при экстраполяции.

В-третьих, использование нескольких климатических сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) с оценкой разброса прогнозов обеспечит более полное представление о неопределенности, связанной с будущей траекторией выбросов парниковых газов. В настоящей работе использован лишь экстремальный сценарий SSP5-8.5, что может вести к завышению масштабов потепления и, соответственно, к переоценке сокращения пригодных местообитаний к концу столетия.

В-четвертых, интеграция биотических предикторов (концентрация хлорофилла, биомасса зоопланктона, плотность бентоса) в модель позволит хотя бы частично учесть кормовые ограничения и приблизить прогнозы к реалистичным.

Несмотря на то что модель выявляет ряд районов с повышенным HSI, интерпретация этих результатов как обоснования для практической интродукции *C. gunnari* в арктические воды была бы некорректной. Помимо перечисленных выше методологических ограничений и биотических факторов, необходимо учитывать следующее.

Интродукция чужеродных видов в естественные экосистемы признана одной из пяти главных угроз глобальному биоразнообразию (IPBES, 2019). Морские экосистемы Арктики, находящиеся в состоянии быстрой трансформации под воздействием изменения климата, особенно уязвимы к дополнительным антропогенным воздействиям. Непреднамеренные последствия интродук-

ции – конкуренция с аборигенными видами, перенос патогенов и паразитов, нарушение трофических сетей – могут быть необратимыми (Molnar et al., 2008).

Международное и российское законодательство (Конвенция о биологическом разнообразии, Конвенция АНТКОМ, Федеральный закон «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов» от 20.12.2004 № 166-ФЗ) устанавливает жесткие ограничения на акклиматизацию чужеродных видов, требуя всесторонней оценки экологических последствий и предварительного получения заключения уполномоченных органов. Любые практические шаги в направлении интродукции *C. gunnari* потребовали бы многолетних экспериментальных исследований в условиях аквакультуры с полным контролем жизненного цикла, включая воспроизводство, рост, питание и устойчивость к заболеваниям в условиях, приближенных к арктическим.

Вместе с тем полученные результаты представляют ценность как методический прецедент биполярного переноса экологической ниши и как первичная оценка масштаба экологического несоответствия между полярными бассейнами. Карты HSI, дополненные MESS-маской и картами неопределенности, могут использоваться для приоритизации районов в случае проведения экспериментальных работ: именно прибрежные районы Северной Земли, сохраняющие ненулевой HSI даже к концу столетия, представляют наибольший теоретический интерес.

Заключение

Настоящее исследование является первой попыткой систематического ансамблевого SDM-моделирования потенциального ареала антарктического вида в акваториях Северного Ледовитого океана. Результаты демонстрируют, что, несмотря на поверхностное сходство полярных условий двух полушарий, экологические пространства Арктики и района Южной Георгии различаются принципиально, прежде всего по солености, температуре и пространственной структуре шельфа. Вместе с тем выявленные районы с относительно повышенным HSI – прибрежные воды арктических архипелагов – подтверждают гипотезу о частичном перекрытии условий в узких шельфовых зонах, что согласуется с концепцией биполярного сходства полярных морских экосистем (Dunbar, 1968). Прогнозируемое потепление аркти-

ческих вод к концу XXI в. ведет к парадоксальному эффекту: повышение температуры, теоретически приближающее условия к оптимуму *C. gunnari* (от -1.8 до $+2$ °C), одновременно сопровождается сдвигами солености, кислородного режима и биотической структуры, которые в совокупности снижают общую пригодность среды.

Дальнейшее развитие данного направления требует расширения обучающей области модели за счет включения всех из-

вестных популяций *C. gunnari*, интеграции механистических физиологических моделей, учета биотических взаимодействий и рассмотрения нескольких климатических сценариев. Только комплексный подход, объединяющий корреляционное и механистическое моделирование с экспериментальными данными по физиологии вида, позволит перейти от гипотетических оценок к обоснованным прогнозам.

Библиография

- Андрияшев А. П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики // Труды Зоологического института АН СССР. 1986. Т. 153. С. 9–45.
- Задворкин А. С. Формирование комплекса рыбного хозяйства и торговли: экономическая консолидация организации управления // Вопросы рыболовства. 2025. Т. 26, № 1. С. 153–158. DOI: 10.36038/0234-2774-2025-26-1-153-1581
- Araújo M. B., New M. Ensemble forecasting of species distributions // Trends in Ecology & Evolution. 2007. Vol. 22, № 1. P. 42–47. DOI: 10.1016/j.tree.2006.09.010
- Assis J., Fernández Bejarano S. J., Salazar V. W., Schepers L., Gouvêa L., Fragkopoulou E., Leclercq F., Vanhoorne B., Tyberghein L., Serrão E. A., Verbruggen H., De Clerck O. Bio-ORACLE v3.0. Pushing marine data layers to the CMIP6 Earth system models of climate change research // Global Ecology and Biogeography. 2024. Vol. 33, № 4. Art. e13813.
- Broennimann O., Fitzpatrick M. C., Pearman P. B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N. G., Thuiller W., Fortin M.-J., Randin C., Zimmermann N. E., Graham C. H., Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // Global Ecology and Biogeography. 2012. Vol. 21, № 4. P. 481–497. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., et al. Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // Ecography. 2017. Vol. 40. P. 774–787. DOI: 10.1111/ecog.02671
- Dunbar M. J. Ecological Development in Polar Regions: A Study in Evolution. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1968. 119 p.
- Eastman J. T. Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment. San Diego: Academic Press, 1993. 322 p.
- Eastman J. T., McCune A. R. Fishes on the Antarctic continental shelf: evolution of a marine species flock? // Journal of Fish Biology. 2000. Vol. 57, Suppl. A. P. 84–102. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb02246.x
- Egginton S., Skillebeck C., Scheirer A., Resende A. Skeletal muscle adaptations in a naturally hypertrophied heart: long-term acclimation to temperature and lifestyle in Antarctic and sub-Antarctic notothenioid fish // Journal of Experimental Biology. 2002. Vol. 205, № 3. P. 361–374. DOI: 10.1242/jeb.205.3.361
- Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2009. Vol. 40. P. 677–697. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Elith J., Kearney M., Phillips S. The art of modelling range-shifting species // Methods in Ecology and Evolution. 2010. Vol. 1, № 4. P. 330–342. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x
- Everson I. (ed.). Krill: biology, ecology and fisheries. Oxford: Blackwell Science, 2000. 372 p.
- Franklin J. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 340 p.
- Grinnell J. The niche relationships of the California thrasher // The Auk. 1917. Vol. 34, № 4. P. 427–433. DOI: 10.2307/4072271
- Guisan A., Zimmermann N. E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecological Modelling. 2000. Vol. 135, № 2–3. P. 147–186. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Hijmans R. J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. Dismo: species distribution modeling. 2015. R Package Version 1.0-12. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=dismo> (дата обращения: 26.03.2026).
- Hollyman P., Hill S., Laptikhovsky V., Belchier M., Gregory S., Clement A., Collins M. A long road to recovery: dynamics and ecology of the marbled rockcod (*Notothenia rossii*, family: Nototheniidae) at South Georgia, 50 years after overexploitation // ICES Journal of Marine Science. 2021. Vol. 78, № 9. P. 3328–3341. DOI: 10.1093/icesjms/fsab150
- Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol.

22. P. 415–427. DOI: 10.1101/SQB.1957.022.01.039
- IPCC. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, M. Tignor. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 2022. 3056 p. DOI: 10.1017/9781009325844
- IPBES. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services / Eds. E. S. Brondízio, J. Settele, S. Díaz, H. T. Ngo. Bonn: IPBES Secretariat, 2019. 1148 p. DOI: 10.5281/zenodo.3831673
- Kearney M., Porter W. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges // Ecology Letters. 2009. Vol. 12, № 4. P. 334–350. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kock K.-H., Duhamel G., Hureau J. C. Biology and status of exploited Antarctic fish stocks: A review // BIO-MASS Scientific Series. 1985. Vol. 6. P. 1–143.
- Kock K.-H., Everson I. Biology and ecology of mackerel icefish *Champscephalus gunnari*: an Antarctic fish lacking haemoglobin // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. 1997. Vol. 118, № 4. P. 1067–1077.
- Leroy B., Meynard C. N., Bellard C., Courchamp F. Virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions // Ecography. 2016. Vol. 39, № 6. P. 599–607. DOI: 10.1111/ecog.01388
- Merow C., Smith M. J., Edwards T. C., Guisan A., McMahon S. M., Normand S., Thuiller W., Wüest R. O., Zimmermann N. E., Elith J. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? // Ecography. 2014. Vol. 37, № 12. P. 1267–1281. DOI: 10.1111/ecog.00845
- Molnar J. L., Gamboa R. L., Revenga C., Spalding M. D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity // Frontiers in Ecology and the Environment. 2008. Vol. 6, № 9. P. 485–492. DOI: 10.1890/070064
- Near T. J., Dornburg A., Kuhn K. L., Job J. A., Zardus J., Miya M., Cheng C. H. C. Ancient climate change, antifreeze, and the evolutionary diversification of Antarctic fishes // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. Vol. 109, № 9. P. 3434–3439. DOI: 10.1073/pnas.1115169109
- Owens H. L., Campbell L. P., Dornak L. L., Saupe E. E., Barve N., Soberón J., Ingenloff K., Lira-Noriega A., Hensz C. M., Myers C. E., Peterson A. T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas // Ecological Modelling. 2013. Vol. 263. P. 10–18. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011
- Peterson A. T. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling // Quarterly Review of Biology. 2003. Vol. 78, № 4. P. 419–433. DOI: 10.1086/378926
- Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R. P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. B. Ecological niches and geographic distributions. Princeton: Princeton University Press, 2011. 328 p.
- Pollock L. J., Tingley R., Morris W. K., Golding N., O'Hara R. B., Parris K. M., Vesk P. A., McCarthy M. A. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM) // Methods in Ecology and Evolution. 2014. Vol. 5, № 5. P. 397–406. DOI: 10.1111/2041-210X.12180
- Polyakov I. V., Alkire M. B., Bluhm B. A., Brown K. A., Carmack E. C., Chierici M., Danielson S. L., Ellingsen I., Ershova E. A., Gårdfeldt K., Ingvaldsen R. B., Pnyushkov A. V., Slagstad D., Wassmann P. Borealization of the Arctic Ocean in response to anomalous advection from sub-Arctic seas // Frontiers in Marine Science. 2020. Vol. 7. Art. 491. DOI: 10.3389/fmars.2020.00491
- Portner H. O., Storch D., Heilmayer O. Constraints and trade-offs in climate-dependent adaptation: energy budgets and growth in a latitudinal cline // Scientia Marina. 2005. Vol. 69. P. 271–285. DOI: 10.3989/scimar.2005.69s2271
- Ruud J. T. Vertebrates without erythrocytes and blood pigment // Nature. 1954. Vol. 173, № 4410. P. 848–850. DOI: 10.1038/173848a0
- Soberón J., Peterson A. T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas // Biodiversity Informatics. 2005. Vol. 2. P. 1–10. DOI: 10.17161/bi.v2i0.4
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M. B. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // Ecography. 2009. Vol. 32, № 3. P. 369–373. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x
- Tingley M. W., Monahan W. B., Beissinger S. R., Moritz C. The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges // Global Change Biology. 2014. Vol. 18, № 11. P. 3279–3290. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02784.x
- Whitehouse M. J., Meredith M. P., Rothery P., Atkinson A., Ward P., Korb R. E. Rapid warming of the ocean around South Georgia, Southern Ocean, during the 20th century: forcings, characteristics and implications for lower trophic levels // Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 2008. Vol. 55, № 10. P. 1218–1228. DOI: 10.1016/j.dsr.2008.06.002
- Zurell D., Elith J., Schröder B. Predicting to new environments: tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions // Diversity and Distributions. 2012. Vol. 18, № 6. P. 628–634. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00887.x
- Zurell D., Franklin J., König C., Becker P. D., Durán A. P., Gravel D., Guisan A., Moor H., Rajagopal V., Schlagler

J., Thuiller W., Cabeza M. A standard protocol for reporting species distribution models // Ecography. 2020. Vol. 43, № 9. P. 1261–1277. DOI: 10.1111/ecog.04960

FORECASTING THE POTENTIAL RANGE OF MACKEREL ICEFISH (*CHAMPSOCEPHALUS GUNNARI*) IN THE WESTERN ARCTIC

BAKANEV
Sergey Victorovich

DSc, Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography
(PINRO), 6, Knipovich St., Murmansk, 183763, Russia,
mombus@gmail.com

Key words:

Champscephalus gunnari
mackerel icefish
species distribution
modelling
ensemble modelling
biomod2
bipolar transfer
ecological niche
introduction
Western Arctic

Summary: The study theoretically assesses the environmental suitability of the Arctic seas of Russia for potential introduction of the Antarctic icefish (*Champscephalus gunnari*), a potential cold-water aquaculture species with a unique physiology (lack of hemoglobin). Despite the external similarities of the polar conditions, a quantitative analysis of the transfer of an ecological niche between hemispheres has not been carried out previously. Ensemble models of the distribution of the species (10 algorithms, the biomod2 package) were constructed with a projection on the water area of the Western Arctic (65–90°N, 0–120° E) for the modern period, 2050 and 2090, according to the SSP5 8.5 scenario. At that, we based on data on the presence of the species near the island of South Georgia (1840 cells, 1986–2023) and abiotic predictors (depth, oxygen, distance to shore, bottom temperature, salinity). Results show that 98.9% of the Arctic area falls within the extrapolation zone of the model (MESS < 0), niche overlap indices are minimal (D = 0.097; I = 0.257). In modern conditions, the increased suitability of the environment (HSI 0.6–0.8) is confined to the coastal shelves of Arctic archipelagos. By 2090, zones with non-zero HSI remain only around the Severnaya Zemlya with a marked decreased in values. The obtained forecasts are hypothetical due to the narrow range of training data (South Georgia only) and require expanding the sample to include all populations of the species, integrating physiological models, and accounting for biotic interactions.

Received on: 25 March 2026

Published on: 26 June 2026

References

- Andriyashev A. P. General review of the Antarctic bottom fish fauna, Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. 1986. T. 153. P. 9–45.
- Araújo M. B., New M. Ensemble forecasting of species distributions, Trends in Ecology & Evolution. 2007. Vol. 22, No. 1. P. 42–47. DOI: 10.1016/j.tree.2006.09.010
- Assis J., Fernández Bejarano S. J., Salazar V. W., Schepers L., Gouvêa L., Fragkopoulou E., Leclercq F., Vanhoorne B., Tyberghein L., Serrão E. A., Verbruggen H., De Clerck O. Bio-ORACLE v3.0. Pushing marine data layers to the CMIP6 Earth system models of climate change research, Global Ecology and Biogeography. 2024. Vol. 33, No. 4. Art. e13813.
- Broennimann O., Fitzpatrick M. C., Pearman P. B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N. G., Thuiller W., Fortin M. J., Randin C., Zimmermann N. E., Graham C. H., Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data, Global Ecology and Biogeography. 2012. Vol. 21, No. 4. P. 481–497. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x
- CC. et al.. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 2022. 3056 p. DOI: 10.1017/9781009325844
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., et al. Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions, Ecography. 2017. Vol. 40. P. 774–787. DOI: 10.1111/ecog.02671
- Dunbar M. J. Ecological Development in Polar Regions: A Study in Evolution. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1968. 119 p.
- Eastman J. T. Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment. San Diego: Academic Press, 1993. 322 p.
- Eastman J. T., McCune A. R. Fishes on the Antarctic continental shelf: evolution of a marine species flock?, Journal of Fish Biology. 2000. Vol. 57, Suppl. A. P. 84–102. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb02246.x
- Egginton S., Skillebeck C., Scheirer A., Resende A. Skeletal muscle adaptations in a naturally hypertrophied heart: long-term acclimation to temperature and lifestyle in Antarctic and sub-Antarctic

- notothenioid fish, Journal of Experimental Biology. 2002. Vol. 205, No. 3. P. 361–374. DOI: 10.1242/jeb.205.3.361
- Elith J., Kearney M., Phillips S. The art of modelling range-shifting species, Methods in Ecology and Evolution. 2010. Vol. 1, No. 4. P. 330–342. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x
- Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time, Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2009. Vol. 40. P. 677–697. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Everson I. (ed.). Krill: biology, ecology and fisheries. Oxford: Blackwell Science, 2000. 372 p.
- Franklin J. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 340 p.
- Grinnell J. The niche relationships of the California thrasher, The Auk. 1917. Vol. 34, No. 4. P. 427–433. DOI: 10.2307/4072271
- Guisan A., Zimmermann N. E. Predictive habitat distribution models in ecology, Ecological Modelling. 2000. Vol. 135, No. 2–3. P. 147–186. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Hijmans R. J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. Dismo: species distribution modeling. 2015. R Package Version 1.0-12. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=dismo> (data obrascheniya: 26.03.2026).
- Hollyman P., Hill S., Laptikhovsky V., Belchier M., Gregory S., Clement A., Collins M. A long road to recovery: dynamics and ecology of the marbled rockcod (*Notothenia rossii*, family: Nototheniidae) at South Georgia, 50 years after overexploitation, ICES Journal of Marine Science. 2021. Vol. 78, No. 9. P. 3328–3341. DOI: 10.1093/icesjms/fsab150
- Hutchinson G. E. Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22. P. 415–427. DOI: 10.1101/SQB.1957.022.01.039
- IPBES. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services, Eds. E. S. Brondízio, J. Settele, S. Díaz, H. T. Ngo. Bonn: IPBES Secretariat, 2019. 1148 p. DOI: 10.5281/zenodo.3831673
- Kearney M., Porter W. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges, Ecology Letters. 2009. Vol. 12, No. 4. P. 334–350. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kock K, H., Duhamel G., Hureau J. C. Biology and status of exploited Antarctic fish stocks: A review, BIOMASS Scientific Series. 1985. Vol. 6. P. 1–143.
- Kock K, H., Everson I. Biology and ecology of mackerel icefish *Champscephalus gunnari*: an Antarctic fish lacking haemoglobin, Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. 1997. Vol. 118, No. 4. P. 1067–1077.
- Leroy B., Meynard C. N., Bellard C., Courchamp F. Virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions, Ecography. 2016. Vol. 39, No. 6. P. 599–607. DOI: 10.1111/ecog.01388
- Merow C., Smith M. J., Edwards T. C., Guisan A., McMahon S. M., Normand S., Thuiller W., Wüest R. O., Zimmermann N. E., Elith J. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models?, Ecography. 2014. Vol. 37, No. 12. P. 1267–1281. DOI: 10.1111/ecog.00845
- Molnar J. L., Gamboa R. L., Revenga C., Spalding M. D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity, Frontiers in Ecology and the Environment. 2008. Vol. 6, No. 9. P. 485–492. DOI: 10.1890/070064
- Near T. J., Dornburg A., Kuhn K. L., Job J. A., Zardus J., Miya M., Cheng C. H. C. Ancient climate change, antifreeze, and the evolutionary diversification of Antarctic fishes, Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. Vol. 109, No. 9. P. 3434–3439. DOI: 10.1073/pnas.1115169109
- Owens H. L., Campbell L. P., Dornak L. L., Saupe E. E., Barve N., Soberón J., Ingenloff K., Lira-Noriega A., Hensz C. M., Myers C. E., Peterson A. T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas, Ecological Modelling. 2013. Vol. 263. P. 10–18. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011
- Peterson A. T. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling, Quarterly Review of Biology. 2003. Vol. 78, No. 4. P. 419–433. DOI: 10.1086/378926
- Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R. P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. B. Ecological niches and geographic distributions. Princeton: Princeton University Press, 2011. 328 p.
- Pollock L. J., Tingley R., Morris W. K., Golding N., O'Hara R. B., Parris K. M., Vesk P. A., McCarthy M. A. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM), Methods in Ecology and Evolution. 2014. Vol. 5, No. 5. P. 397–406. DOI: 10.1111/2041-210X.12180
- Polyakov I. V., Alkire M. B., Bluhm B. A., Brown K. A., Carmack E. C., Chierici M., Danielson S. L., Ellingsen I., Ershova E. A., Gårdfeldt K., Ingvaldsen R. B., Pnyushkov A. V., Slagstad D., Wassmann P. Borealization of the Arctic Ocean in response to anomalous advection from sub-Arctic seas, Frontiers in Marine Science. 2020. Vol. 7. Art. 491. DOI: 10.3389/fmars.2020.00491
- Portner H. O., Storch D., Heilmayer O. Constraints and trade-offs in climate-dependent adaptation: energy budgets and growth in a latitudinal cline, Scientia Marina. 2005. Vol. 69. P. 271–285. DOI: 10.3989/scimar.2005.69s2271

- Ruud J. T. Vertebrates without erythrocytes and blood pigment, *Nature*. 1954. Vol. 173, No. 4410. P. 848–850. DOI: 10.1038/173848a0
- Soberón J., Peterson A. T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas, *Biodiversity Informatics*. 2005. Vol. 2. P. 1–10. DOI: 10.17161/bi.v2i0.4
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M. B. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions, *Ecography*. 2009. Vol. 32, No. 3. P. 369–373. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x
- Tingley M. W., Monahan W. B., Beissinger S. R., Moritz C. The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges, *Global Change Biology*. 2014. Vol. 18, No. 11. P. 3279–3290. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02784.x
- Whitehouse M. J., Meredith M. P., Rothery P., Atkinson A., Ward P., Korb R. E. Rapid warming of the ocean around South Georgia, Southern Ocean, during the 20th century: forcings, characteristics and implications for lower trophic levels, *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2008. Vol. 55, No. 10. P. 1218–1228. DOI: 10.1016/j.dsr.2008.06.002
- Zadvorkin A. S. Formation of the fishery and trade complex: economic consolidation of management organization, *Voprosy rybolovstva*. 2025. T. 26, No. 1. P. 153–158. DOI: 10.36038/0234-2774-2025-26-1-153-1581
- Zurell D., Elith J., Schröder B. Predicting to new environments: tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions, *Diversity and Distributions*. 2012. Vol. 18, No. 6. P. 628–634. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00887.x
- Zurell D., Franklin J., König C., Becker P. D., Durán A. P., Gravel D., Guisan A., Moor H., Rajagopal V., Schlagler J., Thuiller W., Cabeza M. A standard protocol for reporting species distribution models, *Ecography*. 2020. Vol. 43, No. 9. P. 1261–1277. DOI: 10.1111/ecog.04960