Том 204, вып. 3. С. 722–744.

Izvestiya TINRO, 2024, Vol. 204, No. 3, pp. 722-744.

# Научная статья УДК [639.2.053.1:597.555.51](265.51) DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-722-744 EDN: RQTAGT

# ВЕКТОРНЫЕ АВТОРЕГРЕССИОННЫЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ (VAST) МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ ТРЕСКИ *GADUS МАСRОСЕРНАLUS* (GADIDAE) С УЧЕТОМ ПРИДОННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ В ЗАПАДНО-БЕРИНГОВОМОРСКОЙ ЗОНЕ

# В.В. Кулик, А.Б. Савин\*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО), 690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. На основе материалов донных тралений с 1977 по 2021 г., проведённых до глубины 400 м, показана высокая статистическая значимость придонной температуры воды T и глубины места D для моделирования распределения биомассы трески в Западно-Беринговоморской зоне во всех проверенных моделях. Наилучшей обобщающей способностью обладали векторные авторегрессионные пространственно-временные (VAST) модели, включающие нелинейные зависимости уловов трески от *T* и *D*. Корреляция плотностей трески в тестовом наборе данных с оценками плотностей в моделях VAST была выше, чем таковая с оценками биомасс из более простых моделей, настроенных на полном наборе данных. Использование моделей VAST позволяет получить непрерывные временные ряды биомассы трески с оценкой их неопределенности и статистических весов самих моделей относительно тестовых данных. Полученный усредненный ряд динамики биомассы ансамблевым методом с учетом статистических весов моделей совместно с ранее опубликованными оценками биомасс позволяют установить в обобщенной модели прибавочной продукции в пространстве состояний с Байесовым подходом динамику отклонений биологических процессов от стационарных допущений и приблизительно оценить объем трески, не учитываемый этими процессами. Доля такой трески резко выросла в 2016 г. до 40 % и к 2018 г. достигла максимума в 49 %, что значительно отклоняется от стационарных допущений, но затем эта доля начала снижаться. Анализ годовых тенденций из эмпирических ортогональных функций Т выявил резкие изменения основных мод T в эти годы. Таким образом, неоднократно высказанная гипотеза о перераспределении трески Берингова моря из-за изменения площади акватории с низкой температурой воды у дна здесь впервые проверена статистическими методами в пространстве. В связи с найденной высокой ошибкой биологических процессов сделан вывод о невозможности точного прогнозирования динамики биомассы трески без прогнозирования распределения придонной температуры воды в пространстве.

Ключевые слова: Берингово море, треска, GLM, GLMM, GAM, GAMM, VAST

Для цитирования: Кулик В.В., Савин А.Б. Векторные авторегрессионные пространственно-временные (VAST) модели распределения биомассы трески Gadus

© Кулик В.В., Савин А.Б., 2024



2024

<sup>\*</sup> Кулик Владимир Владимирович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, vladimir.kulik@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0920-5312; Савин Андрей Борисович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, andrey.savin@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0003-5910-6512.

*macrocephalus* (Gadidae) с учетом придонной температуры воды в Западно-Беринговоморской зоне // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 3. — С. 722–744. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-722-744. EDN: RQTAGT.

#### Original article

## Vector Autoregressive Spatio-Temporal (VAST) models for biomass distribution of pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) considering water temperature at the sea bottom in the West Bering Sea zone

## Vladimir V. Kulik\*, Andrey B. Savin\*\*

\*\* Pacific branch of VNIRO (TINRO),
4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
\* Ph.D., head of laboratory, vladimir.kulik@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0920-5312
\*\* Ph.D., leading researcher, andrey.savin@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0003-5910-6512

Abstract. High statistical significance of water temperature at the sea bottom T and depth D for distribution of pacific cod in the West Bering Sea fishing zone is found in several tested models tuned on the data of bottom trawl surveys conducted in the period between 1977 and 2021 not deeper than 400 m. The vector autoregressive spatio-temporal (VAST) models which included nonlinear dependencies of cod catches from T and D have the best generalization ability. Correlation between predicted by VAST models and observed distribution density of cod in the test data set are higher than that in simpler models trained using the full set of data. The VAST models produce continuous time series of cod biomass with estimates of their uncertainty and statistical weights of the model configurations relative to the test data. After stacking with statistical weights and previously published estimates of biomass, the obtained time series allow to estimate dynamics of biological processes deviations from stationary assumptions and to estimate approximately the volume of "extra" cod not considered by these processes in the Bayesian State-Space Surplus Production Model. The portion of "extra" cod increased sharply above 40 % in 2016 and reached the maximum of 49 % by 2018, then began to decrease. Sharp changes in the main EOF modes for T are revealed in these years. Thus, the hypothesis of cod redistribution in the Bering Sea due to changes of the cold pool area at the bottom was tested for the first time by statistical methods in space. Due to high errors of forecasts based on analysis of biological processes only, there is impossible to predict accurately dynamics of the cod biomass without predicting the water temperature distribution at the bottom of shelf.

**Keywords:** Bering Sea, pacific cod, statistical models (GLM, GLMM, GAM, GAMM, VAST)

For citation: Kulik V.V., Savin A.B. Vector Autoregressive Spatio-Temporal (VAST) models for biomass distribution o pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) considering water temperature at the sea bottom in the West Bering Sea zone, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 3, pp. 722–744. (In Russ). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-722-744. EDN: RQTAGT.

#### Введение

Среди экологов популярны следующие универсальные статистические инструменты: обычные регрессионные линейные модели (OLM — Ordinary Linear Model), их обобщенные варианты (GLM — Generalized Linear Model), включая смешанные модели (GLMM) [Bolker et al., 2009] и аддитивные (GAM — Generalized Additive Model) [Zuur et al., 2009; Hastie, Tibshirani, 2014], которые также используются для решения многих задач в рыбохозяйственных исследованиях уже много лет [Venables, Dichmont, 2004]. Вершиной их развития до перехода к методам машинного обучения считаются векторные авторегрессионные пространственно-временные модели (VAST — Vector Autoregressive Spatio-Temporal) [Thorson, 2019]. Использование моделей VAST стало стандартной практикой для оценки биомассы в научных съемках в Комиссии по рыболовству в северной части Тихого океана и рекомендацией в протоколах стандартизации, включая промысловые данные. Применение методов машинного обучения для оценки динамики биомассы придонных рыб по данным научных съемок затруднено из-за малого числа донных тралений (ДТ) в пределах сезонных и пространственных срезов по годам и малого числа предикторов, доступных для экстраполяции и даже интерполяции, при всем их разнообразии в местах проведения ДТ. Дополнение научных наблюдений промысловой статистикой связано с проблемой отсутствия нулевых плотностей в сообщениях об уловах и дополнительной информации об окружающей среде. Наша первая попытка оценки изменения биомассы тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* с привлечением методов машинного обучения по смешанным наборам данных уже была опубликована для Северо-Курильской зоны [Кулик, Горюнов, 2022]. Пока аналогичный подход в северо-западной части Берингова моря показал неплохие результаты лишь для макрурусов и палтусов [Kulik et al., 2023].

Развитие моделей от простых OLM, к которым относится «метод площадей» [Аксютина, 1968, 1970а], к сложным моделям VAST связано с тем, что в реальности всегда не хватает данных, как по количеству, так и по качеству, чтобы связать наблюдения и вероятные причины их изменения по времени и пространству простыми отношениями. Следовательно, приходится учитывать ненормальность распределения наблюдений, стабилизируя дисперсию логарифмической трансформацией [Аксютина, 1970б] или более подходящими распределениями из экспоненциального семейства в GLM, а связи ошибок во времени и пространстве моделировать скрытыми полями в смешанной части GLMM или VAST [Thorson, 2019].

Модели типа VAST уже использовались нами для оценки динамики биомассы трески, минтая *Gadus chalcogrammus* и четырехбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в Беринговом море с учетом индекса холодного пятна (CPI — Cold Pool Index), который показывает площадь воды с температурой у дна от 2 °C и ниже. Максимум объясненной дисперсии, связанной с CPI, составил 11,9 % именно у трески. Тем не менее у всех исследованных рыб отмечена тенденция увеличения обилия с 2016 по 2019 г. севернее о. Святого Лаврентия по направлению к Берингову проливу, но данные после 2017 г. в Западно-Беринговоморской зоне (3Б) в расчетах не были учтены [O'Leary et al., 2022]. Более того, при расчетах значения придонной температуры воды непосредственно в местах тралений и вообще в пространстве для оценки динамики биомассы использованы не были. Значения CPI были проинтегрированы на каждый год отдельно, а его пространственный эффект был найден лишь в виде стационарного скрытого поля, с обратной связью ядра на границе исключительной экономической зоны (ИЭЗ) США и России вокруг изобаты 100 м в северной части Берингова моря.

Модели типа GAM также использовались нами ранее для оценки запасов трески с 1965 по 1968 г. и с 1970 по 1980 г. [Савин, 2023]. Метод сплайн-аппроксимации [Василенко, 1983] плотности распределения трески в зависимости от глубины обитания был реализован в закрытой программе с ограниченным кругом пользователей «КартМастер» [Бизиков и др., 2007; Поляков, 2008]. В программе «КартМастер» отсутствует возможность выбора базовых функций сплайнов и автоматической оптимизации числа их узлов через обобщенную кросс-валидацию, но это уже давно доступно в иных открытых программных пакетах для настройки GAM и VAST. С 1999 по 2021 г. биомасса трески в 3Б оценивалась методом площадей по стратам Вороного-Дирхле, нарезанным изобатами 20, 50, 100, 200, 300 и 400 м [Савин, Глебов, 2016; Савин, 2018]. Такой подход ничем не отличался от OLM с учетом площади страт в виде статистических весов. Следовательно, никакие связи в пространстве, времени и с предикторами типа глубины места или температуры воды у дна учтены не были. Однако главной причиной, влияющей на динамику обилия нагульной трески в 3Б, уже называлось изменение площади акватории Лаврентьевского холодного пятна [Савин, 2021, 2023]. Его минимальная площадь в 2018–2019 гг. совпала с периодом высокой численности трески на северо-западе моря, а в 2021 г. существенно выросла, и уловы трески снизились [Савин, 2023].

Таким образом, основная цель данной работы — это настроить модель VAST и более простые модели так, чтобы оценить значимость и необходимость глубины места или температуры воды у дна для моделирования плотности трески в 3Б за весь период наблюдений. Вторичная цель — вычленить динамику биомассы независимой виртуальной «популяции» трески в 3Б, чтобы по разнице от смешанных опубликованных ранее оценок биомассы определить долю «лишней» трески, значительно отклоняющую модель биологического процесса в пространстве состояний от стационарных допущений с начала промышленного лова трески в 3Б. Дополнительно мы поставили себе задачу выявить основные изменения в пространстве и времени температуры воды у дна в северной части Берингова моря с 1970 по 2024 г. по общедоступным данным.

#### Материалы и методы

Исходная информация получена из той же базы данных, что использовалась при создании таблиц встречаемости, численности и биомассы макрофауны бентали в западной части Берингова моря за 1977–2010 гг. [Макрофауна..., 2014]. Выборка была ограничена глубиной до изобаты в 400 м в Западно-Беринговоморской зоне (между 170° в.д. и 175° з.д.). Новые данные до 2021 г. с теми же условиями создания выборки получены из базы данных «Морская биология»\*. Таким образом, всего получено 5109 ДТ (прил. 1\*\*).

Доля нулевых уловов трески составила всего 30 %. Такой низкий показатель позволяет нам использовать составное распределение Пуассона-Гамма (Твиди) [Jørgensen, 1997] вместо модели типа дельта, разделенной на части, имитирующие сначала вероятность ненулевого улова, а затем его плотность различными формулами и распределениями.

Итак, здесь зависимая переменная — это улов трески (рыб длиной по Смитту более 20 см) в тоннах с делением на коэффициент уловистости (КУ), равный 0,4 по принятой в ТИНРО методике [Макрофауна..., 2014]. Мы сохранили эту традицию, но в современных моделях в пространстве состояний КУ является лишним допущением, хотя и позволяет притянуть модельные оценки динамики биомассы к ранее опубликованным, если зафиксировать коэффициент улавливаемости или доступности запаса для съемки (q = 1), но мы этого делать не будем. Поиск q даст представление о среднемноголетней доле доступного для съемки запаса аборигенной трески в 3Б, если допустить КУ = 0,4 абсолютно точным. Такой вывод основан на том, что наивно полагать миграции трески однонаправленными только в 3Б из ИЭЗ США, ведь они могут происходить и в обратном направлении, тогда q будет меньше 1.

Расчет единичного усилия (протраленной ДТ площади, км<sup>2</sup>) соответствует принятой в ТИНРО методике. Площадь траления равна произведению его средней скорости на затраченное время и ширину горизонтального раскрытия ДТ [Макрофауна..., 2014]. Определение длины пути произведением средней скорости и затраченного времени более надежно, чем по координатам, в связи с тем, что координаты окончания траления до сих пор содержат множество ошибок ввода данных. Ихтиологи в ТИНРО практически никогда не используют координаты окончания траления, поэтому ошибки ввода десятилетиями остаются незамеченными.

Символы в формулах ниже выбраны согласно рекомендациям в математической экологии [Edwards, Auger-Méthé, 2019]. Зависимая переменная введена в масштабе наблюдений, а усилия ( $a = \kappa m^2$ ) заданы в виде экспоненциального показателя без коэффициента ( $O_{s,t} = Ln(a_{s,t})$ ) по формуле (1) в полной модели, следуя рекомендациям для VAST. Такой подход имеет пару преимуществ перед моделированием плотности (т/км<sup>2</sup>).

<sup>\*</sup> Свидетельство № 6394 от 01.08.2000 г. о регистрации в Государственном регистре баз данных за № 0220006765.

<sup>\*\*</sup> Все приложения размещены на странице статьи на сайте журнала (http://izvestiya.tinrocenter.ru) как дополнительные файлы.

Во-первых, он дает возможность при необходимости включить оценку эффективности лова для различных судов, если они имеют регулярно пересекающиеся галсы в съемках, как это происходит в комплексной ДТ съемке в восточной части Берингова моря, когда в смешанную часть модели добавляется групповой фактор по кодам судов. Во-вторых, он позволяет легко переключаться по типу распределений, например, на счетные множества (целое число рыб в уловах), которые не могли бы сохранять свои целочисленные значения при делении на площадь траления [Thorson, 2019]. Кстати, это ещё одна причина отказа от КУ зарубежными исследователями.

$$\mu_{s,t} = E[y_{s,t}] = exp(X_{s,t}^{main} \cdot \beta + O_{s,t} + \omega_s + \epsilon_{s,t}),$$
(1)

где  $\mu_{s,t}$  — математическое ожидание E наблюденного улова  $y_{s,t}$  (здесь уже после коррекции через КУ, т) в географическом пространстве спроецированных на километровую сетку координат s в год t;  $X_{s,t}^{main}$  — матрица зафиксированных эффектов, которая в простейшем случае может содержать, например, фактор года с коэффициентами  $\beta$ ;  $\omega_s \sim \text{MVNormal}(0, \sigma_{\omega}^2 \cdot Q_{\omega}^{-1})$  — случайное поле по Гауссу пространственной компоненты в цепях Маркова (GMRF — Gaussian Markov random field), где Q — разреженная прецизионная матрица;  $\epsilon_{s,t}$  — случайное поле со свойствами i.i.d. (независимые отклонения с постоянной дисперсией) пространственно-временной компоненты за каждый год  $\epsilon_t \sim \text{MVNormal}(0, \sigma_{\epsilon}^2 \cdot Q_{\epsilon}^{-1})$ .

Пространственная компонента GMRF задается в моделях VAST с учетом ковариации  $\Phi(s_s,s_s)$  между пространственными положениями  $s_s$  и  $s_s$  по Матерну формулой (2):

$$\Phi(s_{j'}s_k) = \tau^2 / (\Gamma(v) \cdot 2^{\nu-1}) \cdot (\kappa \cdot d_{jk} \cdot H)^{\nu} \cdot K_{\nu}(\kappa \cdot d_{jk} \cdot H),$$
(2)

где  $\tau^2$  — пространственная дисперсия; v — гладкость;  $\Gamma$  — гамма-функция;  $d_{jk}$  — расстояние между местоположениями  $s_j$  и  $s_k$ ;  $K_v$  — модифицированная функция Бесселя второго рода;  $\kappa$  — скорость декорреляции. Здесь параметр v = 1, чтобы использовать преимущества приближения решения стохастического уравнения в частных производных к случайным полям Гаусса для значительного повышения эффективности вычислений [Lindgren et al., 2011]; H — матрица из 2 параметров для учета анизотропии по размаху и соотношению координатных осей [Haskard, 2007; Fuglstad et al., 2015].

Параметры  $\kappa$  и  $\tau$  преобразуются в размах пространственной связи — range =  $\sqrt{8}/\kappa$  при  $\nu = 1$ , а предельное стандартное отклонение  $\sigma$  по формуле (3) здесь находится отдельно для пространственной компоненты  $\sigma_{\alpha}$  и пространственно-временной  $\sigma_{\alpha}$ :

$$\sigma = 1/\sqrt{4 \cdot \pi \cdot \exp(2 \cdot Ln(\tau) + 2 \cdot Ln(\kappa))}.$$
(3)

В данной работе скорость декорреляции также оценивается раздельно для пространственной компоненты  $\kappa_{n}$  и пространственно-временной  $\kappa_{n}$ .

Все географические координаты спроецированы на километровой азимутальной равновеликой сетке Ламберта (LAEA) с нулевой широтой в 90° с.ш. и нулевой долготой в 160° в.д., заданной командами Proj (https://proj.org/): «+proj=laea +lat\_0=90 +lon\_0=160 +x\_0=0 +y\_0=0 +datum=WGS84 +units=km +no\_defs». В результате бо́льшая часть длины изобат шельфа Берингова моря располагается вдоль оси абсцисс, а градиент глубин — вдоль оси ординат. Таким образом, угол поворота анизотропии следует интерпретировать не относительно меридианов долготы, а относительно максимального градиента глубин шельфа, что добавляет гибкости в модель VAST при учете глубины места, снижая коллинеарность скрытых автокорреляционных эффектов и эффекта глубины ДТ.

Независимые переменные включали во время настройки фактические глубину места траления  $D(\mathbf{M})$  и температуру воды у дна  $T(^{\circ}\mathbf{C})$ , указанные в траловых карточках. К сожалению, T не была сохранена в 143 ДТ, а в 776 ДТ не было известно, являлся ли 0 °С истинным измерением или автоматически внесенным значением по умолчанию, поэтому для этих 919 ДТ мы восстановили T из лучшей и общедоступной биогеохимической модели Берингова моря на основе ROMS, которая интегрирована в разрешении

квадратной сетки с длиной стороны в 10 км с 30 слоями по вертикали до дна [Kearney et al., 2020]. В общем доступе из реанализа находятся еженедельные усреднения 143 биогеохимических переменных с 1970 г. по настоящее время (B10K-K20\_CORECFS), а без биологических переменных в суточном масштабе времени (B10K-K20nobio\_CORECFS\_daily) с 1982 по 2023 г. находятся 62 переменные, включая придонную температуру, которая является усреднением температуры воды в 5-метровом придонном слое. Она же использована нами для экстраполяции плотностей трески во всей 3Б на среднюю дату съемок — 5 августа.

Преимущество модели VAST проверено сначала по информационному критерию Шварца-Байеса (BIC) [Sakamoto et al., 1986] относительно упрощенной модели до GLM, включавшей только эффект года  $\beta_t$  по формуле (4), помимо аппроксимации наблюдений в распределении Твиди с оценкой параметра масштаба дисперсии  $\phi$  и степенного параметра *P*. Во всех моделях ниже также использовалось распределение Твиди с оценкой  $\phi$  и *P*.

$$\mu_{s,t} = \exp(\beta_t + O_{s,t}). \tag{4}$$

Затем к GLM поочередно добавлялись тонкопленочные регрессионные сплайны (TPRS — Thin Plate Regression Splines) [Wood, 2003], переводя модель уже в вид GAM для учета нелинейных эффектов *T* и *D* по формулам (5–6). При этом каждый TPRS ограничивался при оптимизации 4 степенями свободы *k* для избежания проблемы переобучения моделей [Wood, 2017]. При автоматической оптимизации числа псевдоузлов TPRS посредством обобщенной кросс-валидации TPRS могут сократиться до прямых зависимостей.

$$\mu_{st} = \exp(\beta_t + O_{st} + f(T, k < 4);$$
(5)

$$u_{st} = \exp(\beta_t + O_{st} + f(D, k < 4)).$$
(6)

Переход к GLMM осуществлен в формуле (7), где пространственная компонента ( $\omega_s$ ), являясь GMRF, может отражать нишеобразующие особенности среды обитания, стационарные во времени, и интегрировать в себе эффекты множества факторов, не включенных в настройку.

$$\mu_{s,t} = \exp(\beta_t + O_{s,t} + \omega_s). \tag{7}$$

Переход к смешанной GAM (GAMM) по формулам (8–9) позволяет учесть индивидуальные эффекты T и D за вычетом эффекта  $\omega_s$ , а также определить их формы при одновременном учете T и D по формуле (10).

$$\mu_{s,t} = \exp(\beta_t + O_{s,t} + \omega_s + f(T, k < 4));$$
(8)

$$\mu_{st} = \exp(\beta_t + O_{st} + \omega_s + f(D, k < 4);$$
(9)

$$\mu_{s,t} = \exp(\beta_t + O_{s,t} + \omega_s + f(D, k < 4) + f(T, k < 4)).$$
(10)

Итоговые модели VAST дополнительно к определению BIC протестированы относительно 10 % исключенных из настройки данных в 3 конфигурациях по формулам (11–13).

$$\mu_{st} = exp(poly(D, 2) + hs(T, b_0, b_1) + O_{st} + \omega_s + \epsilon_{st});$$
(11)

$$\mu_{s,t} = exp(poly(D, 2) + hs(T, b_0, b_1) + O_{s,t} + \omega_s + \delta_{s,t}^{rw});$$
(12)

$$\mu_{st} = \exp(\operatorname{poly}(D, 2) + f(k < 4) + O_{st} + \omega_s + \delta_{st}^{ar}),$$
(13)

где poly(D, 2) — ортогональный полином 2-й степени для учета квадратичного эффекта D в логарифмическом масштабе через 2 коэффициента, что в естественном масштабе имеет вид куполообразной зависимости;  $hs(T, b_0, b_1)$  — функция «хоккейной клюшки» с коэффициентами  $b_0$  и  $b_1$ , произведение которых дает асимптоту множителя эффекта по T, а до точки перелома  $(b_1)$  множитель равен  $b_0 \cdot T$ ;  $\delta_{s,t}^{rw}$  — пространственно-временная компонента случайного блуждания, у которой свойствами i.i.d. обладает разница между текущим и предыдущим годом  $(\delta_{t>1} = \delta_{t-1} + \epsilon_t)$ ;  $\delta_{s,t}^{ar}$  — пространственно-временная компонента авторегрессии с корреляцией  $\rho$  и связанной ошибкой по

времени:  $\delta_{t>1} = \rho \delta_{t-1} + \sqrt{1-\rho^2} \epsilon_t$ . Обе неслучайные пространственно-временные компоненты ( $\delta_{s,t}^{rw}$  и  $\delta_{s,t}^{ar}$ ) на первом шаге по времени не отличаются от случайной ( $\epsilon_i$ ):  $\delta_{t=1} \sim \text{MVNormal}(0, \Sigma_{\epsilon})$ .

Выбор более простых, чем TPRS, функций для оценки эффекта T через «хоккейную клюшку» основан на том, что он может быть пороговым в пределах наблюдаемых температур, а ортогонального полинома 2-й степени — для оценки эффекта D, в результате предварительного анализа GAM и GAMM, где во всех конфигурациях f(D)выглядела в масштабе функции связи параболой, несмотря на возможность принимать более гибкие формы.

Все вычисления и рисунки произведены в языке программирования высокого уровня R\* и множестве пакетов для него (прил. 2). Ниже указаны только ключевые пакеты.

Модели VAST, GAMM, GAM, GLMM и GLM настроены в пакете sdmTMB [Anderson et al., 2024]. Триангуляционная сетка узлов для настройки сгенерирована по правилу отсечения ребер длиннее 7 морских миль с ограничением по береговой линии (рис. 1) в пакете fmesher (https://CRAN.R-project.org/package=fmesher).

Квадратная сетка для моделирования распределения биомассы сгенерирована равномерно через 1 км площадью каждой ячейки, равной 1 км<sup>2</sup>, в проекции LAEA. Значения глубин сняты центроидами полученных квадратов билинейной интерполяцией из цифровой модели рельефа (ЦМР) GEBCO\_2023 (https://doi.org/10.5285/f98b053b-0cbc-6c23-e053-6c86abc0af7b) в пакете sf [Pebesma, 2018; Pebesma, Bivand, 2023].

Все полученные в моделях VAST оценки биомасс и их неопределенности использованы для настройки модели динамики биомассы в пространстве состояний с использованием Байесова подхода (JABBA) [Winker et al., 2018]. Описание модели JABBA на русском языке и примеры ее применения для рыб в 3Б и других опубликованы нами ранее [Кулик и др., 2022, 2023]. Модель JABBA используется на практике для оценки запасов макрурусов и палтусов и определения объема их допустимого улова на Дальнем Востоке уже много лет, поэтому мы не будем здесь ее снова описывать. Дополнительно мы настроили JABBA после предварительного усреднения моделей VAST ансамблевым методом [Yao et al., 2018]. Полученный усредненный индекс биомассы использован совместно с опубликованными оценками динамики нерестового запаса (SSB) трески в северо-западной части Берингова моря [Caвин, 2023], исходя из допущения равенства промыслового и нерестового запасов. Такое допущение базируется на том, что неполовозрелая треска целевым образом не добывается, а прилавливается в незначительных количествах.

Априорные распределения ключевых параметров для обеих настроек JABBA были одинаковыми. Скорость мгновенного пополнения популяции *r* задана логнормальным распределением из метаанализа [Thorson et al., 2023]. В среднем r = 0,358 со стандартной ошибкой (SE) около 0,504, что примерно равно коэффициенту вариации CV = 53,8 %. Примерно с такой же высокой ошибкой (CV = 50 %) задано априорное логнормальное распределение приемной емкости *K* со средним значением около 1 млн т. В связи с наличием полной истории промысла априорное логнормальное распределение приемной емкости *K* со средним значением около 1 млн т. В связи с наличием полной истории промысла априорное логнормальное распределение ( $\varphi = SSB_1/K$ ) виртуальной «популяции» трески задано более определенным: в среднем около 0,9 (CV = 10 %), следуя рекомендациям для JABBA [Kokkalis et al., 2024]. Параметр формы обобщенной модели прибавочной продукции близок к классической в модели Шефера (m = 2), но его CV = 20 %. Допускается занижение официального вылова (CV = 10 %).

Пространственно-временные особенности распределения T выявлялись в результате ежемесячного усреднения T в равноплощадных гексагонах с длиной главной диагонали в 50 км при помощи пакета exact extractr (https://CRAN.R-project.org/pack-

<sup>\*</sup> R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2024, version 4.4.1 https://www.R-project.org/.





Fig. 1. Triangulation mesh limitated by polygon with positions of 5109 bottom trawl stations in the Western Bering Sea fishing zone in the period between 1977 and 2021

age=exactextractr) и анализа эмпирических ортогональных функций (ЭОФ [Zhang, Moore, 2015]). Выделение мод и их амплитуд из ЭОФ проведено в пакете wql (https:// cran.r-project.org/package=wql). Выбранные самые важные моды ЭОФ в пакете wql вращаются ортогонально методом varimax и масштабируются квадратным корнем соответствующих собственных чисел, чтобы избежать возможных проблем с вычислениями и снизить чувствительность к выбору количества важных мод [Richman, 1986; Hannachi et al., 2007].

Анализ временных рядов амплитуды ЭОФ проведен при помощи периодического сезонного разложения локально взвешенной регрессии (STL [Cleveland et al., 1990]) в пакете forecast [Hyndman, Khandakar, 2008] с указанием сезонного окна сглаживания в 7 мес., а годового около 5 лет (59 мес.).

## Результаты и их обсуждение

Наилучшим образом с учетом штрафа за сложность модели к наблюдениям подошла модель VAST по формуле (13) с учетом авторегрессии  $\rho = 0.54$  — далее VASTar, судя по BIC, чьи минимальные значения соответствуют оптимальной модели. Однако статистический вес модели VASTar (W) в независимом тестировании (OOB — out-ofbag) был ниже, чем у более простой модели VAST по формуле (12) с учетом случайного блуждания — далее VASTrw. Самый низкий вес из моделей VAST получила модель с независимой пространственно-временной корреляцией по формуле (11) — далее VASTiid. Тем не менее коэффициент корреляции Пирсона (r) модельных оценок с учтенными в настройке наблюдениями во время ООВ тестирования был снова максимальным у модели VASTar. Все модели VAST оценили анизотропию примерно с одинаковыми размахами связей нишеобразующих факторов ( $range_{o}$ ) и пространственно-временных ( $range_{o}$ ) в направлении 46–48° в используемой сетке LAEA (табл. 1).

Таблица 1

Overview of statistical properties of models										
№ фор- мулы	Модель	BIC	r	r OOB	W	φ	Р	$\omega_s$	<i>range</i> , км или <i>range</i> <sub>©</sub> км,° <i>range</i> <sub>ε</sub> км,°	$\delta^{rw}_{s,t},\ \delta^{rw}_{s,t},\ \delta^{ar}_{s,t}$
4	GLM	2038,3	0,255	-	_	1,74	1,72	_	_	-
5	GAM	1657,2	0,333	-	_	1,60	1,71	—	_	-
6	GAM	1870,0	0,339	-	_	1,68	1,72	—	_	-
7	GLMM	883,0	0,473	-	_	1,15	1,67	1,58	83,2	-
8	GAMM	787,5	0,496	-	_	1,12	1,67	1,42	65,6	-
9	GAMM	742,3	0,500	-	_	1,15	1,67	1,42	98,4	-
10	GAMM	632,3	0,523	-	_	1,12	1,67	1,09	57,1	-
11	VASTiid	-214,0	0,699	0,547	0,18	0,62	1,60	1,27	126–341, 46 54–145, 46	1,3
12	VASTrw	-261,9	0,702	0,548	0,55	0,62	1,60	1,18	165–430, 48 50–129, 48	1,3
13	VASTar	-306,8	0,705	0,552	0,27	0,62	1,60	1,15	148–373, 48 52–132, 48	1,3

Сводка статистических свойств моделей

Table 1

Стоит отметить, что распределение Твиди было выбрано не зря. Его степенной коэффициент P снижался от 1,7 у худших моделей до 1,6 у лучших. Такой P далек от 2, поэтому нет нужды рассматривать варианты конфигураций моделей типа дельта, в которых ненулевые уловы моделировались бы распределением Гамма (P = 2) или близким к нему логнормальным. Здесь в моделях с распределениями Твиди доверительные интервалы (С.І.) должны выходить уже, чем в случае с логнормальным или распределением Гамма. Меньшая неопределенность итоговой биомассы (низкие SE по годам) крайне важна для более точной настройки моделей биологических процессов в пространстве состояний, которые способны учитывать ошибку наблюдения ( $\tau$ ) отдельно от ошибки процесса ( $\sigma$ ).

Все более простые модели (чем VAST) провалили диагностику и тестирование OOB в связи с крайне высокой SE коэффициентов лет, введенных в них как независимые факторы. Разработчик моделей VAST рекомендует не включать авторегрессию (использовать VASTiid), если съемки проводятся регулярно по одинаковой сетке станций, но в обратном случае VASTar может быть более предпочтительна [Thorson, 2019]. В нашем случае VASTar можно назвать победительницей для задач интерполяции, но статистический вес OOB (обобщающая способность) все же выше у VASTrw модели, а рекомендуемая по умолчанию VASTiid не намного хуже VASTar по всем показателям. Эффекты D по всем моделям различались незначительно, но в модели VASTar эффект T отличался значительно (рис. 2).

Таким образом, мы применили ансамблевый подход вместо выбора одной лучшей модели, чтобы учесть лучшие стороны каждой из моделей VAST. Например, в ансам-

блевой модели VAST эффект T уже не имеет столь сильного влияния на плотность трески не только в логарифмическом масштабе, но и в реальном, сохранив пороговый негативный эффект отрицательных T (рис. 3).



Рис. 2. Распределение С.І. вокруг медиан плотности трески (т/км<sup>2</sup>): **А** — по глубине ДТ (м) при фиксации на уровне медианы T = 2,1 °C; **Б** — по температуре воды у дна (°C) при фиксации на уровне медианы D = 93 м, найденные в моделях VASTiid (*синяя линия*), VASTrw (*красная*) и VASTar (*зеленая линия*) в 2021 г.

Fig. 2. Distribution of C.I. around the median cod density ( $t/km^2$ ) in VASTiid (*blue line*), VASTrw (*red*) and VASTar (*green line*) models in 2021: **A** — by depth of bottom trawling (m) for the median T = 2.1 °C; **B** — by water temperature at the bottom (°C) for the median D = 93 m



Рис. 3. Распределение С.І. вокруг медиан плотности трески ( $\tau/\kappa m^2$ ) по температуре воды у дна (°С) при фиксации на уровне медианы D = 93 м, найденные в ансамблевой VAST в 2021 г.: **А** — в логарифмическом масштабе оси ординат; **Б** — в реальном масштабе оси ординат

Fig. 3. Distribution of C.I. around the median cod density  $(t/km^2)$  by water temperature at the bottom (°C) for the median D=93 m in the ensemble VAST in 2021: A — logarithmic scale of ordinate axis; **B** — real scale of ordinate axis

### Кулик В.В., Савин А.Б.

Результат пространственного ансамблевого моделирования распределения биомассы трески представлен в соседние годы максимальных изменений, как наиболее показательных, — с 2013 по 2018 г. — в единой шкале  $\log_{10}(T/\kappa M^2)$  на рис. 4, а также дан по всем годам при восстановлении на 5 августа со свободной шкалой для более контрастного отображения изменений в пространстве за каждый год в приложении (прил. 3). Межгодовая динамика промысловой биомассы, вычисленной в ансамблевой VAST, не испытывает таких резких изменений, как в отдельной VASTiid, но и не является слишком гладкой, как в VASTar (рис. 5).

Использование всех индексов VAST без учета опубликованных ранее оценок SSB [Савин, 2023] позволяет уложить динамику биологического процесса из JABBA в доверительные интервалы индексов VAST при *q*, примерно равном 0,69 для ансамблевой модели VAST (рис. 6, прил. 4).

С одной стороны, такая настройка показывает, что локальная виртуальная «популяция» трески вполне могла обеспечить рост биомассы свыше 1 млн т в 2016–2017 гг., а затем произошло ее резкое снижение из-за превышения приемной емкости (около 885 тыс. т) и рекомендуемого в модели JABBA максимального устойчивого улова — MSY = 57 тыс. т, С.І. от 38 до 88 тыс. т или уровня эксплуатации уязвимой биомассы — Н<sub>мSY</sub> = 13,8 %.

Данная настройка JABBA имеет низкий корень среднеквадратичной ошибки — RMSE = 22,2 %, а значимая автокорреляция в ошибках подгонки к индексам VAST не обнаружена. При этом ансамблевый VAST занижает биомассу примерно в 1,45 раза относительно динамики биомассы виртуальной «популяции» трески в 3Б.

С другой стороны, ретроспективный анализ с шагом прогноза на 1 год вперед показал систематические ошибки модели JABBA, находящиеся за пределами допустимого интервала показателя Мона (Mohn's  $\rho$ ) [Mohn, 1999]. Он допустим в интервале между –0,15 и 0,2 для среднецикловых придонных рыб типа камбал [Hurtado-Ferro et al., 2015]. Средний Mohn's  $\rho$  по биомассе здесь около 0,32, а по промысловой смертности — около –0,16. Также за допустимый предел от 0,2 до 0,8 вышли значения p из проверки прогностической способности апостериорных распределений (PPC — Posterior Predictive Checks with Bayesian p values). Например, Bayesian p = 0,14 у модели VASTiid, Bayesian p = 0,99 у модели VASTrw, Bayesian p = 0,89 у модели VASTar, а у ансамблевой модели VAST Bayesian p = 0,99. При всей критике PPC, когда Bayesian p у идеальной модели равен 0,5, значения Bayesian p, выходящие за пределы 0,05–0,95, должны однозначно интерпретироваться как комплексное несоответствие модели и данных [Conn et al., 2018]. Следовательно, для прогнозирования динамики биомассы данная настройка JABBA недостаточно надежна.

Учет ранее опубликованных оценок SSB трески [Савин, 2023] совместно с ансамблевой VAST в настройке JABBA позволяет успешно пройти проверки из ретроспективного анализа с прогнозом на 1 год вперед по биомассе (Mohn's  $\rho = 0,04$ ) и промысловой смертности (Mohn's  $\rho = -0,02$ ) (прил. 5), а также PPC (Bayesian p = 0,58 у ансамблевой модели VAST и Bayesian p = 0,47 у SSB). Следовательно, финальная настройка JABBA пригодна для прогнозирования динамики биомассы трески в зависимости от ее уловов в 3Б, но RMSE находится на высоком уровне в 41,5 %, а в индексе SSB есть значительные сблокированные отклонения. При этом ансамблевый VAST занижает биомассу примерно в 1,5 раза (q = 0,666), а опубликованные оценки SSB [Савин, 2023] завышены относительно динамики биомассы виртуальной «популяции» трески в 3Б в среднем в 1,18 раза (q = 1,18).

Приведенные в единый масштаб ряды динамики биомассы в JABBA через q по большей части С.І. совпадают (рис. 7). Снижение биомассы после 2017 г. снова укладывается в JABBA на основании допущения о том, что была превышена приемная емкость (около 615 тыс. т) и MSY = 41 тыс. т (С.І. от 27 до 65 тыс. т) или  $H_{MSY} = 13,6$  % (С.І. от 7,0 до 22,6 %).





Fig. 4. Spatio-temporal changes in density distribution of pasific cod (t/km<sup>2</sup>) in the Western Bering Sea fishing zone in the period between 2013 and 2018 recalculated for the date August, 5 (common logarithmic scale for all years)



Рис. 5. Распределение С.І. вокруг медиан промысловой биомассы трески (тыс. т), найденные в VASTiid (синяя линия), VASTrw (красная), VASTar (зеленая) и ансамблевой VAST (черная линия)

Fig. 5. Distribution of C.I. around the median cod biomass (10<sup>3</sup> t) in VASTiid (*blue line*), VAS-Trw (*red line*), VASTar (*green line*) and ensemble VAST (*black line*) models



Рис. 6. Распределение С.І. вокруг медианы биомассы трески (тыс. т), найденной в ансамблевой модели VAST (*красная линия*) с учетом q = 0,69, и динамика биомассы из JABBA (*зеленая линия*), настроенной по всем индексам из моделей VAST

Fig. 6. Distribution of C.I. around the median cod biomass in thousand tons, found in the ensemble VAST model (*red line*) taking into account q = 0.69, and the dynamics of biomass from JABBA, adjusted for all indices from VAST models (*green line*)



Рис. 7. Распределение С.І. вокруг медианы биомассы трески (тыс. т), найденной в ансамблевой модели VAST (*красная линия*) с учетом q = 0,666, динамика биомассы из JABBA, настроенная с учетом SSB (*зеленая линия*) и SSB (*черная линия*) [по: Савин, 2023] с коррекцией через q = 1,18

Fig. 7. Distribution of C.I. around the median cod biomass (103 t) in the ensemble VAST model (*red line*) with q = 0.666 and dynamics of cod biomass assessed by JABBA taking into account SSB (*green line*) and SSB [from Savin, 2023] with correction by q = 1.18 (*black line*)

Если допустить, что в опубликованных ранее оценках SSB [Савин, 2023] нет смещения, а в JABBA оценена динамика уязвимой биомассы только аборигенной трески в 3Б, тогда разница между ними может быть отнесена к аномальной биомассе «лишней» трески, а ее доля вычислена (рис. 8).



Рис. 8. Динамика SSB [по: Савин, 2023], уязвимой биомассы В из JABBA и доли «лишней» биомассы трески в ЗБ

Fig. 8. Dynamics of SSB [from: Savin, 2023], vulnerable biomass B (from JABBA) and percent portion of «extra» cod biomass in the Western Bering Sea fishing zone

После достижения максимума биомасс в 2017 г. доля «лишней» трески продолжила расти до 0,49 в 2018 г., а после снизилась до 0,48 в 2019–2020 гг. Эта высокая доля «лишней» трески, скорее всего, помогла достичь самых высоких уловов на усилие (индекс численности CPUE > 13 т на судо-сутки) в 2019–2020 гг. при снижении биомассы. Известно, что при равной биомассе в соседние годы CPUE может значительно различаться по множеству причин, включая гидрологические аномалии. Мы их нашли в результате анализа ЭОФ, который показал, что всего 4 основные моды совместно описывают более 80 % дисперсии T, а дальнейшее увеличение числа выбранных мод незначительно увеличит кумулятивную дисперсию (рис. 9).



Рис. 9. График каменистой осыпи с указанием доли (%) описанной дисперсии над рангом каждой выделенной моды ЭОФ

Fig. 9. Eigenvalues against eigenvalue number (scree plot) and cumulative variance as % of total for each eigenvalue

Пространственное распределение оценок ЭОФ 1 сильно связано с прибрежной акваторией до изобаты в 50 м, ЭОФ 2 лучше всего показывает изменения вокруг изобаты 100 м в юго-восточной части шельфа Берингова моря, максимальные значения ЭОФ 3 приходятся на пересечение границы ЗБ и изобаты 100 м, а ЭОФ 4 — внутри ЗБ и Чукотской зоны (рис. 10).

Амплитуда годовых тенденций ЭОФ показывает, что резкие изменения тенденций среди ближайших лет происходили в 2010, 2016 и 2020 гг. (рис. 11). При этом ЭОФ 1 и 3 достигли исторического максимума в 2019 г., а затем начали резко снижаться. Одновременно ЭОФ 4 и 2 стремились к крайне низким значениям, достигнутым в 2020–2021 гг., с последующим резким увеличением. Следствием таких аномалий является резкое сокращение акватории с положительной *T* по частично западному (ЭОФ 4) и восточному (ЭОФ 2) краям ареала трески на шельфе северной части Берингова моря. В положительном ядре ЭОФ 3, наоборот, произошло резкое увеличение акватории с положительной *T* почастично западному (ЭОФ 4). В положительном *T* так же как и в северном направлении в прибрежных водах и в Анадырском лимане (ЭОФ 1). Таким образом, максимальные CPUE и уловы, скорее всего, были следствием сжатия реализованной ниши трески и открытием северного пути в прибрежных водах для ее миграций.

Ранее мы уже находили скрытое поле, вычисленное из CPI в VAST, со схожим с ЭОФ 3 контуром ядра плотности, влияющим на обилие трески в обратной зависимости (рис. 12). Здесь же найденная ЭОФ 3 вычислена независимо от плотностей трески в ЭОФ по *T*.

Благодаря учёту ошибки процесса ( $\sigma$ ) в JABBA с максимумом после 1980-х гг. в 2015 г. модель JABBA частично смогла описать резкий рост биомассы трески в 3Б к 2017 г., но неполностью (см. рис. 7).



Рис. 10. Пространственные оценки ортогонального вращения методом varimax самых важных 4 ЭОФ, масштабированные квадратным корнем из соответствующих собственных чисел. Граница ЗБ показана *красной линией* 

Fig. 10. The most important 4 EOFs with orthogonal rotation using the varimax method scaled by the square root of corresponding eigenvalues. Boundary of the Western Bering Sea fishing zone is shown with *red line* 



Рис. 11. Тенденции ЭОФ после вычета сезонной компоненты методом STL: ЭОФ 1 — в прибрежном районе в основном северной части шельфа до изобаты 50 м; 2 — глубже 50 м в юго-восточной части шельфа; 3 — вокруг изобаты 100 м на границе ИЭЗ России и США; 4 — в пределах изобат 50 и 100 м в Западно-Беринговоморской и Чукотской зонах в северной части Берингова моря

Fig. 11. EOF variations after extraction of seasonal variability with STL method: 1 — in the coastal area mainly on the northern shelf; 2 — on the southeastern shelf deeper than 50 m; 3 — around 100 m isobath at the border between EEZ of Russia and USA; 4 — in the northern Bering Sea between 50–100 m isobaths, within the Western Bering Sea and Chukchi fishing zones

Стоит отметить, что в экстремальные годы  $\sigma$  достигала таких высоких значений, что они были близки к скорости мгновенного пополнения популяции (r) (рис. 13), что ставит надёжность прогнозирования в JABBA на основе динамики уловов под большое сомнение, несмотря на отличную диагностику РРС и низкие показатели Мона в



Рис. 12. Пространственный эффект СРІ на треску (слева), а также нормализованный СРІ (справа) [O'Leary et al., 2022]

Fig. 12. Spatial effect of CPI (left panel) and normalized CPI (right panel) on cod [O'Leary et al., 2022]



Рис. 13. Ошибка биологического процесса (Process Error Deviates) по годам в JABBA для трески в 3Б относительно динамики модельной биомассы

Fig. 13. Biological process error deviates in JABBA for pacific cod in the Western Bering Sea fishing zone relative to dynamcis of the modeled cod biomass, by years

ретроспективном анализе (см. прил. 5). В модели JABBA для прогнозирования в таких условиях разработан вариант прогноза с учетом авторегрессии, находимой в ошибках процессов. В итоге такого прогноза тенденция в ошибках будет играть весомую роль, что может привести к ещё большим ошибкам в будущем, если распределение отрицательных аномалий придонной температуры будет изменяться не плавно, а резко. Таким образом, без прогнозирования распределения придонной температуры воды эксплуатация запаса трески в ЗБ будет менее рациональной.

## Заключение

На основе материалов донных траловых съёмок, проведённых в тёплый период лет с 1977 по 2021 г., выявлена высокая статистическая значимость *p* < 0,001 ква-

дратичной зависимости плотности трески в Западно-Беринговоморской зоне от глубины и порогового нелинейного эффекта температуры воды у дна. Модели, не включавшие дополнительно пространственно-временную компоненту, гораздо хуже подходили к наблюдениям, чем модели VAST. Более простые модели имели недопустимо высокие ошибки коэффициентов лет, поэтому они не пригодны для использования в моделях биологических процессов, учитывающих ошибку наблюдения раздельно по годам. Следовательно, мы рекомендуем внедрить в практику оценки динамики биомассы трески в Западно-Беринговоморской зоне модели VAST с учетом придонной температуры воды и глубины траления. Разработка собственной региональной океанической модели для Берингова моря с ассимиляцией всех новых данных, собранных российскими исследовательскими судами, вместо использованной здесь общедоступной модели может повысить точность оценки биомасс трески и прогноза ее изменений.

Анализ ЭОФ помог нам объяснить причину расхождения тенденций в динамике биомассы и CPUE с уловами. Несмотря на снижение биомасс во всех моделях с 2018 г., CPUE и уловы увеличивались до 2019 и 2020 гг. по причине соответственно резкого сжатия акватории с положительной придонной температурой в направлении к границе между ИЭЗ США и России, с расширением акватории с положительными T в прибрежной северной части шельфа Берингова моря, что увеличило плотность мигрирующей трески и прибрежной, повышая эффективность лова всех орудий. Затем такое аномальное распределение T стало возвращаться к норме, приближая ошибку биологического процесса в JABBA к нулю.

Динамика биомассы трески в Западно-Беринговоморской зоне исключительно из моделей VAST полностью укладывается в доверительный интервал в JABBA. Резкое снижение биомассы в последние годы может объясняться превышением приемной емкости и переловом как минимум по росту (если допускать существование независимой популяции трески в этой зоне). Разница ранее опубликованных оценок SSB с биомассой, найденной в JABBA, резко увеличилась в 2016 г. до 40 %, достигнув максимума в 49 % в 2018 г., при полном совпадении сравниваемых биомасс в начале 21-го века. Мы назвали эту разницу «лишней» биомассой относительно стационарной популяции. Такая «лишняя» биомасса может в некоторой степени характеризовать интенсивность миграции трески из сопредельных с Западно-Беринговоморской зоной акваторий.

# Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают признательность всем участникам научных рейсов, чьи материалы были использованы для настройки моделей.

The authors are thankful to all members of scientific cruises whose materials are used to adjust the models.

# Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки. The study was not sponsored.

# Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals have been observed.

The authors state that they have no conflict of interest.

#### Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования, расчеты, написание текста — В.В. Кулик, написание текста, расчёт SSB и редакторская правка — А.Б. Савин.

Research concept, calculations, and text writing and illustration — V.V. Kulik; text writing, SSB calculations and editing — A.B. Savin.

#### Список литературы

Аксютина З.М. Количественная оценка скопления рыб методом изолиний // Тр. ВНИРО. — 1970а. — Т. 71. — С. 302–308.

Аксютина З.М. Об использовании электронных вычислительных машин для анализа распределения и количественной оценки популяции рыб // Тр. ВНИРО. — 1970б. — Т. 71. — С. 309–318.

Аксютина З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.

**Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В.** Географическая информационная система «Картмастер» // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 1. — С. 96–99.

Василенко В.А. Сплайн-функции: теория, алгоритмы, программы : моногр. — Новосибирск : Наука, 1983. — 212 с.

Кулик В.В., Алферов А.И., Горюнов М.И. Оценка максимального устойчивого улова малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis* (Macrouridae) на Дальнем Востоке России на основе байесовской продукционной модели JABBA // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 443–463. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-443-463. EDN: XCSYXY.

**Кулик В.В., Глебов И.И., Асеева Н.Л., Новиков Р.Н.** Оценка состояния запаса черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 466–497. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-466-497. EDN: FHOWDD.

**Кулик В.В., Горюнов М.И.** Применение метода машинного обучения для оценки биомассы трески в Северо-Курильской зоне // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 1002–1014. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-1002-1014. EDN: IAVNBZ.

Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 803 с.

**Поляков А.В.** КартМастер 4.1. Построение и анализ карт распределения запаса. — М. : ВНИРО, 2008. — 183 с.

**Савин А.Б.** Запасы и промысел трески (*Gadus macrocephalus*, Gadidae) северо-западной части Берингова моря в 1965–2022 гг. // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 465–489. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-465-489. EDN: YZFXBY.

Савин А.Б. Пространственное распределение, нагульные миграции и динамика запасов трески в Беринговом море : отчет о НИР (годовой) / ТИНРО. № ГР НИОКТР ААА-А19-119031590063-4; Инв. № 28816. — Владивосток, 2021. — 46 с.

Савин А.Б. Ресурсы рыб в придонных биотопах шельфа и верхнего края свала глубин северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 15–36. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-15-36.

Савин А.Б., Глебов И.И. Современное состояние запасов демерсальных рыб на шельфе исключительной экономической зоны России северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 89–109. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-89-109.

Anderson S.C., Ward E.J., English P.A. et al. sdmTMB: an R package for fast, flexible, and user-friendly generalized linear mixed effects models with spatial and spatiotemporal random fields : bioRxiv. — 2024. — 50 p. DOI: 10.1101/2022.03.24.485545.

**Bolker B.M., Brooks M.E., Clark C.J. et al.** Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution // Trends Ecol. Evol. — 2009. — Vol. 24, Iss. 3. — P. 127–135. DOI: 10.1016/j.tree.2008.10.008.

**Cleveland R.B., Cleveland W.S., McRae J.E., Terpenning I.** STL: A Seasonal-Trend Decomposition Procedure Based on Loess // J. of Official Statistics. — 1990. — Vol. 6, Iss. 1. — P. 3–73.

Conn P.B., Johnson D.S., Williams P.J. et al. A guide to Bayesian model checking for ecologist // Ecol. Monogr. — 2018. — Vol. 88, Iss. 4. — P. 526–542. DOI: 10.1002/ecm.1314.

Edwards A.M., Auger-Méthé M. Some guidance on using mathematical notation in ecology // Methods Ecol. Evol. — 2019. — Vol. 10. — P. 92–99. DOI: 10.1111/2041-210X.13105

**Fuglstad G.-A., Lindgren F., Simpson D., Rue H.** Exploring a new class of non-stationary spatial Gaussian random fields with varying local anisotropy // Statistica Sinica. — 2015. — Vol. 25, № 1. — P. 115–133. DOI: 10.5705/ss.2013.106w.

Hannachi A., Jolliffe I.T., Stephenson D.B. Empirical orthogonal functions and related techniques in atmospheric science: A review // Int. J. Climatol. — 2007. — Vol. 27. — P. 1119–1152. DOI: 10.1002/joc.1499.

**Haskard K.A.** An anisotropic Matern spatial covariance model: REML estimation and properties : Doctoral dissertation. — Australia : The University of Adelaide, 2007. — 197 p.

Hastie T., Tibshirani R. Generalized Additive Models: Wiley StatsRef: Statistics Reference Online, 2014. DOI: 10.1002/9781118445112.stat03141.

Hurtado-Ferro F., Szuwalski C.S., Valero J.L. et al. Looking in the rear-view mirror: bias and retrospective patterns in integrated, age-structured stock assessment models // ICES J. Mar. Sci. — 2015. — Vol. 72, Iss. 1. — P. 99–110. DOI: 10.1093/icesjms/fsu198.

**Hyndman R.J., Khandakar Y.** Automatic Time Series Forecasting: The forecast Package for R // J. Stat. Soft. — 2008. — Vol. 27, Iss. 3. — P. 1–22. DOI: 10.18637/jss.v027.i03.

**Jørgensen B.** The Theory of Dispersion Models : Monogr. Stat. Appl. Probab. (Book 76). — L. : Chapman and Hall, 1997. — 256 p.

**Kearney K., Hermann A., Cheng W. et al.** A coupled pelagic-benthic-sympagic biogeochemical model for the Bering Sea: documentation and validation of the BESTNPZ model (v2019.08.23) within a high-resolution regional ocean model // Geosci. Model Dev. — 2020. — Vol. 13, Iss. 2. — P. 597–650. DOI: 10.5194/gmd-13-597-2020.

Kokkalis A., Berg C.W., Kapur M.S. et al. Good practices for surplus production models // Fish. Res. — 2024. — Vol. 275. 107010. DOI: 10.1016/j.fishres.2024.107010.

Kulik V., Sokolenko D., Goryunov M. et al. Essential fish habitats in the Western Bering Sea // PICES 2023 Annual Meeting : Connecting Science and Communities for Sustainable Seas. — Seattle, USA : PICES, 2023. — P. 236.

**Lindgren F., Rue H., Lindström J.** An explicit link between Gaussian fields and Gaussian Markov random fields: The stochastic partial differential equation approach // J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol. — 2011. — Vol. 73, Iss. 4. — P. 423–498. DOI: 10.1111/j.1467-9868.2011.00777.x.

**Mohn R**. The retrospective problem in sequential population analysis: An investigation using cod fishery and simulated data // ICES J. Mar. Sci. — 1999. — Vol. 56. — P. 473–488.

**O'Leary C.A., DeFilippo L.B., Thorson J.T. et al.** Understanding transboundary stocks' availability by combining multiple fisheries-independent surveys and oceanographic conditions in spatiotemporal models // ICES J. Mar. Sci. — 2022. — Vol. 79, Iss. 4. — P. 1063–1074. DOI: 10.1093/ icesjms/fsac046.

**Pebesma E.** Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data // The R Journal. — 2018. — Vol. 10, № 1. — P. 439–446. DOI: 10.32614/RJ-2018-009.

**Pebesma E., Bivand R.** Spatial Data Science: With Applications in R. — N.Y. : Chapman and Hall/CRC, 2023. — 314 p. DOI: 10.1201/9780429459016.

**Richman M.B.** Rotation of principal components // J. Climatol. — 1986. — Vol. 6, Iss. 3. — P. 293–335. DOI: 10.1002/joc.3370060305.

**Sakamoto Y., Ishiguro M., Kitagawa G.** Akaike Information Criterion Statistics : Mathematics and its Applications. — Springer Netherlands, 1986. — 290 p.

**Thorson J.T.** Guidance for decisions using the Vector Autoregressive Spatio-Temporal (VAST) package in stock, ecosystem, habitat and climate assessments // Fish. Res. — 2019. — Vol. 210. — P. 143–161. DOI: 10.1016/j.fishres.2018.10.013.

**Thorson J.T., Maureaud A.A., Frelat R. et al.** Identifying direct and indirect associations among traits by merging phylogenetic comparative methods and structural equation models // Methods Ecol. Evol. — 2023. — Vol. 14, Iss. 5. — P. 1259–1275. doi 10.1111/2041-210X.14076.

**Venables W.N., Dichmont C.M.** GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research // Fish. Res. — 2004. — Vol. 70, Iss. 2–3. — P. 319–337. DOI: 10.1016/j.fishres.2004.08.011.

Winker H., Carvalho F., Kapur M. JABBA: Just Another Bayesian Biomass Assessment // Fish. Res. — 2018. — Vol. 204. — P. 275–288. DOI: 10.1016/j.fishres.2018.03.010.

**Wood S.N.** Generalized Additive Models: An Introduction with R. — N.Y. : Chapman and Hall/CRC, 2017. 2<sup>nd</sup> ed. — 496 p. DOI: 10.1201/9781315370279.

**Wood S.N.** Thin plate regression splines // J. R. Statist. Soc. B (Statistical Methodology). — 2003. — Vol. 65, № 1. — P. 95–114. DOI: 10.1111/1467-9868.00374.

Yao Y., Vehtari A., Simpson D., Gelman A. Using Stacking to Average Bayesian Predictive Distributions (with Discussion) // Bayesian Anal. — 2018. — Vol. 13, № 3. — P. 917–1007. DOI: 10.1214/17-BA1091.

**Zhang Z., Moore J.C.** Empirical Orthogonal Functions // Mathematical and Physical Fundamentals of Climate Change. — Boston : Elsevier, 2015. — P. 161–197.

**Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N. et al.** Mixed effects models and extensions in ecology with R. — N.Y. : Springer Verlag, 2009. — 574 p.

### References

Aksyutina, Z.M., Quantitative assessment of fish aggregations by the method of contour lines, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 302–308.

Aksyutina, Z.M., On the use of electronic computers for the analysis of the distribution and quantification of fish populations, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 309–318.

Aksyutina, Z.M., Elementy matematicheskoi otsenki rezul'tatov nablyudenii v biologicheskikh i rybokhozyaistvennykh issledovaniyakh (Elements of Mathematical Appraisal of Observation Results in Biological and Fishery Studies), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1968.

Bizikov, V.A., Goncharov, S.M., and Polyakov, A.V., Geographic Information System "Kartmaster", *Rybn. Khoz.*, 2007, no. 1, pp. 96–99.

Vasilenko, V.A., *Splayn-funktsii: teoriya, algoritmy, programmy* (Spline functions: theory, algorithms, programs), Novosibirsk: Nauka, 1983.

Kulik, V.V., Alferov, A.I., and Goryunov, M.I., Estimation of the maximum sustainable yield of giant grenadier *Albatrossia pectoralis* (Macrouridae) in the Russian Far East using Bayesian surplus production model JABBA, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 443–463. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-443-463. EDN: XCSYXY

Kulik, V.V., Glebov, I.I., Aseeva, N.L., and Novikov, R.N., Assessment of the stock status for greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 466–497. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-466-497. EDN: FHOWDD

Kulik, V.V., Goryunov, M.I., Application of the machine learning method to estimate the biomass of pacific cod in the North Kuril zone, Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2022, vol. 202, no. 4, pp. 1002–1014. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-1002-1014. EDN: IAVNBZ

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., Makrofauna bentali zapadnoi chasti Beringova morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010 (Benthic Macrofauna of the Western Part of the Bering Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

**Polyakov**, **A.V.**, *KartMaster 4.1. Postroyeniye i analiz kart raspredeleniya zapasa* (CartMaster 4.1. Construction and analysis of stock distribution maps), Moscow: VNIRO, 2008.

Savin, A.B., Stocks and fishery of cod (*Gadus macrocephalus*, Gadidae) in the northwestern Bering Sea in 1965–2022, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 465–489. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-465-489. EDN: YZFXBY

Savin, A.B., Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Prostranstvennoye raspredeleniye, nagul'nyye migratsii i dinamika zapasov treski v Beringovom more" (Res. Rep. "Spatial distribution, feeding migrations and dynamics of cod stocks in the Bering Sea"), Available from TINRO, 2021, Vladivostok, no. GR NIOKTR AAA-A19-119031590063-4; inv. no. 28816.

Savin, A.B., Resources of fish in bottom biotopes on the shelf and the upper continental slope in the northwestern Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 15–36, doi 10.26428/1606-9919-2018-192-15-36

Savin, A.B. and Glebov, I.I., Current state of stocks for demersal fish on the continental shelf in the exclusive economic zone of Russia in the northwestern Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 89–109. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-89-109

Anderson, S.C., Ward, E.J., English, P.A., Barnett, L.A.K., and Thorson, J.T., sdmTMB: an R package for fast, flexible, and user-friendly generalized linear mixed effects models with spatial and spatiotemporal random fields, *bioRxiv*, 2024. doi 10.1101/2022.03.24.485545

Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., and White, J-S.S., Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution, *Trends Ecol. Evol.*, 2009, vol. 24, no. 3, pp. 127–135. doi 10.1016/j.tree.2008.10.008

Cleveland, R.B., Cleveland, W.S., McRae, J.E., and Terpenning, I., STL: A Seasonal-Trend Decomposition Procedure Based on Loess, *Jour. of Official Statistics*, 1990, vol. 6, no. 1, pp. 3–73.

Conn, P.B., Johnson, D.S., Williams, P.J., Melin, S.R. and Hooten, M.B., A guide to Bayesian model checking for ecologists, *Ecol. Monogr.*, 2018, vol. 88, issno. 4, pp. 526–542. doi 10.1002/ecm.1314

Edwards, A.M. and Auger-Méthé, M., Some guidance on using mathematical notation in ecology, *Methods Ecol. Evol.*, 2019, vol. 10, pp. 92–99. doi 10.1111/2041-210X.13105

**Fuglstad, G.-A., Lindgren, F., Simpson, D., and Rue, H.,** Exploring a new class of nonstationary spatial Gaussian random fields with varying local anisotropy, *Statistica Sinica*, 2015, vol. 25, no. 1, pp. 115–133. doi 10.5705/ss.2013.106w

Hannachi, A., Jolliffe, I.T., and Stephenson, D.B. Empirical orthogonal functions and related techniques in atmospheric science: A review, *Int. J. Climatol.*, 2007, vol. 27, pp. 1119–1152. doi 10.1002/joc.1499

Haskard, K.A., An anisotropic Matern spatial covariance model: REML estimation and properties, *Doctoral dissertation*, Australia: The University of Adelaide, 2007.

Hastie, T. and Tibshirani, R., Generalized Additive Models, *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 2014. doi 10.1002/9781118445112.stat03141

Hurtado-Ferro, F., Szuwalski, C.S., Valero, J.L., Anderson, S.C., Cunningham, C.J., Johnson, K.F., Licandeo, R., McGilliard, C.R., Monnahan, C.C., Muradian, M.L., Ono, K., Vert-Pre, K.A., Whitten, A.R., and Punt, A.E., Looking in the rear-view mirror: bias and retrospective patterns in integrated, age-structured stock assessment models, *ICES J. Mar. Sci.*, 2015, vol. 72, no. 1, pp. 99–110. doi 10.1093/icesjms/fsu198

Hyndman, R.J. and Khandakar, Y., Automatic Time Series Forecasting: The forecast Package for R, *J. Stat. Soft.*, 2008, vol. 27, no. 3, pp. 1–22, doi 10.18637/jss.v027.i03

Jørgensen, B., *The Theory of Dispersion Models: Monogr. Stat. Appl. Probab. (Book 76)*, London: Chapman and Hall, 1997.

**Kearney, K., Hermann, A., Cheng, W., Ortiz, I., and Aydin, K.,** A coupled pelagic-benthicsympagic biogeochemical model for the Bering Sea: documentation and validation of the BESTNPZ model (v2019.08.23) within a high-resolution regional ocean model, *Geosci. Model Dev.*, 2020, vol. 13, no. 2, pp. 597–650, doi 10.5194/gmd-13-597-2020

Kokkalis, A., Berg, C.W., Kapur, M.S., Winker, H., Jacobsen, N.S., Taylor, M.H., Ichinokawa, M., Miyagawa, M., Medeiros-Leal, W., Nielsen, J.R., and Mildenberger, T.K., Good practices for surplus production models, *Fish. Res.*, 2024, vol. 275, 107010. doi 10.1016/j.fishres.2024.107010

Kulik, V., Sokolenko, D., Goryunov, M., Nadtochy, V., and Somov, A. Essential fish habitats in the Western Bering Sea, in *PICES–2023 Annual Meeting: Connecting Science and Communities for Sustainable Seas*, Seattle, USA: PICES, 2023, pp. 236.

Lindgren, F., Rue, H., and Lindström, J., An explicit link between Gaussian fields and Gaussian Markov random fields: The stochastic partial differential equation approach, *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.*, 2011, vol. 73, no. 4, pp. 423–498. doi 10.1111/j.1467-9868.2011.00777.x

**Mohn, R.,** The retrospective problem in sequential population analysis: An investigation using cod fishery and simulated data, *ICES J. Mar. Sci.*, 1999, vol. 56. pp. 473–488.

O'Leary, C.A., DeFilippo, L.B., Thorson, J.T., Kotwicki, S., Hoff, G.R., Kulik, V.V., Ianelli, J.N., and Punt, A.E., Understanding transboundary stocks' availability by combining multiple fisheries-independent surveys and oceanographic conditions in spatiotemporal models, *ICES J. Mar. Sci.*, 2022, vol. 79, no. 4, pp. 1063–1074. doi 10.1093/icesjms/fsac046

**Pebesma, E.,** Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data, *The R Journal*, 2018, vol. 10, no. 1, pp. 439–446. doi 10.32614/RJ-2018-009

**Pebesma, E. and Bivand, R.**, *Spatial Data Science: With Applications in R*, New York : Chapman and Hall/CRC, 2023. doi 10.1201/9780429459016

**Richman, M.B.,** Rotation of principal components, *J. Climatol.*, 1986, vol. 6, no, 3, pp. 293–335. doi 10.1002/joc.3370060305

Sakamoto, Y., Ishiguro, M., and Kitagawa, G., Akaike Information Criterion Statistics, *Mathematics and its Applications*, Springer Netherlands, 1986.

**Thorson, J.T.,** Guidance for decisions using the Vector Autoregressive Spatio-Temporal (VAST) package in stock, ecosystem, habitat and climate assessments, *Fish. Res.*, 2019, vol. 210, pp. 143–161. doi 10.1016/j.fishres.2018.10.013

Thorson, J.T., Maureaud, A.A., Frelat, R., Mérigot, B., Bigman, J.S., Friedman, S.T., Palomares, M.L.D., Pinsky, M.L., Price, S.A., and Wainwright, P., Identifying direct and indirect associations among traits by merging phylogenetic comparative methods and structural equation models, *Methods Ecol. Evol.*, 2023, vol. 14, no. 5, pp. 1259–1275. doi 10.1111/2041-210X.14076

**Venables, W.N. and Dichmont, C.M.,** GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research, *Fish. Res.*, 2004, vol. 70, no. 2–3, pp. 319–337. doi 10.1016/j. fishres.2004.08.011

Winker, H., Carvalho, F., and Kapur, M., JABBA: Just Another Bayesian Biomass Assessment, *Fish. Res.*, 2018, vol. 204, pp. 275–288. doi 10.1016/j.fishres.2018.03.010

**Wood, S.N.,** *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, New York: Chapman and Hall/CRC, 2017, second edition. doi 10.1201/9781315370279

**Wood, S.N.,** Thin plate regression splines, *J. R. Statist. Soc. B (Statistical Methodology)*, 2003, vol. 65, no. 1, pp. 95–114. doi 10.1111/1467-9868.00374

Yao, Y., Vehtari, A., Simpson, D., and Gelman, A., Using Stacking to Average Bayesian Predictive Distributions (with Discussion), *Bayesian Anal.*, 2018, vol. 13, no. 3, pp. 917–1007. doi 10.1214/17-BA1091

Zhang, Z. and Moore, J.C., Empirical Orthogonal Functions, in *Mathematical and Physical Fundamentals of Climate Change*, Boston: Elsevier, 2015, pp. 161–197.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A., and Smith, G.M., *Mixed effects models and extensions in ecology with R*, New York: Springer Verlag, 2009.

**R** Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria, 2024, version 4.4.1. https://www.R-project.org/. Cited June 30, 2024.

*GEBCO Bathymetric Compilation Group 2023. The GEBCO\_2023 Grid — a continuous terrain model of the global oceans and land*, NERC EDS British Oceanographic Data Centre NOC, UK. https://doi.org/10.5285/f98b053b-0cbc-6c23-e053-6c86abc0af7b. Cited June 05, 2023.

Svidetel'stvo № 6394 ot 01.08.2000 g. o registratsii v Gosudarstvennom registre bazy dannykh za № 0220006765 «Morskaja biologija» (Certificate No. 6394 dated August 1, 2000 on registration in the State Register of the database No. 0220006765 "Marine biology").

Поступила в редакцию 10.07.2024 г.

После доработки 18.07.2024 г.

Принята к публикации 13.09.2024 г.

*The article was submitted 10.07.2024; approved after reviewing 18.07.2024; accepted for publication 13.09.2024*