



## Промысловые виды и их биология

# Популяционные характеристики плотвы, густеры и окуня в оз. Озерявки (национальный парк «Себежский»)

Ф.С. Лобырев<sup>1</sup>, Е.А. Пивоваров<sup>1</sup>, В.Р. Хохряков<sup>2</sup>, С.Д. Павлов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (ФГБОУ ВО «МГУ им. М.В. Ломоносова»), Ленинские горы, д.1, Москва, ГСП-1, 119991

<sup>2</sup> Национальный парк «Себежский» (ФГБУ «НП Себежский»), ул. 7 ноября, 22, г. Себеж, Псковская область, 182250

**Цель:** охарактеризовать размерно-возрастной состав ихтиофауны оз. Озерявки национального парка «Себежский» и оценить плотность и биомассу фоновых видов с использованием метода оценки плотности рыб по уловам жаберных сетей.

**Методы:** метод оценки плотности по уловам жаберных сетей, применённый к данным уловов сетей разного шага ячеи.

**Новизна:** впервые получены оценки смертности 3 массовых видов, плотвы, густеры и окуня, в одном из озёр национального парка; также рассчитаны величины удельной и общей плотности и биомассы 3 видов и дана оценка доли смертности от хищничества.

**Результаты:** коэффициенты мгновенной естественной смертности для плотвы, густеры и окуня равны  $Z = 0,59 \text{ год}^{-1}$ ,  $Z = 0,51 \text{ год}^{-1}$  и  $Z = 0,71 \text{ год}^{-1}$  соответственно; средняя интегральная плотность с учётом всех возрастных групп составляет: для плотвы 2,7 экз./м<sup>3</sup>, для густеры 0,9 экз./м<sup>3</sup> и для окуня 2,0 экз./м<sup>3</sup>, средняя интегральная биомасса: для плотвы 14,3 г/м<sup>3</sup>, для густеры 4,5 г/м<sup>3</sup>, для окуня 3,0 г/м<sup>3</sup>; на смертность от хищничества щуки приходится 0,34 от биомассы трёх видов.

**Заключение:** исследование ихтиофауны оз. Озерявки как типового водоёма среднего размера в национальном парке «Себежский» даёт представление о характеристиках местных ихтиоценозов и состоянии аборигенных водных экосистем в целом.

**Ключевые слова:** Себежский, плотва, окунь, густера, биомасса, продукция, смертность.

## Population parameters of roach, white bream and perch in the lake Ozeryavki (Sebezhsy national park)

Feodor S. Lobyrev<sup>1</sup>, Evgeniy A. Pivovarov<sup>1</sup>, Vladimir R. Khokhryakov<sup>2</sup>, Sergei D. Pavlov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> M.V. Lomonosov Moscow State University (M.V. Lomonosov MSU), 1, p. 12, Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russia

<sup>2</sup> National Park «Sebezhsy», 22, November, Sebezhsy, Pskov region, 7182250, Russia

**Objective:** to characterize age-length composition of fish population in the lake Ozeryavki at National Park «Sebezhsy» and to estimate the density and biomass of main species using a method for estimating fish density through the catches of gillnets. Methods: a method for estimating density by catches of gill nets applied to the catches of different mesh size.

**Methods:** a method for estimating density by catches of gill nets applied to the current data.

**Novelty:** estimates of mortality of 3 main species, roach, white bream and perch, in one of the lakes of the national park were obtained for the first time; the density and biomass of 3 species are calculated and the proportion of mortality from predation is estimated.

**Results:** instantaneous natural mortality coefficients for roach, white bream and perch corresponds to  $Z = 0.59 \text{ year}^{-1}$ ,  $Z = 0.51 \text{ year}^{-1}$  and  $Z = 0.71 \text{ year}^{-1}$ , respectively; the general density of all age groups is: for roach 2.7 ind./m<sup>3</sup>, for white bream 0.9 ind./m<sup>3</sup> and for perch 2.0 ind./m<sup>3</sup>; average biomass: for roach 14.3 g/m<sup>3</sup>, for white bream 4.5 g/m<sup>3</sup>, for perch 3.0 g/m<sup>3</sup>; mortality rate from pike predation accounts for 0.34 of biomass of three species.

**Conclusion.** The study of fish population of lake Ozeryavki as a typical medium-sized reservoir in the Sebezhsy National Park gives an idea of local ichthyocenoses parameters and aquatic ecosystem condition as a whole.

**Keywords:** Sebezhsy, roach, perch, white bream, biomass, production, mortality.

## ВВЕДЕНИЕ

Сохранение водоресурсного потенциала Российской Федерации в настоящее время становится актуальнейшей задачей, решаемой на уровне государства, чему способствует наличие и развитие системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) [Ефимова и др., 2014]. ООПТ являются структурами, в первую

очередь выполняющими функции охраны подведомственных территорий, благодаря чему минимизируется антропогенное воздействие на местные экосистемы, что делает их в своём роде резерватами биоразнообразия [Снитыко, 2008]. Важность такой работы сложно переоценить, поскольку именно в минимально подверженных негативному влиянию средах возмож-

но сохранение уникального генофонда гидробионтов, стремительно беднеющего в большинстве индустриально развитых регионов. Тем не менее, многие российские ООПТ в биологическом отношении остаются слабо изученными при всем том, что экосистемы на охраняемых территориях могут служить эталонами при исследовании различных биологических процессов и состояний водной биоты [Демиденко, 2019].

Национальный парк (НП) «Себежский» – характерный пример ООПТ, где рекреационный потенциал сочетается с богатыми возможностями для проведения научно-исследовательской работы в рамках изучения природных экосистем, и в частности, аборигенных ихтиоценозов. На площади порядка 50 020 га расположены 115 озёр, занимающих 15% от площади всей территории парка. В водоёмах НП, относящихся к бассейну р. Западная Двина, обитают около 30 видов рыб и 1 вид круглоротых, что говорит о высокой степени биоразнообразия для сравнительно небольшой территории в условиях умеренного климата [Александров, Курьянович, 2001]. На настоящий момент отсутствует системное исследование рыбных сообществ местных экосистем, и это обстоятельство предоставляет благодатную почву для научных изысканий.

Одним из ведущих направлений в современной ихтиологии стало изучение динамики численности популяций рыб, базирующееся на оценках плотности и биомассы отдельных возрастных групп вида и величине их смертности [Бивертон, Холт, 1969; Риккер, 1978; Бобырев, Криксунов, 1996; Данилов и др., 2020]. Количественные параметры динамики численности являются показателями и состояния вида в отдельно-

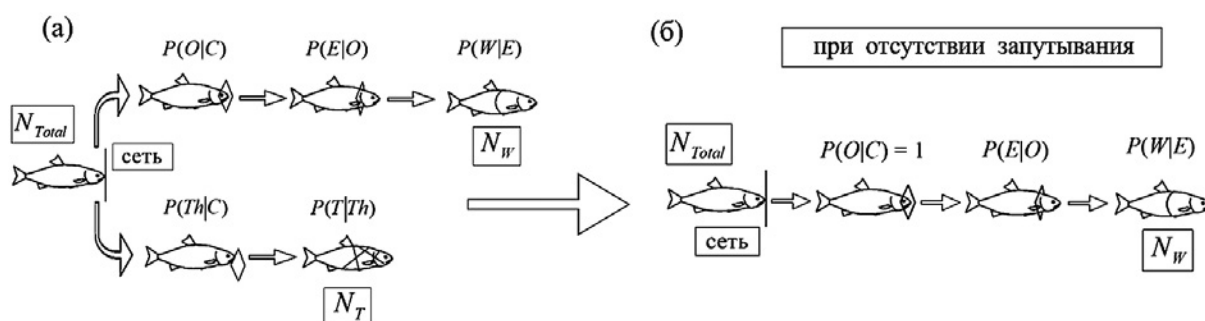
сти, и общего благосостояния водной биоты, поскольку в них находят своё отражение абсолютно все экосистемные процессы [Бигон и др., 1989; Одум, 1986]. Таким образом, на данную проблематику фокусируется большинство фундаментальных направлений ихтиологии, таких, как репродуктивная биология, трофодинамика, биология роста, промысловая и популяционная ихтиология, популяционная генетика, миграционное поведение, а также ряд частных экологических направлений [Никольский, 1974].

Текущая работа посвящена первичному анализу размерно-возрастной структуры и обилия фоновых видов ихтиоценоза одного из водоёмов НП «Себежский», оз. Озерявки, в условиях неравномерного распределения рыбы по водоёму. В основу анализа положены оценки, полученные с помощью метода расчёта плотности рыб на основе уловов жаберных сетей разного шага ячеи [Лобырев, 2008, 2013, 2015; Lobyrev, Hoffmann, 2018, 2022]. Метод записан в коде языка R и размещён на сайте <https://github.com/ItaiVR/Lobyrev-selectivity>.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ниже кратко изложен подход к оценке плотности рыб по уловам жаберных сетей. Пусть рыба данной длины касается сети данного шага ячеи. Взаимодействие рыбы с сетью, приводящее к её удержанию, представляет собой ступенчатый процесс, где каждый этап характеризуется собственной вероятностью (рис. 1).

Оценка плотности по алгоритму (а) на рис. 1 производится в случае, если объектом анализа является



**Рис. 1.** Алгоритмы расчёта плотности с учётом запутывания (а) и без запутывания (б) рыбы в сети;  $N_{Total}$  – общее количество рыбы, прикоснувшееся к сети;  $P(O|C)$  – вероятность попадания рыбы в ячею при касании;  $(Th|C)$  – вероятность попадания рта на нить при касании;  $(E|O)$  – вероятность захода в ячею;  $(W|E)$  – вероятность удержания в сети через объеживание;  $(T|Th)$  – вероятность удержания в сети через запутывание;  $N_W$  – количество объежившейся рыбы;  $N_T$  – количество запутавшейся рыбы (объяснение в тексте)

**Fig. 1.** Density calculation algorithms considering entanglement (a) and non-entanglement (b) of fish in the net;  $N_{Total}$  – the total number of fish contacting the net;  $P(O|C)$  – the probability of fish entering the mesh when contacting;  $(Th|C)$  – the probability of getting mouth on the thread when contacting;  $(E|O)$  – the probability of entering the mesh;  $(W|E)$  – the probability of being held in the net by enmeshing;  $(T|Th)$  – the probability of being held in the net by entanglement;  $N_W$  – the number of enmeshed fish;  $N_T$  – the number of tangled fish (explanation in the text)

хищная рыба с относительно большим конечным ртом и озубленными челюстями: определённая доля рыб при первом касании сети попадает на нить рта и запутывается в сети [Lobuyev, Hoffmann, 2018]. Если же улов представлен видами, имеющими относительно небольшой неозубленный рот (нижний, полунижний или верхний, как, например, у карповых и сиговых), вероятность попасть на нить рта практически нулевая, т. е.  $(Th|C) \approx 0$ ,  $(T|Th) \approx 0$ , и следовательно,  $P(O|C) \approx 1$ . В этом случае расчёт плотности производится по алгоритму (б), рис. 1, где расчёт вероятности  $(E|O)$  попадания в ячею идентичен таковому в алгоритме (а), тогда как подход к оценке вероятности  $(W|E)$  удержания в ячее принципиально иной.

Допустим, что ко всем сетям разной ячеи, выставленным в одном биотопе, за время лова подходит примерно одно и то же количество рыбы [Lobuyev, Hoffmann, 2018]. Морфометрической характеристикой, определяющей вероятность рыбы данного вида и размера не пройти сквозь ячею, является охват  $G_{\max}$  тела рыбы в наиболее широкой части (далее «максимальный охват»). Пусть  $4 \times \mu$  – периметр ячеи шага  $m$ ; тогда рыба удерживается в ячее при условии  $G_{\max} > 4 \times \mu$  и проходит сквозь ячею при  $G_{\max} \leq 4 \times \mu$  [Сечин, 1969]; данное условие рассматривается только для размерных/возрастных групп, теоретически имеющих ненулевую вероятность войти в улов сети данного шага ячеи. Допустим, что дисперсия значений  $G_{\max, l}$  для любой размерной группы  $l$  пропорциональна длине тела  $l$ , и пусть распределение средних значений максимальных охватов  $\bar{G}_{\max, l}$  всех размерных групп рыб данного вида в улове описывается линейной функцией:

$$\bar{G}_{\max, l} = a \times l - b, \quad (1)$$

где  $a$  и  $b$  – найденные из опыта параметры;  $l$  – размерный класс (рис. 7); вместо линейной может быть использована любая другая функция, адекватно описывающая распределение  $\bar{G}_{\max, l}$ . Также допустим, что верхняя  $G_{\max, upp}$  и нижняя  $G_{\max, low}$  границы размаха  $G_{\max, l}$  описываются той же функцией, что и распределение среднего  $\bar{G}_{\max, l}$ . Тогда, в соответствии с допущением о пропорциональности дисперсии  $G_{\max, l}$  длине  $l$  верхняя и нижняя границы размаха  $G_{\max}$  задаются функциями:

$$G_{\max, upp} = (a + b) \times l - b, \quad (2)$$

и

$$G_{\max, low} = (a - b) \times l - b, \quad (3)$$

где  $b$  – параметр, задающий размах (рис. 2). Вертикальные линии на графике ограничивают диапазо-

ны размерных групп R18, R25 и R30 в уловах сетей соответствующего шага ячеи – 18, 25 и 30 мм, а горизонтальные линии задают их периметры – 72, 100 и 120 мм соответственно. Отсюда, доля всех рыб, прошедших через данную ячею, оценивается как отношение площади прямоугольного треугольника к площади фигуры, ограниченной сверху и снизу кривыми функций (2) и (3), а справа и слева прямыми, задающими разброс длин в улове. Оценка параметра  $b$  производится путём подбора такой величины  $b$  (например, методом наименьших квадратов), чтобы количество рыб, подошедших к сети разного шага ячеи, было бы одинаковым; в этом случае область перекрытия двух смежных треугольников на рис. 2 будет иметь одну площадь. Согласно данным А.И. Трещева [1974], для удержания в ячее максимальный охват рыбы должен быть в среднем на 14% больше периметра ячеи вследствие эластичности тела рыбы, и в дальнейшем для расчёта вероятности  $(W|E)$  будет использована величина  $\bar{G}_{\max, l} \times 1,44$ ; данная величина также зависит от материала и качества узлов сетного полотна, а также способа посадки сети на огнива.

Вероятность  $P(E|O)$  рыбы зайти в ячею для алгоритмов (а) и (б) рассчитывается по единой формуле:

$$P(E|O) = 1 - \frac{2}{\pi} \times \arcsin\left(\frac{d}{\omega}\right), \quad (4)$$

где  $d$  – половина толщины тела рыбы в области касания ячеи жаберной крышкой;  $\omega$  – меньшая диагональ ромба ячеи. Распределение вероятностей  $P(E|O)$  хорошо аппроксимируется линейной функцией вида:

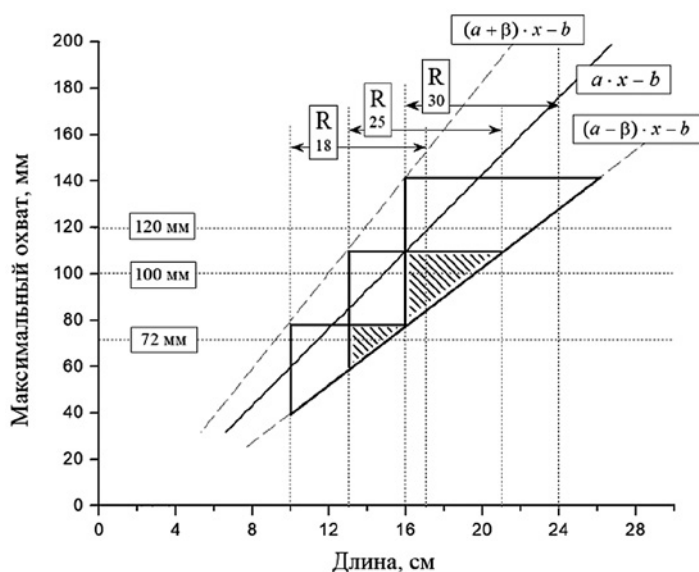
$$P(E|O) = a_1 - b_1 \times l, \quad (5)$$

где  $a_1$  и  $b_1$  – найденные опытным путём коэффициенты, а  $l$  – длина рыбы. Подобное упрощение правомерно, т. к. разложение  $\arcsin x$  в ряд Тейлора первого порядка равно  $x$ . Функция (5) убывает от 1 до 0, и ограничивается слева и справа минимальной и максимальной размерными группами, удержанными в сети путём объеживания.

Формула для оценки количества рыб  $N_{AP, l, \mu}^{(t)}$  размерной группы  $l$ , подошедших к сети ячеи  $\mu$  за время  $t$ , имеет следующий вид:

$$N_{AP, l, \mu}^{(t)} = \frac{N_{\lim, l, \mu} \times 0,63 \cdot e}{\bar{\tau}_{\mu}} \times t + \left( \frac{N_{l, \mu}^{(t)}}{P(E|O)_{l, \mu} \times P(W|E)_{l, \mu}} - N_{l, \mu}^{(t)} \right), \quad (6)$$

где  $N_{l, \mu}^{(t)}$  – количество рыбы размерного класса  $l$  в улове ячеи  $\mu$  (экз.), пойманной за время  $t$  (час);  $N_{\lim, l, \mu}$  – максимальное количество рыбы размера  $l$  в составе других размерных групп, которое данная сеть способна уловить в данных условиях;  $\bar{\tau}_{\mu}$  – время (с), за ко-



**Рис. 2.** Схема оценки доли рыб, прошедших через ячею 18, 25 и 30 мм; R18, R25 и R30 – диапазоны размерных групп в уловах сетей 18, 25 и 30 мм, 72, 100 и 120 мм – периметры ячеи 18, 25 и 30 мм; прямоугольными треугольниками отмечены количества прошедших через ячею каждого размера рыб (объяснение в тексте)

**Fig. 2.** Scheme for estimating the proportion of fish passing through the mesh of 18, 25 and 30 mm; R18, R25 and R30 – ranges of size groups in the catches of nets of 18, 25 and 30 mm, 72, 100 and 120 mm – the perimeters of the mesh of 18, 25 and 30 mm; rectangular triangles indicate the number of fish passing through the mesh of each size (explanation in the text)

торое не занятая рыбой площадь сети ячеи  $\mu$  уменьшается в  $e \approx 2,72$  раз;  $0,63 = 1 - \exp(-1)$ ;  $P(C|O)_{l,\mu}$ ,  $P(E|O)_{l,\mu}$  и  $P(W|E)_{l,\mu}$  – соответственно вероятности рыбы размера  $l$  зайти в ячею  $\mu$ , пройти сквозь неё и удержаться в ячее [Lobyrev, Hoffmann, 2022]. Данная формула позволяет оценить доли рыб на всех трёх этапах взаимодействия рыбы с жаберной сетью: рыб, удержанных в ячее, рыб, прошедших сквозь ячею, и рыб, отошедших от сети вследствие селективности и насыщаемости.

$$P(E|O) = 1 - \frac{2}{\pi} \times \arcsin\left(\frac{d}{\omega}\right), \quad (7)$$

где  $d$  – половина толщины тела рыбы в области касания ячеи жаберной крышкой, а  $\omega$  – меньшая диагональ ромба ячеи. Распределение вероятностей  $P(E|O)$  с хорошей точностью находится аппроксимацией опытных значений линейной функцией вида  $a - b \times l$ , где  $a$  и  $b$  – опытным путём полученные коэффициенты, а  $l$  – длина рыбы. Наконец, функция для вероятности  $P(W|E)$  рыбы войти в улов при объёмеивании имеет следующий вид:

$$P(W|O) = \frac{N_{T_{1,14} \times G_{\max} > 4\mu}}{N_{T_{1,14} \times G_{\max} > 4\mu} + N_{T_{1,14} \times G_{\max} \leq 4\mu}}, \quad (8)$$

где  $N_{T_{1,14} \times G_{\max} > 4\mu}$  и  $N_{T_{1,14} \times G_{\max} \leq 4\mu}$  – количество рыбы данной размерной группы с максимальным охватом тела  $G_{\max}$ , большим и меньшим периметра ячеи соответственно.

Параметр  $N_{\text{lim}}$  функции (6) находится путём разового выставления сети на максимально возмож-

ное время, пока она полностью не заполнится рыбой. Параметр  $\tilde{\tau}$  есть время, за которое не занятая рыбой площадь сети уменьшается в  $e \approx 2,72$  раз при условии, что за каждый отрезок времени к сети в среднем подходит примерно одно и то же количество рыбы. Параметр  $\tilde{\tau}$  выражается из следующей функции, описывающей насыщение сети рыбой:

$$Q_t = N_{\text{lim}} \times \left(1 - \exp\left(\frac{-1}{\tilde{\tau}} t\right)\right), \quad (9)$$

где  $Q_t$  – улов сети данной длины и шага ячеи, полученный за время  $t$ . Завершающим этапом является оценка плотности  $N_{D,l}$  размерной группы  $l$  в зоне облова:

$$N_{D,l} = \frac{N_{AP,l,\mu}^{(t)}}{P(A_F)_l \times V_F}, \quad (10)$$

где  $P(A_F)_l$  – усреднённая по всей зоне облова вероятность подхода к сети рыбы длины  $l$ :

$$P(A_F)_l = \frac{P(x_0, y_0) \cdot \frac{L}{2} \rho}{\frac{L}{2} \rho + \frac{\pi \rho^2}{4}} + \frac{P(x_0, y_0) \cdot \frac{\pi \rho^2}{4}}{\frac{L}{2} \rho + \frac{\pi \rho^2}{4}}, \quad (11)$$

где  $L$  – длина сети в метрах;  $\rho$  – максимальное расстояние (в метрах), на которое сместится рыба длины  $l$  за время застоя сети при условии ненаправленного перемещения, оцениваемое как:

$$\rho = (v \cdot (t \cdot 3600 \cdot \tau)^{0,5}) / 100, \quad (12)$$

где  $v$  – скорость движения рыбы (м/с);  $t$  – время лова (час);  $\tau$  – период изменения направления прямоли-

нейного движения (с); 3600 – количество секунд в часе; 100 – показатель, переводящий сантиметры в метры. Далее, параметр  $V_F$  функции (10) есть объём зоны облова:

$$V_F = (2 \times L \times \rho + \pi \times \rho^2) \cdot H, \quad (13)$$

где  $H$  – высота сети (м);  $L$  – длина сети (м). Наконец, в формуле (11) вероятность  $\tilde{P}(x_0, y_0)$  для рыбы подойти к сети, находясь в любой точке зоны облова, равна:

$$\tilde{P}(x_0, y_0) = \frac{\sum_{i=1}^n \left( \frac{\theta}{2\pi} \cdot \frac{2}{\sqrt{2\pi}} \int_{\frac{r}{\sqrt{t}}}^{\infty} \exp\left(-\frac{x^2}{2}\right) dx \right)}{n}, \quad (14)$$

где  $\theta$  – угол, под которым рыба «видит» сеть [Кушнаренко, Лугарев, 1985];  $r$  – кратчайшее расстояние от

точки начального положения рыбы в зоне облова до сети;  $t$  – время облова;  $n$  – количество точек разбиения зоны облова (рис. 3).

В связи с тем, что расчёты вероятности  $\bar{P}(A_F)$  весьма трудоёмкие, в программе MATLAB 7.5.0 построена номограмма для её оценки при различных значениях  $\rho$  и длины сети  $L$  (рис. 4). Распределение  $\bar{P}(A_F)$  хорошо описывается экспоненциальной функцией вида:

$$\bar{P}(A_F) = A \times \exp\left(-\frac{\rho}{B}\right), \quad R = 0,99, \quad (15)$$

где  $A$  и  $B$  опытно найденные параметры. Таким образом,  $\bar{P}(A_F)$  можно оценить, подставляя в функцию (15) величину  $\rho$  и величины  $A$  и  $B$  для конкретной длины сети.

После расчёта значения  $N_{AP-L, \mu}^{(t)}$  необходимо найти среднее количество  $\bar{N}_{AP-L}^{(t)}$  рыбы размера  $l$ , подошедшей к любой из используемых сетей:

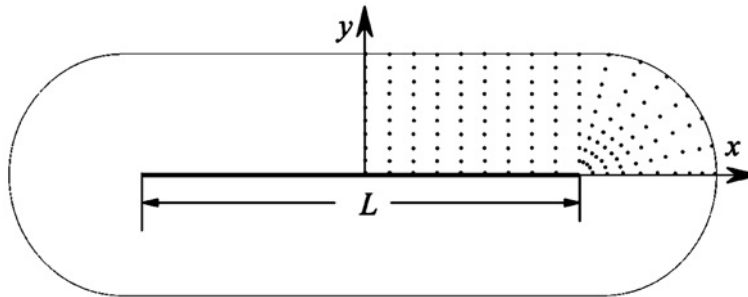


Рис. 3. Схема зоны облова жаберной сети, для совокупности точек в верхней правой четверти вычисляется средняя вероятность  $P(A_F)$  по формуле (11);  $L$  – длина сети

Fig. 3. A top-down view of the fishing volume with a quarter of the area divided into discrete cells to estimate  $P(A_F)$  probability (eq. 11);  $L$  – gillnet length

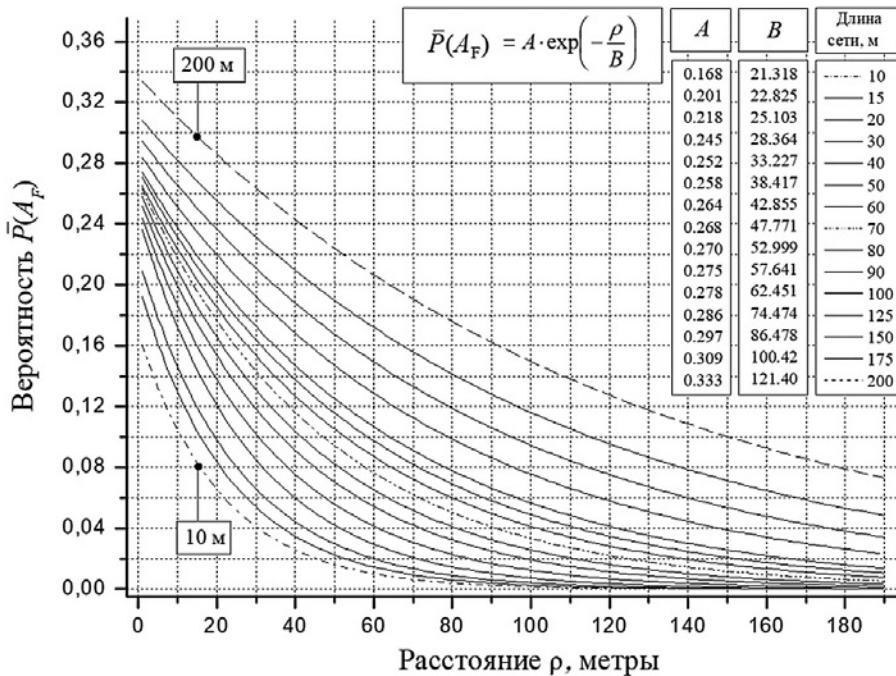


Рис. 4. Номограмма для оценки вероятности  $\bar{P}(A_F)$  подхода рыбы к сети при различных значениях  $\rho$  и  $L$

Fig. 4. A nomogram for estimation of  $\bar{P}(A_F)$  probability using a different  $\rho$  and  $L$  values

$$\bar{N}_{AP-l}^{(t)} = \frac{\sum_{\mu=1}^n N_{AP-l,\mu}^{(t)}}{n}, \quad (16)$$

где  $n$  – количество сетей разной ячеи. Если все сети одного размера, для номограммы берётся длина одной сети; в противном случае необходимо нормировать улов на усилие. Наконец, искомая оценка плотности по формуле (10) находится через минимизацию величины коэффициента  $b$  по следующей функции:

$$f(\beta) = \frac{\sum \sigma_l^2}{\sum \bar{N}_{AP-l,\mu}^{(t)}} \rightarrow \min, \quad (17)$$

где  $\sigma^2 l$  – дисперсия средних длин одних и тех же размерных групп в сетях разного шага ячеи, а  $\bar{N}_{AP-l,\mu}^{(t)}$  оценивается по формуле (6); суммирование проходит по всем размерным группам, представленным в уловах сетей разной ячеи.

Лов ставными жаберными сетями проводился ежедневно с 3-го по 7-е мая 2022 г. на одном из озёр озёрной системы Озерявки территории национального парка «Себежский» (рис. 5). Озеро с координатами 56°19' с. ш., 28°49' в. д. представляет собой эвтрофный мелководный водоём площадью около 0,34 км<sup>2</sup>, средней глубиной порядка 3,0 м и максимальной до 6,0 м (площадь акватории с глубинами 4,6–6,0 м менее 5% от площади зеркала); более 95% всей бере-

говой линии покрыто тростником (род *Phragmites*). Озеро является проточным – скорость течения в центральной части около 1,0 см/с.; в центре расположен остров площадью 0,38 га.

Для сбора материала использовались одностенные жаберные сети шага ячеи 18, 25, 30, 40, 55, 60 и 65 мм. Длина сетей ячеи 18, 25 и 30 мм по 15 м (по 2 сети каждой ячеи), высота 1,8 м; длина сетей ячеи 40, 55, 60 и 65 мм по 60 м, высота 1,5 м. Всего проведено 10 сетепостановок по различным трансектам акватории с учётом охвата всей биотопической неоднородности водоёма, т. е. сети разного шага ячеи выставлялись на всех глубинах и на различной удалённости от берега. Сети ставились вечером и проверялись утром, продолжительность лова в среднем 12 часов. Параллельно с сетными обловами велась подводная видеосъёмка в протоке на глубине 0,7 м, соединяющей два смежных озера выше по течению, лов угревой сетью (трёхстенная капроновая сеть ячеи 22 мм, высотой 1,7 м и длиной 20 м) ниже по течению в протоке, соединяющей оз. Озерявки с оз. Нечерицей, и ночной лов ловушкой (сежей) в протоке, соединяющей оз. Глубочица с оз. Белое (точка 56°23' с. ш., 28°44' в. д.) (рис. 5). Лов осуществлялся на основании разрешения, выданного Министерством природных ресурсов и экологии РФ.

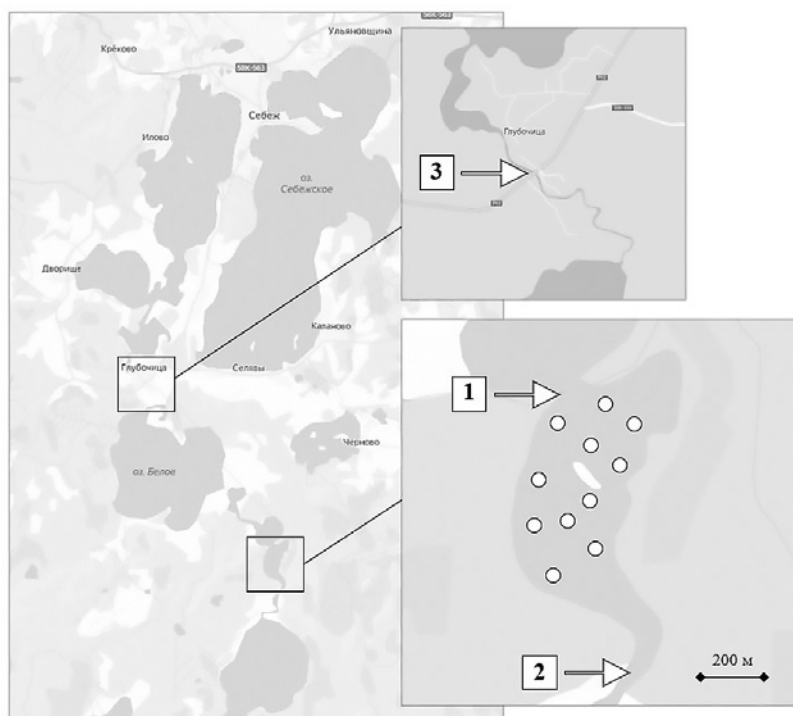


Рис. 5. Карта-схема района исследования, кружками отмечены станции отбора проб; точка 1 – видеосъёмка; точка 2 – лов угревой сетью; точка 3 – лов ловушкой

Fig. 5. Map of the research area, the sampling stations are marked with circles; point 1 – video shooting, point 2 – fishing with an eel net, point 3 – fishing by a trap

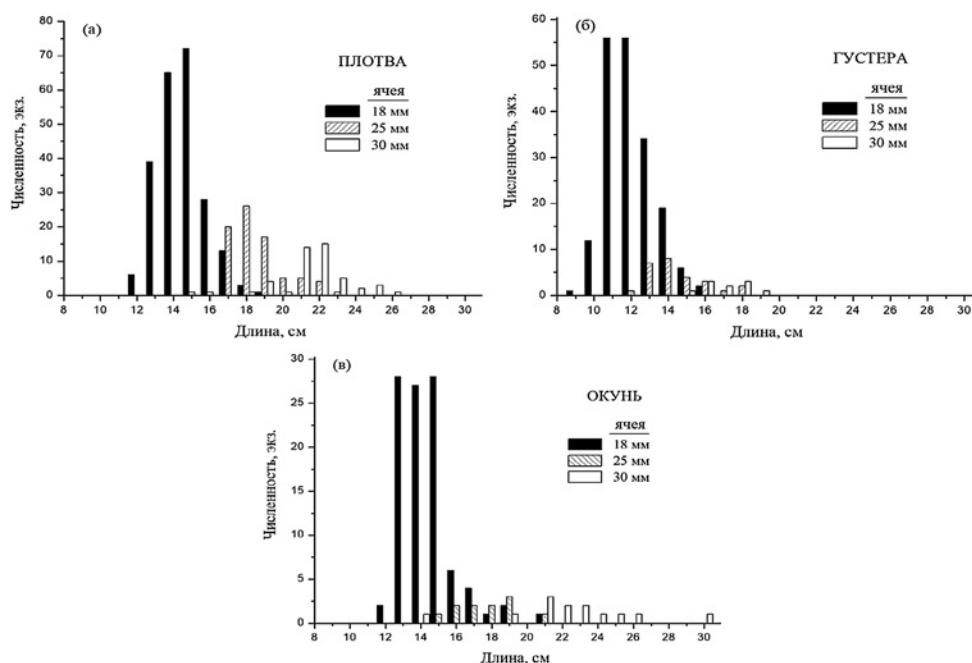
Суммарная выборка представлена 767 экз. рыб, относящихся к восьми видам: плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758) – 361 экз., густера *Blicca bjoerkna* (L., 1758) – 214 экз., окунь *Perca fluviatilis* (L., 1758) – 132 экз., ёрш *Gymnocephalus cernuus* (L., 1758) – 39 экз., краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) – 10 экз., лещ *Abramis brama* (L., 1758.) – 6 экз., щука *Esox lucius*

(L., 1758) – 4 экз., линь *Tinca tinca* (L., 1758) – 1 экз. Улов сетей с ячейей 18, 20 и 25 мм составляет 97% от общего улова всеми сетями, на долю плотвы, густеры и окуня приходится 92% от численности всех видов. Размерно-возрастная структура трёх видов в выборке представлена в табл. 1, кривые уловов трёх видов приведены на рис. 6 (а–в). Уловы сетей с ячейей 40, 55,

**Таблица 1.** Размерно-возрастной состав плотвы, густеры и окуня в уловах сетей ячейей 18, 25 и 30 мм  
**Table 1.** Length-age composition of roach, white bream and perch in catches of mesh size of 18, 25 and 30 mm

Возраст, год	Плотва	Плотва, % в улове	Густера	Густера, % в улове	Окунь	Окунь, % в улове
3	–	–	$\frac{8,9-13,9}{11,6}$	49	–	–
4	$\frac{12,3-17,6}{14,3}$	40	$\frac{10,2-15,0}{12,3}$	21	$\frac{11,8-15,7}{13,8}$	36
5	$\frac{12,1-18,5}{15,4}$	22	$\frac{11,4-16,3}{13,3}$	12	$\frac{12,4-18,2}{14,9}$	27
6	$\frac{12,4-21,7}{17,2}$	15	$\frac{12,4-17,1}{13,7}$	9	$\frac{13,1-20,0}{15,8}$	15
7	$\frac{16,2-23,3}{19,7}$	10	$\frac{13,3-17,5}{15,0}$	6	$\frac{15,2-22,6}{18,5}$	11
8	$\frac{17,4-25,0}{20,7}$	8	$\frac{15,8-18,4}{17,0}$	2	$\frac{17,2-27,0}{22,5}$	7
9	$\frac{19,2-25,8}{22,5}$	4	$\frac{16,2-18,3}{17,1}$	1	$\frac{24,8-31,7}{30,0}$	4
10	$\frac{19,4-26,4}{23,0}$	1	–	–	–	–
Сумма, экз.	361	100	214	100	132	100

*Примечание.* Над чертой: длина рыбы, min–max (см); под чертой: средняя длина (см) и доля данного возраста от общей численности в улове (в скобках).



**Рис. 6 (а–в).** Кривые уловов плотвы, густеры и окуня в сетях ячейей 18, 25 и 30 мм  
**Fig. 6 (а–b).** Catch curves of roach, white bream and perch in mesh nets of 18, 25 and 30 mm

60 и 65 мм представлены в сумме 4 экз. окуня ср. длины 26 см, 4 экз. плотвы ср. длины 27 см и щукой дл. 38 см; ввиду небольшого объёма уловы данных сетей в анализ не включены.

Первичный анализ материала включал в себя определение вида, измерение максимального охвата, длины (по Смуту) и массы тела; бралась чешуя для оценки возраста. Строго фиксировалась принадлежность данной выборки к конкретному участку водоёма. Также проанализирован видеоматериал на предмет оценки видового состава, численности рыбы и её перемещения.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерно-возрастной состав плотвы, густеры и окуня из уловов представлен в табл. 1.

Расчёт плотности выполнен для плотвы и окуня по уловам сетей ячеи 18, 25 и 30 мм, для густеры по уловам сетей 18 и 25 мм, т. к. выборка из сети 30 мм здесь непредставительная. Распределение значений вероятности захода в ячейку  $P(E|O)$  в диапазоне наблюденных размерных групп описывается следующими линейными функциями: для плотвы  $2,23 - 0,11 \times l$ ,  $2,00 - 0,08 \times l$  и  $2,70 - 0,10 \times l$  для сетей ячеи 18, 25 и 30 мм соответственно; для густеры  $1,99 - 0,12 \times l$ ,  $2,66 - 0,14 \times l$  и  $2,70 - 0,10 \times l$  для сетей ячеи 18 и 25 мм; для окуня  $1,92 - 0,08 \times l$ ,  $2,29 - 0,09 \times l$  и  $2,00 - 0,10 \times l$  для сетей ячеи 18, 25 и 30 мм (здесь и далее  $l$  – размерный класс). Распределение средних значений максимальных охватов  $G_{\max, l}$  плотвы, густеры и окуня хорошо аппроксимируется линейной функцией: для плотвы  $8,51 \times l - 24,00$  ( $R = 0,98$ ) (рис. 7), для густеры  $7,91 \times l + 8,90$  ( $R = 0,83$ ) и для окуня  $7,80 \times l - 19,81$

( $R = 0,99$ ). Величина параметра  $\beta$ , рассчитанная по функции (17), составляет 0,7 для плотвы, 0,7 для густеры и 0,9 для окуня; «кучность» значений  $\beta$  является хорошим показателем достоверности.

Предельное количество рыб  $N_{\lim}$  данного вида в составе улова всех видов составляет: для плотвы 39, 18 и 16 экз. для сетей 18, 25 и 30 мм; для густеры 22 и 15 экз. для сетей 18 и 25 мм; для окуня 15, 7 и 5 экз. для сетей 18, 25 и 30 мм. Параметр  $\tau$ , выраженный из функции (9), имеет следующие величины: для плотвы 14, 20 и 32 часа для сетей 18, 25 и 30 мм; для густеры 6 и 60 часов для сетей 18 и 25 мм; для окуня 11, 70 и 40 часов. Для оценки смещения  $\rho$  для всех видов используется средняя скорость движения, равная 1,0 длины тела в секунду, и величина параметра  $\tau$ , равная 1,0 секунде. [Persson, 1986; Borgström, 1989; Dijk et al., 2002], откуда среднее значение  $g$  для трёх видов составляет 34 м ( $SD = 3$  м). Отсюда, средний объём облова  $V_F$  для трёх видов, рассчитанный по формуле (13), равен  $8840 \text{ м}^3$  ( $SD = 1263 \text{ м}^3$ ).

На основании данных оценок получены следующие величины плотности: для плотвы  $0,23 \text{ экз./м}^3$  для диапазона размерных групп 12–25 см; для густеры  $0,18 \text{ экз./м}^3$  для диапазона размерных групп 9–18 см; для окуня  $0,11 \text{ экз./м}^3$  для диапазона размерных групп 12–23 см; в дальнейшем на основании частот размерных групп каждого возрастного класса плотности для размерных групп были переведены в плотности для возрастных классов (рис. 8). Распределение численности возрастных групп каждого вида оценивалось путём аппроксимации расчётных значений плотности экспоненциальной функцией выживания Баранова [Баранов, 1971]:

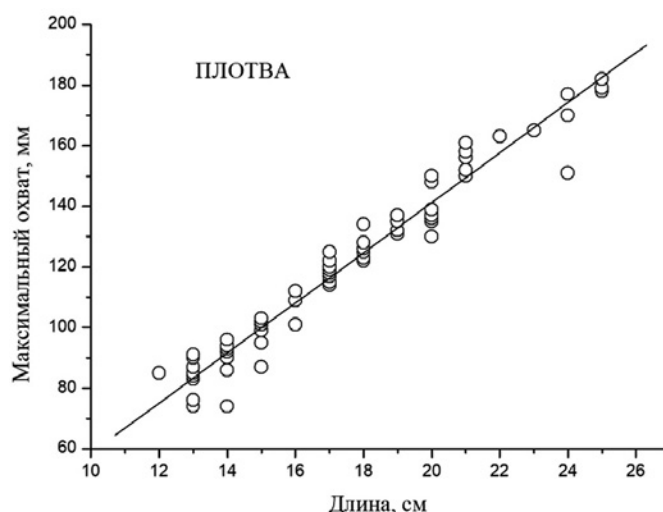


Рис. 7. Распределение средних значений максимальных охватов для диапазона размерных групп плотвы, наблюденных в улове

Fig. 7. Distribution of average values of maximum girths for a range of size groups of roach observed in the catch



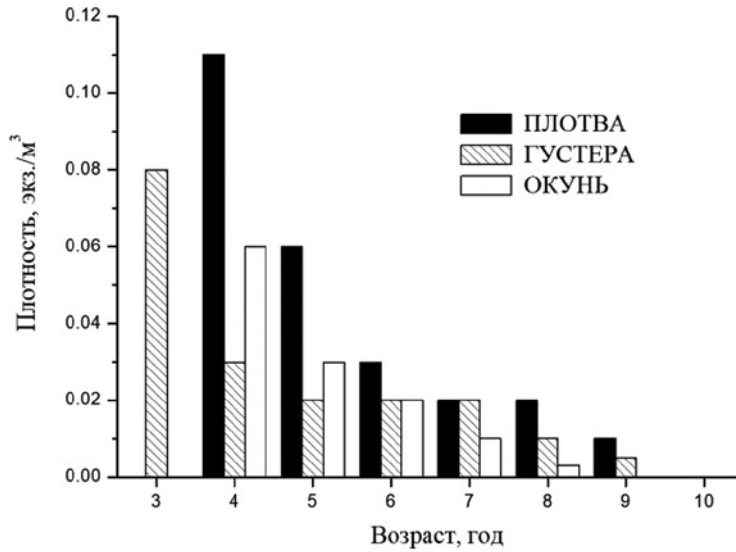


Рис. 8. Плотность различных возрастных групп трёх видов  
 Fig. 8. Density of different age groups of three species

$$N_t = N_0 \times \exp(-Z \times t), \quad (18)$$

$$N_{[i;j]} = N_0 \times \int_i^j \exp(-Z \times t) dt, \quad (19)$$

где  $N_t$  – численность в возрасте  $t$  (экз./м<sup>3</sup>),  $N_0$  – начальная численность (экз./м<sup>3</sup>) и  $Z$  – мгновенный коэффициент общей смертности (год<sup>-1</sup>) (рис. 9). Аппроксимация проведена программе STATISTICA 10, вкладка «Расширенные линейные/нелинейные модели/Нелинейное оценивание». Параметры функции Баранова имеют следующие величины: для плотвы  $N_0 = 1,20$  экз./м<sup>3</sup> и  $Z = 0,59$  год<sup>-1</sup> ( $R = 0,96$ ); для густеры  $N_0 = 0,32$  экз./м<sup>3</sup> и  $Z = 0,51$  год<sup>-1</sup> ( $R = 0,98$ ); для окуня  $N_0 = 1,00$  экз./м<sup>3</sup> и  $Z = 0,71$  год<sup>-1</sup> ( $R = 0,99$ ).

где  $i$  и  $j$  – начальная и конечная возрастные группы (год); начальный возраст принят равным 0, конечный 15 лет, что можно считать предельным возрастом. Таким образом, интегральная плотность популяций данных видов без учёта личиночных стадий составляет: для плотвы 2,7 экз./м<sup>3</sup>, для густеры 0,9 экз./м<sup>3</sup> и для окуня 2,0 экз./м<sup>3</sup>.

Интегральная численность популяции  $N_{[i;j]}$  для любого диапазона возрастных групп вычисляется по следующей формуле [Бивертон, Холт, 1969]:

Для трёх видов оценена средняя масса  $\bar{W}_t$  каждой возрастной группы в пределах интервала наблюдаемых размерных групп; для остальных возрастных групп средняя масса оценивалась путём экстраполяции, выполненной на основании аппроксимации

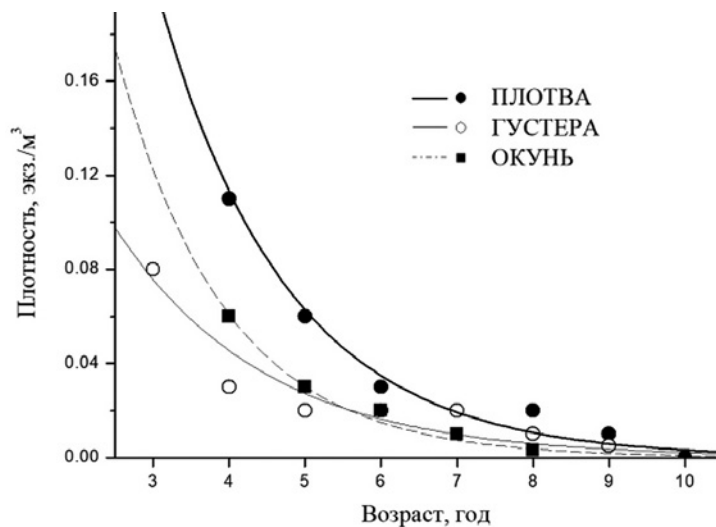


Рис. 9. Экспоненциальные кривые выживания Баранова, описывающие динамику численности возрастных групп трёх видов  
 Fig. 9. Baranov exponential curves describing the dynamics of the number of age groups of three species

в STATISTICA 10 («Нелинейное оценивание») оценочных средних масс степенной функцией вида:

$$\bar{W}_t = c \times t^d, \quad (20)$$

где  $t$  – возраст;  $c$  и  $d$  – параметры, найденные при аппроксимации:  $c=0,7$  и  $d=2,4$  для плотвы ( $R=0,97$ ),  $c=2,2$  и  $d=1,4$  для густеры ( $R=0,94$ ) и  $c=0,1$  и  $d=3,3$  для окуня ( $R=0,98$ ). Функция интегральной биомассы  $N_{[i;j]}$  (г/м<sup>3</sup>) имеет следующий вид [Бивертон, Холт, 1969]:

$$B_{[i;j]} = N_0 \times \int_i^j (\exp(-Z \times t) \times (c \times t^d)) dt, \quad (21)$$

где  $i$  и  $j$  – начальная и конечная возрастные группы (год). Для трёх видов при  $i=0$  и  $j=15$  интегральная биомасса равна: для плотвы 14,3 г/м<sup>3</sup>, для густеры 4,5 г/м<sup>3</sup>, для окуня 3,0 г/м<sup>3</sup>, всего 21,8 г/м<sup>3</sup>. Распределение биомассы трёх видов по возрастным группам представлено на рис. 10.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Фундаментальные популяционные закономерности одни и те же (с разной степенью выраженности) для всех водоёмов как минимум одной климатической зоны. Тем не менее, тестовые исследования популяционных процессов эффективны на водоёмах, имеющих сравнительно однородные условия по всей акватории и небольшие размеры; последнее обстоятельство позволяет с высокой вероятностью собрать репрезентативную выборку за относительно неболь-

шой промежуток времени [Слинкин, 2000]. К ключевым популяционным процессам относится, в частности, динамика численности видов в экосистеме, а также тесно связанные с ней трофические взаимодействия [Никольский, 1979]. Динамика численности определяется величиной смертности различных возрастных групп данного вида; в свою очередь, общая смертность есть результат хищничества, гибели вследствие старения или под влиянием факторов среды – в первом случае органическое вещество вовлекается в местную трофическую цепь, а в двух других перемещается в детрит с последующей минерализацией, если только до разложения организм не будет потреблён организмами высших трофических уровней [Ricker, 1945; Schneider, 1998]. В оз. Озерявки отсутствует промысел, по крайней мере, в масштабах, кардинально меняющих численность ихтиофауны; следовательно, смертность от естественных причин совместно с начальной численностью популяции являются здесь ключевыми показателями для оценки запаса. Кроме того, данное озеро связано через протоки с другими озёрами, и теоретически численность может меняться при выходе рыбы из озера или заходе в него.

В сбалансированной экосистеме значительная доля биомассы живых организмов вовлечена в трофические цепи, а доля погибших от иных причин относительно невелика [Одум, 1986]. Общая тенденция такова, что по мере естественного старения экоси-

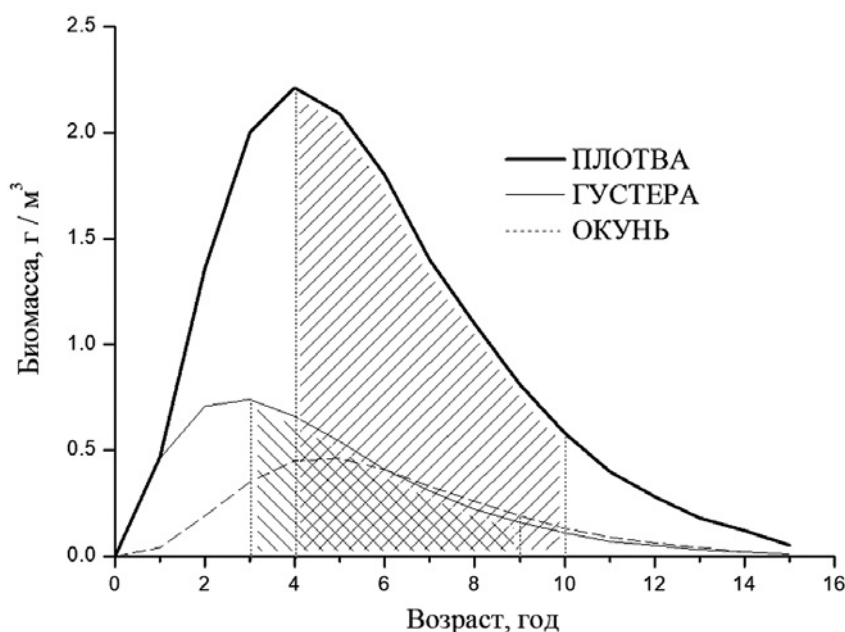


Рис. 10. Распределение биомассы плотвы, густеры и окуня по возрастным группам; штриховкой отмечены возрастные группы, наблюдаемые в улове

Fig. 10. Biomass distribution of roach, white bream and perch by age groups; hatching marks the age groups observed in the catch

стемы, т. е. по мере накопления в ней мёртвого органического вещества и увеличения продукции фитопланктона, в водоёме идёт: возрастание численности т. н. «сорных» видов рыб, имеющих более высокую экологическую валентность [Делицин, Делицина, 1998; Кулинич, 2011; Важов и др., 2017]; уменьшение численности видов, чувствительных к органическому загрязнению (например, сиговых) [Балкувене, 1989; Orban et al., 2006]; сдвиг равновесия в сторону уменьшения средних размеров особи [Русанов, 2016]. Исследуемый водоём является примером экосистемы, где основная доля биомассы ихтиофауны приходится на ядро, состоящее из небольшого количества видов с высокой нормой реакции, из чего можно сделать предположение об общем состоянии местной экосистемы, и в частности, о количественных вкладах в естественную смертность.

Проведём первичную оценку биомассы плотвы, густеры и окуня для всего озера. Допустим, что суммарная биомасса трёх видов,  $21,8 \text{ г/м}^3$ , распределена по водоёму равномерно. Тогда, в озере площадью  $0,34 \text{ км}^2$  со средней глубиной 3,0 м общая биомасса трёх видов составит  $0,34 \times 21,8 \times 3,0 = 22,2$  тонны или  $654 \text{ кг/га}$ , что, безусловно, является завышенной оценкой. Теперь проведём расчет биомассы с учётом неравномерности распределения рыбы по акватории, исходя из следующих обстоятельств. Как показала видеосъёмка совместно с визуальным наблюдением, молодь рыб до 6–8 см держится преимущественно в высокопродуктивной зоне тростника шириной около 3–4 м и средней глубиной 0,8 м. Далее, на основании анализа уловов из различных точек озера установлено, что порядка 80% плотвы, густеры и окуня менее 13–15 см держится в пределах 50–60 метров от линии тростника при средней глубине 1,5 м, и около 70% всех остальных размерных групп находятся в центральной части озера со средней глубиной 3,5 м. Следует подчеркнуть, что подобное распределение рыбы, вероятно, имеет сезонный характер, поэтому используется для оценки биомассы только на текущий момент времени.

В программе AxioVision 4.8.2 произведён расчёт площади соответствующих областей озера:  $33150 \text{ м}^2$  для зоны тростника,  $126170 \text{ м}^2$  для зоны 50–60 м,  $175970 \text{ м}^2$  для оставшейся части озера, что в пересчёте на объёмы равно  $26516 \text{ м}^3$ ,  $193747 \text{ м}^3$  и  $527905 \text{ м}^3$  соответственно. С учётом неоднородности распределения различных размерных/возрастных групп биомасса данных областей составляет  $6,3 \text{ г/м}^3$ ,  $11,2 \text{ г/м}^3$  и  $4,9 \text{ г/м}^3$  соответственно, откуда средневзвешенная (т. е. с учётом доли каждого объёма) биомасса трёх видов по всему озеру  $6,4 \text{ г/м}^3$  или, при средней глубине

3,0 м,  $193 \text{ кг/га}$ . Отсюда, биомасса плотвы  $128 \text{ кг/га}$ , густеры  $39 \text{ кг/га}$  и окуня  $26 \text{ кг/га}$ , что для эвтрофного озера является вполне правдоподобной, хотя и превышающей средний порог оценкой. Так, например, биомасса одной лишь плотвы в оз. Vesijärvi, Финляндия, оценена в  $300 \text{ кг/га}$  [Horppila, Kairesalo, 1990], биомасса преимущественно плотвы в оз. Enonselka, Финляндия,  $375 \text{ кг/га}$  [Olin et al., 2002], а биомасса окуня и плотвы в оз. Sövdebor, Швеция,  $7,1 \text{ г/м}^3$  и  $10,0 \text{ г/м}^3$  соответственно [Persson, Greenberg, 1990]. Необходимо принять во внимание и следующее обстоятельство. Оценка плотности, получаемая методами одного лишь прямого учёта (например, с использованием отцеживающего орудия определённого шага ячеи), всегда будет ниже своего истинного значения в силу того, что, начиная с определённого размера, рыбы будут проявляться. В настоящей же работе биомасса младших возрастных групп, доля которых в популяции весьма значительна, учтена с использованием теоретических подходов, широко применяемых в промысловой ихтиологии [Бивертон, Холт, 1969; Баранов, 1971; Риккер, 1979].

Не считая крупного окуня, численностью которого в первом приближении можно пренебречь, основным крупным хищником в озере является щука. Сделаем прикидочную оценку потребления щукой трёх видов, исходя из величины коэффициента  $Q/B$ , год<sup>-1</sup> («потребление/биомасса»), показывающего, какую долю жертвы относительно массы собственного тела в среднем потребляет в год хищник. Величина  $Q/B$  щуки по разным оценкам различна:  $1,86 \text{ год}^{-1}$  [Janjua, Gerdeaux, 2009],  $3,57 \text{ год}^{-1}$  [Kramer et al., 2019],  $2,43 \text{ год}^{-1}$  [Cremona et al., 2019]. Допустим, что отношение «масса щуки / масса трёх видов» в улове и в озере примерно одинаковое, что при условии репрезентативной выборки вполне допустимо (в действительности относительная масса щуки в озере должна быть выше, т. к. являясь хищником-засадчиком, она не совершает значительных перемещений по водоёму – следовательно, вероятность столкнуться с орудием лова меньше). Отношение массы щуки к массе трёх массовых видов в улове ( $3,21/24,33$ )  $\text{кг} = 0,13$ . Тогда, при средней из вышеприведённых величин  $Q/B$ ,  $2,62 \text{ год}^{-1}$ , масса потреблённой щукой жертвы при отсутствии избирательности питания составит  $129 \times 0,13 \times 2,62 \approx 44 \text{ кг/га-год}$ , что является частью *продукции* популяций трёх видов [Винберг, 1968; Christensen, Walters, 2004]. Отсюда,  $129 - 44 = 85 \text{ кг/га}$  массовых видов не попадают под пресс хищничества, т. е. на смертность от хищничества щуки приходится  $44/129 \approx 0,34$  от всей смертности в экосистеме. В оставшиеся  $85 \text{ кг/га}$  входит собственно *биомасса* –

масса особей популяции, остающаяся в экосистеме условно постоянной, и дающая *продукцию*, а также часть продукции, не включённой в трофическую цепь [Винберг, 1968; Криксунов и др., 2010]. Судьба этой «избыточной» продукции известна, однако её доли, распределяющиеся по различным путям, зависят от конкретных условий: часть этой продукции после распада включается в детритную пищевую цепь, часть минерализуется и переходит в продукцию фитопланктона [Одум, 1986; Науменко и др., 2012; Golubkov et al., 2018], часть накапливается в виде иловых отложений и часть потребляется организмами высших трофических уровней ещё до разложения, что можно считать аналогом прямого включения в трофическую цепь [Ricker, 1945; Schneider, 1998]. Нужно отметить, что оценка смертности рассчитана без учёта, например, того факта, что мелкий окунь, масса которого в озере по грубым оценкам около 14% от массы всех видов, достаточно быстро переходит на питание молодью как других видов, так и своей собственной [Меншуткин, 1971; Brabrand, 1995; Persson, 2002], и смертность младших возрастных групп от подобного хищничества может быть ощутимой. Однако приблизительную оценку этой элиминации на данном этапе сделать сложно в силу нехватки эмпирических данных.

В начале обсуждения был затронут вопрос о возможных миграциях рыбы из озера или в озеро. Безусловно, для установления факта миграций (а также их масштабов и характера, если они существуют) необходимы более глубокие исследования; тем не менее, определённые предположения можно выдвинуть и сейчас. Подводная видеосъёмка показала, что рыба через протоку шириной около 5 м и глубиной около 1 м (рис. 5, точка 1) в дневное время не перемещается, что также отмечено при наблюдении с мостков, перекинутых через протоку. Одновременно с этим улов угревой сетью, имеющей очень высокую уловистость, в протоке шириной 20 м и глубиной около 1,5 м ниже по течению (рис. 5, точка 2) показал отсутствие ходовой рыбы. Наконец, ночной лов сежей в протоке, соединяющей оз. Глыбочно с оз. Белым, принёс улов, состоящий из 2 экз. налима, 5 ерша, 12 плотвы, 6 густеры и 8 окуня (вся рыба меньше 10 см), и одного угря *Anguilla anguilla* (L.) массой 2,1 кг. Таким образом, низкая численность рыбы в улове может свидетельствовать об отсутствии миграций на период сбора данных.

То обстоятельство, что за достаточно короткий промежуток времени миграции не выявлены, ещё не является доказательством их принципиального отсутствия, однако допущение о возможности миграций должно быть обосновано с точки зрения факторов, её

стимулирующих, а также «окупаемости» энергетических затрат на этот процесс. Например, рыбе энергетически не выгодно мигрировать для нереста в соседнее озеро, если в собственном имеются подходящие нерестовые площади; кроме того, «знать» об условиях в соседнем озере организм не может. В частности, с высокой долей вероятности можно утверждать, что массовые виды в оз. Озерявки имеют местное происхождение — в уловах отмечены текущие самцы и самки окуня и плотвы, а по данным подводной видеосъёмки около 80% всей молоди представлено густерой.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологическое исследование даже в небольшой сфере может развиваться по разным сценариям в зависимости от взгляда на проблему, от полноты данных, глубины анализа и от актуальности формулируемых задач. Хотя в текущей работе затронута лишь одна грань экосистемного анализа, она (работа) частично обозначает векторы потенциальных направлений в исследовании ихтиоценозов национального парка «Себежский». Как известно, преимущественно на ранних стадиях формируется численность репродуктивной части популяции [Монастырский, 1952]. Смертность младших возрастных групп трёх видов в работе не детализирована, и дальнейшие исследования могут показать, является ли мелкий окунь основной причиной смертности ранней молоди от хищничества [Конобеева и др., 1980; Бобырев, 2013; Волкова, 2017]. Оценить величину этой смертности можно, например, через совместный анализ роста окуня, его рациона и величины  $Q/B$ . В перспективе величина этой смертности позволит уточнить продукцию фоновых видов, вовлечённую в трофическую сеть, а следовательно, и «избыточную» продукцию, идущую в детрит, что в совокупности с оценками продукции фитопланктона даст возможность рассчитать скорость естественной эвтрофикации водоёма. Наконец, оценки численности и биомассы основных трофических групп и их продукционные коэффициенты позволят реализовать перспективное направление, связанное с построением трофодинамической балансовой модели водного сообщества, например, при помощи программы «Ecopath with Ecosim» [Christensen, Walters, 2004; Stroganov et al., 2015].

В заключение следует отметить, что большинство популяционных исследований оперирует оценками плотности и биомассы, и в этой связи метод расчёта плотности рыб по уловам жаберных сетей может стать важным инструментом для получения таких оценок [Шибяев, Соколов, 2014]. Существует множество водоёмов и участков водоёмов, где невозможно ис-

пользовать отцеживающие орудия лова; в таких местах лов осуществляется преимущественно жаберными сетями — орудием лова, относительно дешёвым по себестоимости и эксплуатации, простым в применении и удобным в транспортировке. Представленный в работе метод обоснован, несложен в использовании и включает небольшое число легко измеряемых параметров; основой для него служат данные первичного биологического анализа рыб из сетных уловов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность директору НП «Себежский» Подопрёкиной Надежде Николаевне за всестороннюю поддержку исследований и Тиханову Виталию за помощь в организации быта и сбора материала, а также всем инспекторам и сотрудникам НП «Себежский», учувствовавшим в полевых работах.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы были соблюдены.

### Финансирование

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ 20–04–00572 2020 года.

### ЛИТЕРАТУРА

- Александров Ю. В., Курьянович В. И. 2001. Миноги (Petrozoniidae, Cyclostomata) и рыбы (Pisces) // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 4. С. 199–204.
- Баранов Ф. И. 1971. Избранные труды. Теория рыболовства. Т. 3. М.: Пищевая пром-ть, 303 с.
- Балкувене Г. Ф. 1989. Особенности экологии плотвы в озёрах Литвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 20 с.
- Бивертон Р., Холт С. 1969. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищевая пром-ть, 248 с.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. В 2-х т. М.: Мир, т. 2, 477 с. (Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 p.)
- Бобырев А. Е. 2013. К вопросу о формировании экологических группировок в популяциях речного окуня *Perca fluviatilis* // Вопросы ихтиологии. Т. 53. Вып. 6. С. 699–706.
- Бобырев А. Е., Криксунов Е. А. 1996. Математическое моделирование динамики популяций рыб с переменным темпом пополнения. М.: Наука, 130 с.
- Важов В. М., Черемисин А. А., Яськов М. И., Фефелова А. Ю. 2017. Озеро Манжерокское: состояние и перспективы // Современные тенденции развития науки и технологий. № 2(1). С. 84–88.
- Винберг Г. Г. 1968. Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа. 245 с.
- Волкова А. В. 2017. Сравнительная характеристика питания речного окуня (*Perca fluviatilis*) в водоёмах азово-черноморского бассейна // Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования. Всеросс. науч.-практ. конф. Симферополь: ООО «Изд-во Типография «Ариал». С. 324–329
- Данилов М. Б., Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Шереметьев А. Д., Мельник М. М., Северин С. О., Васильев П. В., Чистов С. В. 2020. Динамика популяций леща *Abramis brama* Псковско-Чудского озера // Вопросы ихтиологии. Т. 60. Вып. 4. С. 426–441.
- Делицын В. В., Делицына Л. Ф. 1998. Борьба с распространением малоценных и сорных рыб — один из методов рационального рыбного хозяйства // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. Воронеж: Изд-во Университета «Веневитиново». С. 9–13.
- Демиденко Г. А. 2019. Рекреационное природопользование. Красноярск: Красноярский ГАУ. 281 с.
- Ефимова Л. Е., Турская Е. В., Повалишников Е. С., Ломова Д. В., Кораблева О. В. 2014. Сезонные изменения гидрологических и гидрохимических показателей в озёрах Керженского заповедника по результатам исследований 2012–2013 гг. // Труды ГПБЗ «Керженский». Т. 6. С. 65–80.
- Конобеева В. К., Конобеев А. Г., Поддубный А. Г. 1980. О механизме образования скоплений молоди окуня *Perca fluviatilis* L. в открытой части водохранилищ озёрного типа (на примере Рыбинского водохранилища) // Вопросы ихтиологии. Т. 20. Вып. 2. С. 258–271.
- Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А. 2010. Обеспеченность ресурсами и её роль в развитии инновационных процессов // Журнал общей биологии. Т. 71. № 5. С. 436–451.
- Кулинич О. А. 2011. Биологическая технология борьбы с эвтрофикацией закрытых и слабопроточных водоёмов // Чистая вода: проблемы и решения. Вып. 3(4). С. 58–62.
- Кушнарченко А. И., Лугарев Е. С. 1985. Оценка численности рыб по уловам пассивными орудиями // Информационное и математическое обеспечение исследований сырьевой базы. М.: Изд-во ВНИРО. С. 113–121.
- Лобырев Ф. С. 2008. Оценивание численности рыб на основе моделирования работы жаберных сетей. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 22 с.
- Лобырев Ф. С., Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А. 2013. О математическом описании селективности жаберных сетей // Вопросы рыболовства. Т. 14. Вып. 3. С. 527–541.
- Лобырев Ф. С., Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А. 2015. Модель селективности жаберных сетей с учётом объежившихся и запутавшихся рыб // Вопросы рыболовства. Т. 16. Вып. 2. С. 250–262.
- Меншуткин В. В. 1971. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука. 196 с.

- Монастырский Г.Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб // Труды ВНИРО. Т. 21. С. 3–156.
- Науменко Е.Н., Хлопников М.М., Рудинская Л.В. 2012. Потoki энергии в экосистеме Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря // Журнал СФУ. Биология. Т. 2. С. 184–202.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая пром-сть, 448 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. М.: Мир, Т. 2, 376 с.
- Риккер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая пром-ть, 408 с.
- Русанов Г.Г. 2016. Экологические проблемы Кольванского озера и его окрестностей // Известия алтайского отделения РГО. Вып. 2. С. 56–64.
- Сечин Ю.Т. 1969. Математическая модель кривой относительной уловистости жаберных сетей // Рыбное хозяйство. Вып. 9. С. 56–58.
- Слинкин Н.П. 2000. Облов малых озёр // Рыбоводство и рыболовство. Вып. 4. С. 26–27.
- Снитыко Л.В. 2008. Планктонные водоросли пресноводного озера Большой Ишкуль Ильменского заповедника // Вестник ЧелГУ. Вып. 17. С. 139–141.
- Трещев А.И. 1974. Научные основы селективного рыболовства. М.: Пищевая пром-ть, 446 с.
- Шибяев С.В., Соколов А.В. 2014. Метод анализа ихтиоценозов малых водоёмов Калининградской области на основе контрольных обловов сетными орудиями лова // Труды ВНИРО. Т. 151. С. 158–164.
- Borgström R. 1989. Direct estimation of gillnet selectivity for roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a small lake // Fisheries research V. 7. P. 289–298. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(89\)90062-3](https://doi.org/10.1016/0165-7836(89)90062-3)
- Brabrand A. 1995. Intra-cohort cannibalism among larval stages of perch *Perca fluviatilis* // Ecology of freshwater fish. V. 4. P. 70–76. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1995.tb00119.x>
- Cremona F., Järvalt A., Bhele U., Timm H., Sella S. et al. 2018. Relationships between fisheries, foodweb structure, and detrital pathway in a large shallow lake // Hydrobiologia. V. 820. P. 145–163. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3648-2>
- Christensen V., Walters C. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations // Ecological Modelling. V. 172. P. 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>
- Dijk P., Steaks G., Hardewig I. 2002. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. V. 130(4). P. 496–504. <https://doi.org/10.1007/s00442-001-0830-3>
- Horppila J., Kairesalo T. 1990. A fading recovery: the role of roach (*Rutilus rutilus* L.) in maintaining high phytoplankton productivity and biomass in Lake Vesijärvi, southern Finland // Hydrobiologia. V. 200. P. 153–165. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-0924-8\\_13](https://doi.org/10.1007/978-94-017-0924-8_13)
- Kramer N., Phelps Q., Pierce C., Colvin M. 2019. A food web modeling assessment of Asian Carp impacts in the Middle and Upper Mississippi River, USA // Food Webs. V. 21. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00120>
- Lobyrev F., Hoffman M.J. 2018. A morphological and geometric method for estimating the selectivity of gill nets // Reviews in Fish Biology and Fisheries. V. 28. P. 909–924. <https://doi.org/10.1007/s11160-018-9534-1>
- Lobyrev F., Hoffman M.J. 2022. Method for estimating fish density through the catches of gill nets. // Fisheries Management and Ecology. V. 00. P. 1–12. <https://doi.org/10.1111/fme.12597>
- Olin M., Rask M., Ruuhljärvi J., Kurkilahti M., Ala-Opas P., Ylönen O. 2002. Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient // J. of Fish Biology. V. 60. P. 593–612. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01687>
- Orban E., Masci M., Nevigato T., Di Lena G., Casini I., Caproni R., Gambelli L., De Angelis P., Rampacci M. 2006. Nutritional quality and safety of whitefish (*Coregonus lavaretus*) from Italian lakes // J. of Food Composition and Analysis. V. 19. P. 737–746. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2005.12.014>
- Golubkov S.M., Shadrin N.V., Golubkov M.S., Balushkina E.V., Litvinchuk L.F. 2018. Food chains and their dynamics in ecosystems of shallow lakes with different water salinities // Russian Journal of Ecology. V. 49. P. 442–448. <https://doi.org/10.1134/S1067413618050053>
- Persson L., Byström P., Wahlström E. 2000. Cannibalism and competition in eurasian perch: population dynamics of an ontogenetic omnivore // Ecology. V. 81. P. 1058–1071. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1058:CACIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1058:CACIEP]2.0.CO;2)Citations:%20148
- Persson L., Greenberg L.A. 1990. Interspecific and intraspecific size class competition affecting resource use and growth of perch, *Perca fluviatilis* // Oikos. V. 59. P. 97–106. <https://doi.org/10.2307/3545128>
- Persson L. 1986. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*): Implications for Coexistence between Poikilotherms // J. of Animal Ecology. V. 55. P. 829–839. <https://doi.org/10.2307/4419>
- Ricker W.E. 1945. Natural Mortality Among Indiana Bluegill Sunfish // Ecology. V. 26. P. 111–121.
- Schneider J.C. 1998. Fate of Dead Fish in a Small Lake // The American Midland Naturalist. V. 140. P. 192–196. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(1998\)140\[0192:FODFIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(1998)140[0192:FODFIA]2.0.CO;2)
- Stroganov A.N., Kriksunov E.A., Zuykova N.V., Mukhina N.V., Burmensky V.A., Semenova A.V. Shadrin A.M. 2015. The biological features of the Kildin cod, *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920 (Gadidae) // Russian Journal Marine Biology. V. 41. P. 424–431. <https://doi.org/10.1134/S1063074015060140>

## REFERENCES

- Alexandrov Y.V., Kuryanovich V.I. 2001. Lampreys (Petro-myzonidae, Cyclostomata) and fish (Pisces) // Biodiversity and rare species of the Sebezhsy National Park. Proc. of the St. Petersburg Society of Naturalists. V. 4. P. 199–204. (in Russ.).
- Baranov F.I. 1971. Theory of fishing. V. 3. Moscow.: Pishchevaya promyshlennost. 303 p. (in Russ.).

- Balkuvėnė G.F.* 1989. Features of the ecology of roach in the lakes of Lithuania: PhD abstr. in biology. Moscow: IPEE RAS, 20 p. (in Russ.).
- Beaverton R., Holt S.* 1969. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Moscow: Pishchevaya promyshlennost, 248 p. (in Russ.).
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.* 1986. 1989. Ecology: individuals, populations and communities. In 2 V. Moscow: Mir. V 2, 477 p. (Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 p.) (in Russ.).
- Bobyrev A.E.* 2013. On the question of the formation of ecological groupings in the populations of river perch *Perca fluviatilis* // J. of Ichthyology. V. 53. No 6. P. 699–706. (in Russ.).
- Bobyrev A.E., Kriksunov E.A.* 1996. Mathematical modeling of the dynamics of fish populations with variable replenishment rate. Moscow: Nauka, 130 p. (in Russ.).
- Vazhov V.M., Cheremisin A.A., Yaskov M.I., Fefelova A.Y.* 2017. Lake Manzherokskoye: state and prospects // Modern trends in the development of science and technology. No. 2(1). P. 84–88. (in Russ.).
- Vinberg G.G.* 1968. Methods for determining the production of aquatic animals. Minsk: Vysheyshaya Shkola, 245 p. (in Russ.).
- Volkova A.V.* 2017. Comparative characteristics of the feeding of river perch (*Regsa fluviatilis*) in the reservoirs of the Azov-Black Sea basin // Actual problems of biodiversity and nature management. All-Russian scient.-pract. conf. Simferopol: OOO Arial Printing House. P. 324–329. (in Russ.).
- Danilov M.B., Kriksunov E.A., Bobyrev A.E., Sheremetyev A.D., Melnik M.M., Severin S.O., Vasiliev P.V., Chistov S.V.* 2020. Dynamics of populations of bream *Abramis brama* of Pskov-Peipsi Lake // J. of Ichthyology. V. 60. No 4. pp. 426–441. (in Russ.).
- Delitsyn V.V., Delitsyna L.F.* 1998. Combating the spread of low – value and weedy fish is one of the methods of rational fisheries // The state and problems of ecosystems of the Middle Don region. Voronezh: University «Venevitinovo» Publish. P. 9–13. (in Russ.).
- Demidenko G.A.* 2019. Recreational nature management. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk SAU. 281 p. (in Russ.).
- Efimova L.E., Tirskaia E.V., Povalishnikova E.S., Lomova D.V., Korableva O.V.* 2014. Seasonal changes in hydrological and hydrochemical indicators in the lakes of the Kerzhensky Reserve according to the results of research in 2012–2013. // Proc. of the Kerzhensky State Reserve. V. 6. P. 65–80. (in Russ.).
- Konobeeva V.K., Konobeev A.G., Poddubny A.G.* 1980. On the mechanism of formation of accumulations of perch juveniles *Perca fluviatilis* L. in the open part of lake-type reservoirs (on the example of the Rybinsk reservoir) // J. of Ichthyology. V. 20. No 2. P. 258–271. (in Russ.).
- Kriksunov E.A., Bobyrev A.E., Burmensky V.A.* 2010. Resource availability and its role in the development of innovative processes // Biology Bulletin Reviews. V. 71. No. 5. P. 436–451. (in Russ.).
- Kulinich O.A.* 2011. Biological technology for combating eutrophication of closed and low-flow reservoirs // Pure water: problems and solutions. Iss. 3(4). P. 58–62. (in Russ.).
- Kushnarenko A.I., Lugarev E.S.* 1985. Estimation of the number of fish by catches with passive tools // Information and mathematical support for research of the fisheries base. Moscow: VNIRO Publish. P. 113–121. (in Russ.).
- Lobyrev F.S.* 2008. Estimation of the number of fish based on modeling the work of gill nets: PhD abstr. in biology. Moscow: MSU. 22 p. (in Russ.).
- Lobyrev F.S., Kriksunov E.A., Bobyrev A.E., Burmensky V.A.* 2013. On the mathematical description of the selectivity of gill nets // Problems of Fisheries. V. 14. No 3. P. 527–541. (in Russ.).
- Lobyrev F.S., Kriksunov E.A., Bobyrev A.E., Burmensky V.A.* 2015. A model of the selectivity of gill nets taking into account the entangled and entangled fish // Problems of Fisheries. Vol. 16. No. 2. P. 250–262. (in Russ.).
- Menshutkin V.V.* 1971. Mathematical modeling of populations and communities of aquatic animals. Leningrad: Nauka. 196 p. (in Russ.).
- Monastyrsky G.N.* 1952. Dynamics of the number of commercial fishes // Trudy VNIRO. V. 21. P. 3–156. (in Russ.).
- Naumenko E.N., Khlopnikov M.M., Rudinskaya L.V.* 2012. Energy flows in the ecosystem of the Vislinsky (Kaliningrad) Bay of the Baltic Sea // Journal of SibFU. Biology. V. 2. P. 184–202. (in Russ.).
- Nikolsky G.V.* 1974. Theory of dynamics of a herd of fish. Moscow: Pishchevaya promyshlennost. 448 p. (in Russ.).
- Odum Y.* 1983. Basic Ecology. Philadelphia et al.: SCP Publisher. 613 p.
- Rikker W.E.* 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. Bulletin 191, Ottawa. 401 p.
- Rusanov G.G.* 2016. Environmental problems of Lake Kolyvan and its surroundings // News of the Altai branch of the RGS. V. 2. P. 56–64. (in Russ.).
- Sechin Y.T.* 1969. Mathematical model of the curve of relative catchability of gill nets. // Fisheries. No 9. pp. 56–58. (in Russ.).
- Slinkin N.P.* 2000. Fishing of small lakes // Fish farming and fishing. No 4. P. 26–27. (in Russ.).
- Snitko L.V.* 2008. Planktonic algae of freshwater lake Bolshoy Ishkul Ilmen Reserve // Bulletin of ChelSU. V. 17. P. 139–141. (in Russ.).
- Treshchev A.I.* 1974. Scientific foundations of selective fishing. Moscow: Pishchevaya promyshlennost. 446 p. (in Russ.).
- Shibaev S.V., Sokolov A.V.* 2014. Method of analysis of ichthyocenoses of small reservoirs of the Kaliningrad region on the basis of control catches with net fishing gear // Trudy VNIRO. V. 151. P. 158–164. (in Russ.).
- Borgström R.* 1989. Direct estimation of gillnet selectivity for roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a small lake // Fisheries research V. 7. P. 289–298. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(89\)90062-3](https://doi.org/10.1016/0165-7836(89)90062-3)
- Brabrand A.* 1995. Intra-cohort cannibalism among larval stages of perch *Perca fluviatilis* // Ecology of freshwater fish. V. 4. P. 70–76. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1995.tb00119.x>

- Cremona F., Järvalt A., Bhele U., Timm H., Seller S. et al., 2018. Relationships between fisheries, foodweb structure, and detrital pathway in a large shallow lake // *Hydrobiologia*. V. 820. P. 145–163. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3648-2>
- Christensen V., Walters C. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations // *Ecological Modelling*. V. 172. P. 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>
- Dijk P., Steaks G., Hardewig I. 2002. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // *Oecologia*. V. 130(4). P. 496–504. <https://doi.org/10.1007/s00442-001-0830-3>
- Horppila J., Kairesalo T. 1990. A fading recovery: the role of roach (*Rutilus rutilus* L.) in maintaining high phytoplankton productivity and biomass in Lake Vesijärvi, southern Finland // *Hydrobiologia*. V. 200. P. 153–165. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-0924-8\\_13](https://doi.org/10.1007/978-94-017-0924-8_13)
- Kramer N., Phelps Q., Pierce C., Colvin M. 2019. A food web modeling assessment of Asian Carp impacts in the Middle and Upper Mississippi River, USA // *Food Webs*. V. 21. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00120>
- Lobyrev F., Hoffman M.J. 2018. A morphological and geometric method for estimating the selectivity of gill nets // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. V. 28. P. 909–924. <https://doi.org/10.1007/s11160-018-9534-1>
- Lobyrev F., Hoffman M.J. 2022. Method for estimating fish density through the catches of gill nets. // *Fisheries Management and Ecology*. V. 00. P. 1–12. <https://doi.org/10.1111/fme.12597>
- Olin M., Rask M., Ruuhijärvi J., Kurkilahti M., Ala-Opas P., Ylönen O. 2002. Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient // *J. of Fish Biology*. V. 60. P. 593–612. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01687>
- Orban E., Masci M., Nevigato T., Di Lena G., Casini I., Caproni R., Gambelli L., De Angelis P., Rampacci M. 2006. Nutritional quality and safety of whitefish (*Coregonus lavaretus*) from Italian lakes // *J. of Food Composition and Analysis*. V. 19. P. 737–746. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2005.12.014>
- Golubkov S.M., Shadrin N.V., Golubkov M.S., Balushkina E.V., Litvinchuk L.F. 2018. Food chains and their dynamics in ecosystems of shallow lakes with different water salinities // *Russian Journal of Ecology*. V. 49. P. 442–448. <https://doi.org/10.1134/S1067413618050053>
- Persson L., Byström P., Wahlström E. 2000. Cannibalism and competition in eurasian perch: population dynamics of an ontogenetic omnivore // *Ecology*. V. 81. P. 1058–1071. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1058:CACIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1058:CACIEP]2.0.CO;2)
- Persson L., Greenberg L.A. 1990. Interspecific and intraspecific size class competition affecting resource use and growth of perch, *Perca fluviatilis* // *Oikos*. V. 59. P. 97–106. <https://doi.org/10.2307/3545128>
- Persson L. 1986. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*): Implications for Coexistence between Poikilotherms // *J. of Animal Ecology*. V. 55. P. 829–839. <https://doi.org/10.2307/4419>
- Ricker W.E. 1945. Natural Mortality Among Indiana Bluegill Sunfish // *Ecology*. V. 26. P. 111–121.
- Schneider J.C. 1998. Fate of Dead Fish in a Small Lake // *The American Midland Naturalist*. V. 140. P. 192–196. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(1998\)140\[0192:FODFIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(1998)140[0192:FODFIA]2.0.CO;2)
- Stroganov A.N., Kriksunov E.A., Zuykova N.V., Mukhina N.V., Burmensky V.A., Semenova A.V. Shadrin A.M. 2015. The biological features of the Kildin cod, *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920 (Gadidae) // *Russian Journal Marine Biology*. V. 41. P. 424–431. <https://doi.org/10.1134/S1063074015060140>

Поступила в редакцию 15.09.2022 г.  
Принята после рецензии 18.11.2022 г.