

Научная статья
УДК 528.94:574.34
DOI: 10.31857/S0869769824020109
EDN: lczmjg

Оценка плотности и биомассы арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из двух олиготрофных озер Красноярского края

Ф. С. Лобырев

Федор Сергеевич Лобырев

кандидат биологических наук, научный сотрудник
Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия
lobyrev@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

Аннотация. Представлен метод оценки плотности рыб по уловам жаберных сетей разного шага ячеи. Метод основан на анализе количества рыбы разных размерных групп, подходящих к сети, путем моделирования движения рыбы, приводящего к взаимодействию с орудием лова. Метод учитывает технические характеристики сети, морфометрические параметры рыбы и ее поведенческие особенности. Процесс взаимодействия рыбы с орудием лова разбит на ряд последовательных этапов, для каждого из которых рассчитывается своя вероятность. Необходимые для расчета параметры получаются в результате первичного анализа уловов и частично берутся из литературных источников. Для оценки обилия показана ее чувствительность к ряду ключевых параметров модели. Оценка плотности получена для арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) из различных точек озер Лама и Капчук Красноярского края.

Ключевые слова: арктический голец, плотность, биомасса, жаберная сеть

Для цитирования: Лобырев Ф. С. Оценка плотности и биомассы арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из двух олиготрофных озер Красноярского края // Вестн. ДВО РАН. 2024. № 2. С. 107–122.
<http://dx.doi.org/10.31857/S0869769824020109>, EDN: lczmjg

Благодарности. Автор выражает признательность А. Г. Осинову за организацию экспедиции.

Финансирование. Данный проект финансировался Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 17-04-00063).

Evaluation of density and biomass of arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) from two oligotrophic lakes in Krasnoyarsk Territory

F. S. Lobyrev

Fedor S. Lobyrev

Candidate of Sciences in Biology, Researcher
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
lobyrev@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

Abstract. The paper considers the method of fish density estimation by gill net catches of different mesh size. The method is based on the analysis of the number of fish of different size groups approaching the net by simulating the movement of fish resulting in interaction with the net. The method include technical parameters of the net, morphometric features of fish and their behavioral characteristics. The process of interaction between fish and gill net is splitted into a series of sequential stages, each of which has its own probability calculated. The parameters necessary for the calculation are obtained from the primary analysis of catches and partly from literature data. For abundance estimation, its sensitivity to a number of key model parameters is shown. Density estimates were obtained for Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) from various locations in Lama and Kapchuk lakes, Krasnoyarsk Territory.

Keywords: arctic charr, density, biomass, gill nets

For citation: Lobyrev F.S. Evaluation of density and biomass of arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) from two oligotrophic lakes in Krasnoyarsk Territory. *Vestnik of the FEB RAS*. 2024;(2):107–122. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.31857/S0869769824020109>, EDN: lczmjg

Acknowledgments. Author is grateful to the A. G. Osinov for organizing the expedition.

Funding. This project was funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project N17-04-00063).

Введение

Рыбохозяйственное освоение малых озер и водоемов, на долю которых в Российской Федерации приходится порядка 2591 км³ воды [1], становится все более актуальной проблемой в связи с уменьшением запасов ценных промысловых видов рыб в озерах высокого рыбохозяйственного статуса и в целом на фоне кризиса в водных экосистемах мирового значения [2]. На малые водоемы обращено повышенное внимание благодаря возможности обеспечивать население рыбной продукцией за счет аквакультуры и пастбищного рыболовства [3], а также в свете решения общебиологических задач, таких как оценка продуктивности ихтиоценозов [4], изучения инвазий [5], изучения особенностей формирования рыбного населения [6] и комплексная экологическая оценка водных биот [7]. Подобные исследования невозможны без оценок количественных показателей рыбных сообществ на основе уловов промысловых орудий, однако промысел на малых водоемах имеет свои особенности, одна из которых заключается в сложности применения отцеживающих орудий лова для получения репрезентативных выборок [8]. В связи с этим

разработка и внедрение методов оценки плотности рыбного населения по уловам пассивных орудий лова, прежде всего жаберных сетей, становится актуальной задачей, способствующей достижению поставленных целей.

Достоинства жаберной сети очевидны. Это бесшумное орудие лова, простое в обращении, компактное в транспортировке, сравнительно дешевое по себестоимости и эксплуатации; набором сетей разного шага ячеи несложно одновременно обловить несколько участков водоема и/или различные горизонты. Тем не менее, несмотря на популярность жаберной сети, методическая база для расчета количественных показателей ихтиофауны с использованием сетных уловов скудна [8–11], а практическое применение часто ограничено сложностью оценивания параметров моделей, таких, например, как «пороги узнавания сети зрением и боковой линией» или «дальность уверенного обмена информацией между особями» при реакции на сеть [12]. В связи с этим подавляющее большинство как российских, так и зарубежных исследований в этой области посвящено оценкам селективности и уловистости жаберных сетей.

Под селективностью обычно понимают показатель, характеризующий относительную вероятность удержания рыбы данного размера в сети данного шага ячеи [13–15]. Существуют два принципиально различных подхода к оценке селективности сетей, а именно методы *прямой* оценки [16–19] и методы *косвенной* оценки [15, 20–25]. В первом случае селективность находится путем сравнения численности одних и тех же размерных групп в уловах жаберных сетей и в уловах отцеживающего орудия, для которого уловистость полагается известной; в более современных подходах используются данные гидроакустики [26, 27]. Во втором случае сопоставляются частоты одних и тех же размерных групп в уловах, полученных одновременной постановкой сетей разной ячеи, изначально допуская, что кривые селективности описываются одной из нескольких возможных функций: нормальной, логнормальной, гамма-функцией, инвертированной гауссовской или бинормальной [15]; данный подход по сути является статистическим, а выбор уравнения зависит от того, какая из функций даст наилучшую аппроксимацию. Слабая сторона метода в том, что на практике возникают ситуации, когда картину распределения частот в выборках невозможно описать исходя из теории – в этом случае уловы, не имеющие куполообразного распределения, считаются непригодными для анализа как не соответствующие законам перевода частот размерных классов в улове в частоты этих же размерных групп в популяции [28].

Уловистость определяет результативность лова, выраженную в эффективности орудия лова по отношению к облавливаемой совокупности и численно равную доле рыб, удержанных орудием лова, от общего их количества в зоне облова [11, 12, 29–32]. На уловистость оказывает влияние поведенческая составляющая реакции рыбы на сеть, а также на рыбу, уже удержанную в сети; сама же уловистость жаберной сети связывается преимущественно со снижением ее улавливающей способности по мере увеличения количества удержанной рыбы. В частности, Ф.И. Баранов [33] предлагал расчет уловистости сетей K на основании знания двух последовательных уловов как

$$K = \frac{Q_1 - Q_2}{Q_1},$$

получившей название абсолютной уловистости II рода в отличие от уловистости I рода, обусловленной факторами чисто механического воздействия [29].

Основная методическая сложность в оценке показателей обилия по сетным уловам заключается в том, что, в отличие от отцеживающих орудий лова, для которых объем облова легко рассчитывался через параметры орудия лова, скорость его движения и форму зоны облова, жаберная сеть – стационарное орудие; соответственно, объем облова, а следовательно, и количество в нем рыбы, должны рассчитываться

исходя прежде всего из движения самой рыбы. Таким образом, в основе оценки уловистости жаберных сетей и рассчитываемой на ее базе оценки обилия лежат ответы на два вопроса: 1) каков объем воды, из которого было выловлено данное количество рыбы, 2) сколько рыбы изначально было в этом объеме.

Текущая работа посвящена применению на практике метода оценки плотности рыб по уловам, полученным одновременной постановкой жаберных сетей разного шага ячеи [34, 35]. Расчет количественных показателей сделан для группировок арктического гольца *Salvelinus alpinus* из двух точек оз. Лама и двух точек оз. Капчук, Красноярский край. Метод записан в коде языка *R* и размещен на сайте <https://github.com/ItaiVR/Lobyerev-selectivity>.

Материал и методы исследования

Кратко изложим подход к оценке плотности по уловам жаберных сетей. Пусть рыба некоторой длины касается сети данного размера ячеи. Взаимодействие рыбы с сетью, приводящее к ее удержанию, является многоступенчатым процессом, где каждый этап характеризуется своей вероятностью (рис. 1).

Для анализа необходимо разделить всю пойманную рыбу на объежившуюся N_W и запутавшуюся N_T , не смешивая уловы сетей разной ячеи. Количество всех подошедших к сети за время лова рыб складывается из числа уловленных сетью рыб, прошедших сквозь ячею и отошедших от сети вследствие ее насыщаемости. Тогда формула для оценки количества рыб $N_{AP_l,\mu}^{(t)}$ размерной группы l , подошедших к сети ячеи μ за время t , имеет следующий вид:

$$N_{AP_l,\mu}^{(t)} = \frac{N_{\text{lim}_l,\mu} \cdot 0,63 \cdot e}{\tilde{\tau}_\mu} \cdot t + \left(\frac{N_W^{(t)}}{P(O|C)_{l,\mu} \cdot P(E|O)_{l,\mu} \cdot P(W|E)_{l,\mu}} - \frac{N_T^{(t)}}{P(Th|C)_{l,\mu} \cdot P(T|Th)_{l,\mu}} \right), \quad (1)$$

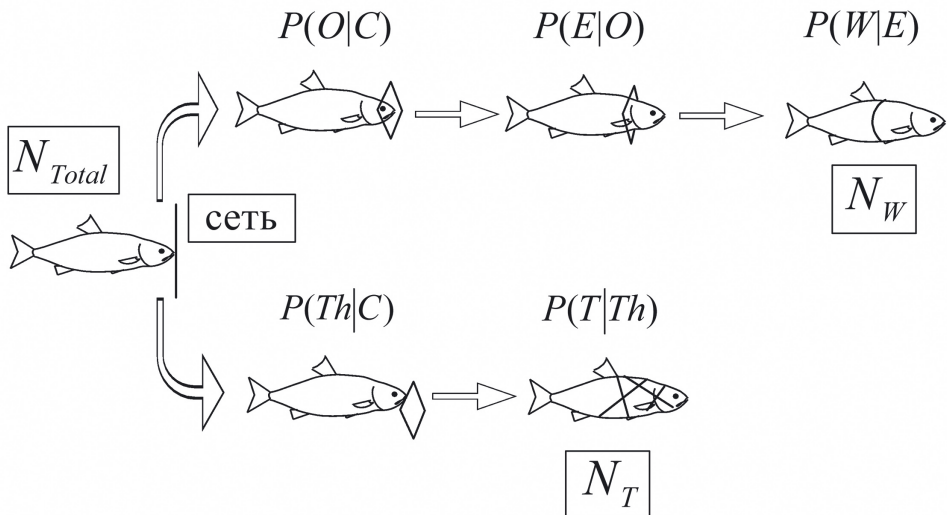


Рис. 1. Различные этапы взаимодействия рыбы с жаберной сетью. N_{Total} – общее количество рыбы, прикоснувшейся к сети, N_W – количество объежившейся рыбы, N_T – количество запутавшейся рыбы. Вероятность: $P(O|C)$ – попадания рыбы в ячею при касании, $P(Th|C)$ – попадания ртом на нить при касании, $P(E|O)$ – захода в ячею, $P(W|E)$ – удержания в сети через объеживание, $P(T|Th)$ – удержания в сети через запутывание. Вертикальная черта обозначает условную вероятность

где индексы μ и l указывают на то, что для каждой размерной группы l и для каждого размера ячеи μ параметры уравнения (1) уникальны; в дальнейшем для краткости индексы будут опущены. Вероятность $P(O|C)$ рыбы зайти в ячею при касании сети задана следующей функцией:

$$P(O|C) = \frac{\left(\cos \frac{\gamma}{2} \mu - h\right) \left(\sin \frac{\gamma}{2} \mu - \tan \frac{\gamma}{2} h\right)}{\cos \frac{\gamma}{2} \cdot \sin \frac{\gamma}{2} \cdot \mu^2}, \quad (2)$$

где μ – расстояние между узлами ячеи, γ – меньший угол ромба ячеи, h – средняя ширина рта рыбы при движении; параметр h оценивается по следующей формуле:

$$h = j \cdot 2 \sin \phi, \quad (3)$$

где j – средняя длина челюсти рыбы данной размерной группы, ϕ – угол между верхней и нижней челюстью рыбы при движении; угол ϕ находится минимизацией следующей функции:

$$f(\phi) = \frac{\sum \sigma_l^2}{\sum \bar{N}_{AP_l,\mu}^{(t)}}, \quad (4)$$

где σ_l^2 – дисперсия средних длин одних и тех же размерных групп в сетях разного размера ячеи, $\bar{N}_{AP_l,\mu}^{(t)}$ оценивается по формуле (13); суммирование проходит по всем размерным группам, имеющимся одновременно в сетях разной ячеи. Вероятность $P(E|O)$ рыбы зайти в ячею описывается как

$$P(E|O) = 1 - \frac{2}{\pi} \cdot \arcsin\left(\frac{d}{\omega}\right), \quad (5)$$

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

$$P(W|E) = \frac{N_{T_1,14 \cdot G_{\max} > 4\mu}}{N_{T_1,14 \cdot G_{\max} > 4\mu} + N_{T_1,14 \cdot G_{\max} \leq 4\mu}}, \quad (6)$$

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

Параметр N_{lim} функции (1) определяет максимальное количество рыбы данного вида, которое данная сеть может уловить; он находится индивидуально путем выставления сети на время, пока она целиком 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 одно и то же количество рыбы. Параметр $\tilde{\tau}$ выражается следующей функцией:

$$Q_t = N_{\text{lim}} \cdot \left(1 - \exp\left(-\frac{1}{\tilde{\tau}} t\right)\right), \quad (7)$$

где Q_t – улов сети данной длины и размера ячеи, полученный за время t . Наконец, $0,63 = 1 - \exp(-1)$. Завершающим этапом является оценка плотности N_{D_l} размерной группы l в зоне облова:

$$N_{D_l} = \frac{N_{AP_l,\mu}^{(t)}}{P(A_F)_l \cdot V_F}, \quad (8)$$

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

$$P(A_F)_l = \frac{\tilde{P}(x_0, y_0) \cdot \frac{L}{2} \rho}{\frac{L}{2} \rho + \frac{\pi \rho^2}{4}} + \frac{\tilde{P}(x_0, y_0) \cdot \frac{\pi \rho^2}{4}}{\frac{L}{2} \rho + \frac{\pi \rho^2}{4}}, \quad (9)$$

где L – длина сети, м, ρ – максимальное расстояние, м, на которое сместится рыба длины l за время застоя сети при условии ненаправленного перемещения, оцениваемое как

$$\rho = v \cdot (t \cdot \tau)^{0,5}, \quad (10)$$

где v – скорость движения рыбы, t – время лова, τ – период изменения направления прямолинейного движения. Параметр V_F функции (8) есть объем зоны облова:

$$V_F = (L \cdot \rho + \pi \cdot \rho^2) \cdot H, \quad (11)$$

где H – высота сети, L – длина сети. Наконец, в формуле (9) вероятность $\tilde{P}(x_0, y_0)$ для рыбы подойти к сети, находясь в любой точке зоны облова, равна

$$\tilde{P}(x_0, y_0) = \frac{\sum_{i=1}^n \left(\frac{\theta}{2\pi} \cdot \frac{2}{\sqrt{2\pi}} \int_{\frac{r}{\sqrt{t}}}^{\infty} \exp\left(-\frac{x^2}{2}\right) dx \right)}{n}, \quad (12)$$

где θ – угол, под которым рыба «видит» сеть [13], r – кратчайшее расстояние от точки начального положения рыбы в зоне облова до сети, t – время облова, n – количество точек разбиения зоны облова (рис. 2).

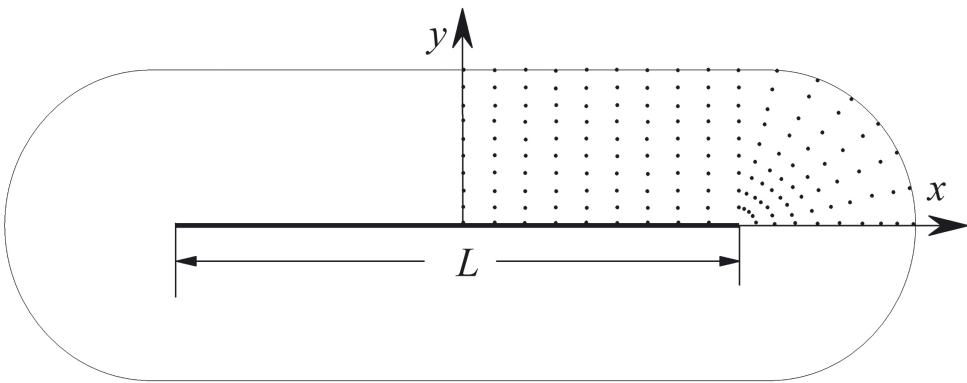


Рис. 2. Схема зоны облова жаберной сети; каждая точка в верхней четверти зоны является узлом, для которого рассчитывается вероятность по формуле (13), L – длина сети

В связи с тем, что расчеты вероятности $P(A_F)$ весьма трудоемкие, построена номограмма для ее оценки при различных значениях ρ и длины сети L (рис. 3). Распределение $P(A_F)$ хорошо описывается экспоненциальной функцией вида $A \cdot \exp(-\rho / B)$ ($R = 0,99$), где A и B – опытно оцененные параметры; $P(A_F)$ можно также вычислить, подставляя в эту функцию величину ρ и величины A и B для нужной длины сети.

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

$$\bar{N}_{AP_l}^{(t)} = \frac{\sum_{\mu=1}^n N_{AP_l,\mu}^{(t)}}{n}, \quad (13)$$

где n – количество сетей разной ячеи; если все сети одного размера и высоты, для номограммы берется длина одной сети, в противном случае уловы нормализуются на единую площадь сети. Наконец, биомасса B_l размерной группы l рассчитывается по следующей формуле:

$$B_l = N_{D_l} \cdot \bar{W}_l, \quad (14)$$

где N_{D_l} – плотность размерного класса l , \bar{W}_l – средняя масса размерного класса l .

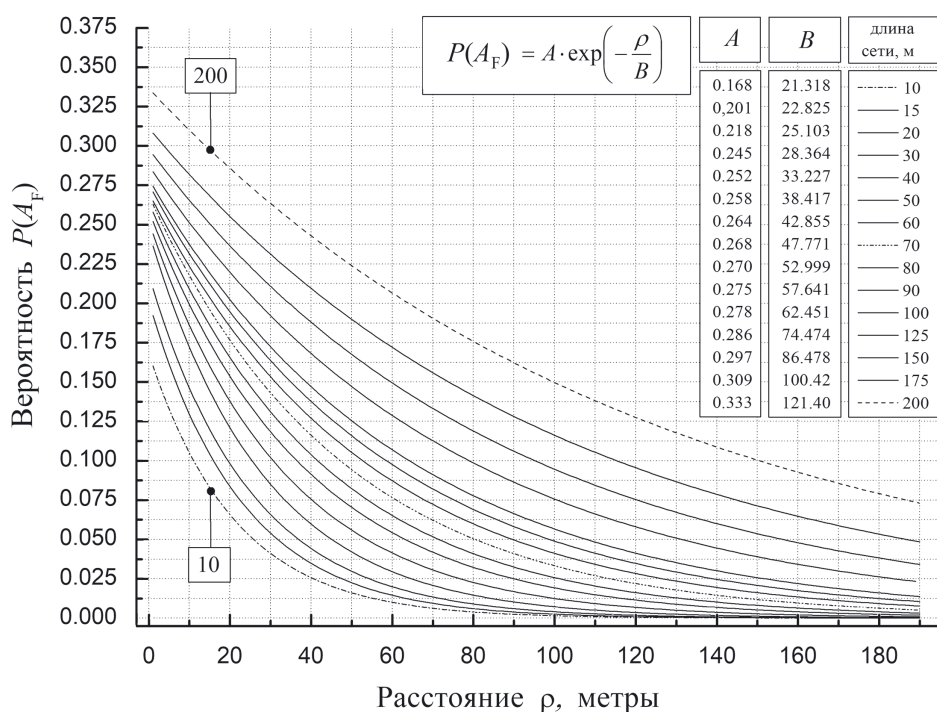


Рис. 3. Номограмма для оценки вероятности $P(A_F)$ подхода рыбы к сети при различных значениях ρ и L

Выборки гольца получены сетным ловом в период с 5 августа по 3 сентября 2019 г. вблизи устьев двух нерестовых рек – р. Никита-Юрэх, впадающей в оз. Капчук (69°48' с.ш., 90°98' в.д.), и р. Бунисяк, впадающей в оз. Лама (69°39' с.ш., 91°59' в.д.); средние глубины лова 15 и 12 м соответственно. Кроме того, было выбрано по одной контрольной станции для каждого озера – точка с координатами (69°48' с.ш., 91°88' в.д.) на оз. Капчук и точка (69°41' с.ш., 91°52' в.д.) на оз. Лама; глубины лова 18 и 28 м соответственно. Станции пронумерованы в порядке облова: оз. Капчук – станция 1, оз. Капчук, р. Никита-Юрэх – станция 2, оз. Лама – станция 3 и оз. Лама, р. Бунисяк – станция 4 (рис. 4). Обловы проведены одновременной постановкой на дно одностенных жаберных сетей шага ячеи 20, 30 и 40 мм; длина

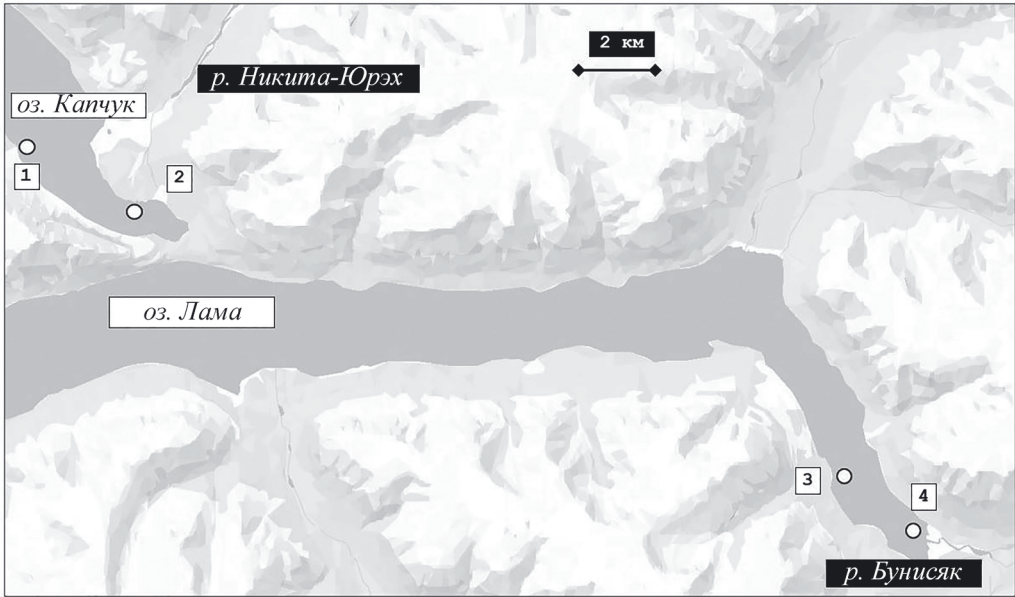


Рис. 4. Карта-схема района исследования; цифрами указаны места облова на озерах Лама и Капчук

и высота каждой сети 30 и 1,5 м соответственно, время лова 12 ч. Всего произведено обловов: станция 1–3 облова, станция 2–3, станция 3–2, станция 4–7 обловов. В процессе первичной обработки уловов все рыбы были измерены, взвешены и сфотографированы; у каждой рыбы измерены максимальный охват и длина челюсти как параметры, необходимые для оценки соответствующих вероятностей.

Результаты исследования

Суммарная выборка гольца по четырем станциям составила 239 экз.; в табл. 1 дано распределение размерных групп запутавшихся и обьячеившихся рыб по сетям разной ячеи. Совместно с гольцом в суммарных уловах было: 143 сига (*Coregonus lavaretus*), 4 валька (*Prosopium cylindraceum*), 9 сибирских ряпушек (*Coregonus sardinella*) и 12 налимов (*Lota lota*). Эти рыбы не представлены в табл. 1, однако они учитывались при оценке параметра N_{lim} для каждой сети. Также оценена доля гольцов разных форм в уловах [36], их средняя длина по выборке и разброс длины (табл. 2).

Для оценки $N_{AP_l,\mu}^{(t)}$ по функции (1) были рассчитаны соответствующие вероятности. Так, для каждого размера ячеи оценена вероятность $P(O|C)$ при длине челюсти гольца, заданной линейной функцией вида $0,78 \cdot l - 1,04$, где (здесь и далее) l – длина рыбы. Тогда распределение вероятностей $P(O|C)$ для диапазона размерных групп из улова для сетей ячеи 20, 30 и 40 мм формально аппроксимировалось функциями $0,98 - 0,01 \cdot l$, $0,99 - 0,01 \cdot l$ и $1,00 - 0,01 \cdot l$ соответственно. Формальная аппроксимация (здесь и далее) реальных значений вероятностей наиболее подходящей для этого функцией делается для удобства работы со всем массивом данных. Распределение вероятностей $P(E|O)$ описывается линейными функциями $1,87 - 0,06 \cdot l$, $2,60 - 0,07 \cdot l$ и $2,69 - 0,06 \cdot l$, распределение вероятностей $P(W|G)$ аппроксимируется возрастающими линейными функциями вида $0,06 \cdot l - 1,01$, $0,07 \cdot l - 1,60$ и $0,06 \cdot l - 1,53$ для сетей ячеи 20, 30 и 40 мм соответственно. Предельные количества гольца N_{lim} для указанных сетей (в составе других видов) – 28, 24 и 21 экз. соответ-

Размерный состав гольца в уловах по каждой станции и в сетях разной ячеи

Длина, см	Номер станции				Размер ячеи, мм					
					20		30		40	
	1	2	3	4	О	З	О	З	О	З
14	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–
15	–	–	1	1	–	2	–	–	–	–
16	–	1	–	1	–	2	–	–	–	–
17	2	–	–	7	4	3	–	1	–	1
18	–	3	1	6	5	3	–	2	–	–
19	2	4	–	12	9	7	–	2	–	–
20	2	1	–	11	8	5	–	1	–	–
21	1	3	2	15	12	6	–	2	–	1
22	2	–	1	7	5	1	–	3	–	1
23	2	2	–	7	6	3	–	1	–	1
24	6	3	2	2	5	4	–	3	–	1
25	4	2	–	1	3	2	1	1	–	–
26	4	2	1	4	2	2	2	3	–	2
27	1	–	–	1	–	–	1	–	1	–
28	1	9	–	2	1	–	6	2	2	1
29	–	3	–	2	1	1	1	–	1	1
30	3	2	4	1	1	–	3	2	3	1
31	1	4	6	1	1	1	4	2	2	2
32	1	4	2	3	–	1	4	2	3	–
33	–	2	3	6	–	1	3	1	4	2
34	–	5	1	4	–	1	2	3	3	1
35	1	4	–	4	–	–	2	2	3	2
36	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–
37	–	1	–	3	–	–	1	–	1	2
38	–	5	–	–	–	–	1	2	1	–
39	–	2	–	1	–	–	–	1	1	1
40	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–
41	–	–	–	2	–	–	–	–	1	1
42	1	1	1	–	–	–	–	1	–	2
43	–	2	–	–	–	–	–	–	–	2
44	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
45	1	1	–	–	–	–	–	–	–	2
46	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
47	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
48	–	2	–	–	–	–	–	–	–	2
49	–	м	–	–	–	–	–	–	–	1
50	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
Итого	239 экз.				239 экз.					

Примечание. О – обьячаявшиеся рыбы, З – запутавшиеся.

ственно. Параметр $\tilde{\tau}$, выраженный из функции (7), для сетей ячеи 20, 30 и 40 мм составляет 52, 74 и 70 ч соответственно; угол ϕ равен 5 град. Для оценки смещения ρ используется средняя скорость движения 0,9 длины тела в секунду [37–40] и параметр τ , равный 1 с, откуда значение ρ для наблюдаемых в улове размерных групп составляет в среднем 92 м ($SD = 24$ м). Отсюда объем облова, рассчитанный по формуле (11), равен в среднем 54832 м³ ($SD = 23993$ м³).

Средняя, максимальная и минимальная длина гольцов различных форм в уловах по четырем точкам и их доли в уловах

Объект исследования	Номер станции			
	1	2	3	4
Боганидская палия	$\frac{18,5 - 45,6}{31,3(0,04)}$	$\frac{18,0 - 50,4}{29,2(0,08)}$	$\frac{30,6 - 37,2}{33,9(0,04)}$	$\frac{16,2 - 41,9}{25,9(0,25)}$
Голец Дрягина	–	$\frac{16,9 - 49,3}{28,6(0,01)}$	$\frac{24,7 - 44,2}{35,4(0,36)}$	$\frac{14,0 - 39,6}{25,2(0,38)}$
Голец-«пучеглазка»	$\frac{21,1 - 39,3}{27,6(0,12)}$	$\frac{20,5 - 48,5}{31,5(0,20)}$	$\frac{26,1 - 50,7}{35,7(0,46)}$	$\frac{17,7 - 41,6}{27,3(0,22)}$
Горный голец	$\frac{18,0 - 43,9}{30,8(0,08)}$	$\frac{19,2 - 44,8}{32,7(0,19)}$	–	$\frac{18,6 - 43,8}{35,7(0,11)}$
«Основная» форма	$\frac{19,8 - 49,5}{32,4(0,72)}$	$\frac{26,3 - 39,9}{36,5(0,49)}$	$\frac{2473 - 38,6}{37,1(0,04)}$	–

Примечание. Над чертой – min–max (в см), под чертой – средняя длина (в см); в скобках приводится доля гольцов данной формы от общей численности в улове в данной точке.

В результате оценки плотности для четырех точек для объема облова 54 832 м³ составляют: точка 1–0,014 экз./м³, точка 2–0,024 экз./м³, точка 3–0,011 экз./м³, точка 4–0,027 экз./м³; биомасса гольца в диапазоне размерных групп 17–39 см составляет: точка 1–1,69 г/м³, точка 2–4,72 г/м³, точка 3–3,55 г/м³, точка 4–5,04 г/м³. Плотность и биомасса всех форм гольцов по всем точкам пропорциональна доле каждой формы в улове (см. табл. 2).

Обсуждение результатов

Оценки плотности и биомассы арктических гольцов получены на основе уловов сетей трех размеров ячеи, 20, 30 и 40 мм, взятых с диапазона глубин 12–28 м. Представленные оценки обилия являются интегральными, тем не менее не составит труда вычислить плотность и биомассу для каждой формы гольца в каждой точке, используя доли от общей численности каждой формы в улове (табл. 2); соответственно, плотность и биомасса каждой формы равняется интегральной оценке обилия, умноженной на долю этой группы в улове. Величины плотности и биомассы рассчитаны только для размерных групп, наблюдаемых в улове, а собранные данные не позволяют построить, например, кривую населения Баранова в силу недостаточного объема выборок и того, что не для всех особей удалось определить возраст. Оценки обилия получены для биотопов с предположительно различными характеристиками, такими как близость речного стока, ветровой режим, кормность, температура и т. д., однако из-за нехватки эмпирических данных сопоставление величин плотности и биомассы на фоне параметров среды между разными точками не приводится.

Методика подробно освещена в двух публикациях [34, 35], в текущей же работе даны рекомендации, касающиеся в основном технических деталей. Для получения достоверных оценок обилия необходимо использовать как минимум три сети разного шага ячеи с такими размерами ячеи, чтобы уловы перекрывались, при этом чем сильнее перекрывание, т. е. чем больше число размерных групп, общих для уловов

разной ячеи, тем точнее оценка плотности. Увеличение количества разноячейных сетей также преследует своей целью охват максимально возможного диапазона размерных групп в популяции, так как жаберная сеть одной ячеи эффективно удерживает рыбу лишь в достаточно узком диапазоне размерных классов.

Основной источник погрешности при разборе уловов связан с оценкой принадлежности рыбы к классу объячеившихся и запутавшихся рыб; смещение долей этих групп приведет к искажению оценки обилия вследствие погрешности в оценках вероятности $P(O|C)$ захода в ячею рыб и альтернативной ей вероятности $P(Th|C)$ попадания ртом на нить. Объячевание и запутывание являются лишь визуальными признаками, указывающими на характер взаимодействия рыбы с сетью; как правило, эти группы легко различимы при выпутывании рыбы из сети. Тем не менее в ряде случаев рыба, зайдя в ячею, может запутаться в сети при попытке из нее вырваться, чем маскируется ее принадлежность к классу объячеившихся рыб. Спорные случаи решаются последовательным снятием ячеи с тела рыбы.

Расчет плотности включает в себя вычисление вероятностей для каждого этапа взаимодействия рыбы с сетью, а также соответствующего ему количества рыб, что представляет собой достаточно объемную вычислительную процедуру (функция (1)). Однако расчет существенно облегчается построением вычислительных блоков в программе Excel, где каждый блок описывает отдельный этап взаимодействия. В функцию любой из вероятностей одним из аргументов входит размерный класс рыбы плюс параметры модели, специфичные для данного этапа; исходя из этого порядок вычисления устанавливается согласно последовательности взаимодействий рыбы с сетью (рис. 1), а распределение вероятности для каждого этапа задается как функция наблюдаемых в улове размерных групп. Наибольшую сложность вызывает вычисление вероятности $P(A_F)_l$ подхода рыбы размера l к сети по формуле (9), однако ее оценка существенно упрощается благодаря использованию номограммы (рис. 3), построенной с помощью скрипта в программе MATLAB 7.5.0. Для оценки вероятности $P(A_F)_l$ необходимо рассчитать смещение рыбы ρ размерной группы l за время лова по формуле (10), затем отложить полученную величину на оси абсцисс, поднять перпендикуляр до кривой вероятности, соответствующей сети используемой длины, и из точки пересечения опустить перпендикуляр на ось ординат. Более точный результат даст применение функции $P(A_F)_l = A \cdot \exp(-\rho / B)$, где аргументом является смещение ρ , а коэффициенты A и B берутся из рис. 3. Нужно подчеркнуть, что подобная оценка $P(A_F)_l$ используется только в случае ненаправленного перемещения рыбы; если движение прямолинейное (миграция), расчет вероятности $P(A_F)_l$ будет иным [35].

Ключевыми параметрами модели, оценка которых почти всегда сопряжена с неопределенностью, являются скорость движения рыбы v (длина тела в секунду), период τ изменения направления прямолинейного движения (секунды), угол ϕ между верхней и нижней челюстью рыбы при движении (градусы) и максимальное количество рыбы данного вида N_{lim} , которое данная сеть может уловить (экземпляры). Скорость движения берется из литературных источников по причине сложности ее оценки, однако истинное ее значение «зажато» в относительно узком интервале порядка 0,5–2,0 длины тела в секунду. Необходимо принять во внимание и следующее обстоятельство. Как известно, для всех видов рыб абсолютная скорость движения прямо пропорциональна размерам тела [39], однако для облигатно или факультативно стайных видов скорость движения всех особей в группе одна, что способствует сохранению функций стаи, тогда как размеры отдельных рыб в группе колеблются в некоторых пределах [41]. Таким образом, в отношении определенного диапазона размерных групп скорость движения должна быть усреднена. Параметр τ задает среднее время, которое тратит рыба на поворот в процессе хаотического перемещения; данный параметр может быть оценен из несложных экспериментов

[35] или взят из литературы. Оценка параметра N_{lim} производится на основании предварительных обловов, когда сеть выставляется на время, превышающее время лова при сборе материала (в среднем до полутора суток в зависимости от условий), до полного ее насыщения; при этом также можно учесть и фактор заиливания (при его наличии), снижающий со временем улавливающие свойства сети. Наконец, параметр ϕ является результирующей величиной, связанной с величинами остальных параметров, и его точность напрямую зависит от точности исходных параметров. В методической статье [35] предложена схема оценки «чувствительности» расчетной величины плотности к величине ошибки каждого из параметров. Например, при отклонении любого из параметров на $\pm 40\%$ относительно своего истинного значения в популяции смещение оценки плотности относительно своего реального значения в среднем составляет для τ – 12%, для N_{lim} – 21%, для ν – 40% и для ϕ – 66%. Таким образом, в данном диапазоне погрешности оценка плотности наименее чувствительна к параметру τ и наиболее – к ϕ ; кроме того, чувствительность будет зависеть от знака ошибки.

В основу метода положены следующие допущения: а) в течение периода лова характер движения и скорость движения для данного вида не меняются, б) характер движения рыбы известен (хаотическое или направленное перемещение), в) сеть для рыбы невидима. Допущения (а) и (б) принимаются во внимание, исходя из знания экологии изучаемых видов в данное время суток и в данный сезон в конкретном водоеме. Учитывая характер движения – хаотическое перемещение при кормовом поведении или прямолинейное при миграциях – можно соответствующим образом настроить модель для получения достоверных оценок обилия. Допущение (в) в идеале выполняется, с одной стороны, при использовании сетей соответствующей окраски [42, 43], а с другой – при выборе времени лова: как правило, видимость сетей в сумеречное время существенно снижается. Таким образом, получение репрезентативных оценок достигается при учете всей совокупности факторов среды и особенностей поведения объекта. К примеру, на оз. Лама и оз. Капчук сбор данных проводился во время «белых» ночей, т.е. освещенность в период суточных обловов в целом не менялась; отсюда в первом приближении активность гольца можно считать постоянной.

В заключение хотелось бы отметить, что оценка плотности по описанной выше схеме проводится для видов рыб с достаточно большим конечным ртом и озубленными челюстями, для которых попадание ртом на нить с высокой вероятностью приведет к запутыванию. Если же объектом анализа оказываются виды с относительно небольшим незубленным ртом, нижним, полунижним или верхним, как, например, у карповых и сиговых, вероятность попадания ртом на нить близка к нулю, т.е. $P(Th|C) \sim 0$, $P(T|Th) \sim 0$, и следовательно, $P(O|C) \sim 1$. В этом случае расчет плотности производится по особому алгоритму, где в основу положено сравнение максимальных охватов рыб из уловов сетей разного размера ячеи [44].

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Измайлова А.В., Корнеенкова Н.Ю. Озерность территории Российской Федерации и определяющие ее факторы // Вод. ресурсы. 2020. Т. 47, № 1. С. 16–25. DOI: 10.31857/S0321059620010083.
2. Timoshkin O. A., Samsonov D. P., Yamamura M. et al. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // J. Great Lakes Res. 2016. Vol. 42. P. 487–497. DOI: 10.1016/j.jglr.2016.02.011.
3. Волкова Н.И., Крючкова Г.Н., Михалева Т.В. и др. Биологическая продуктивность озера Ханбалык и его рыбохозяйственное использование // Вестн. рыбохоз. науки. 2017. Т. 4, № 3. С. 27–36.
4. Лукерин А.Ю., Романенко Г.А., Осипов С.А. Продуктивность Касмалинской озерной системы Алтайского края // Озера Евразии: проблемы и пути их решения: материалы II Международ. конф. Казань, 2019. Ч. 2. С. 292–296.

5. Ушакова А. А., Постнов И. Е. Распространение и численность двух видов рыб (ротана и девятииглой колюшки), являющихся инвазионными для малых рек Нижегородской области // Вестн. Нижегород. гос. с.-х. акад. 2019. № 1 (21). С. 21–26.
6. Рафиков Р. Р., Захаров А. Б., Новоселов А. П. Формирование рыбного населения малых водохранилищ Республики Коми // Вестн. Сев. (Аркт.) федерал. ун-та. Серия: Естеств. науки. 2015. № 3. С. 59–67. DOI: 10.17238/issn2227-6572.2015.3.59.
7. Селезнев В. А., Селезнева А. В., Рахуба А. В. и др. Комплексная оценка экологического состояния малых рек (на примере реки Подстепновки) // Вод. х-во России: пробл., технол., управление. 2018. № 6. С. 83–100.
8. Шibaев С. В., Соколов А. В. Метод анализа ихтиоценозов малых водоемов Калининградской области на основе контрольных обловов сетными орудиями лова // Тр. ВНИРО. Вод. биол. ресурсы. 2014. Т. 151. С. 158–164.
9. Ионас В. А. Об уловистости дрейфтерной сети // Рыб. х-во. 1966. № 7. С. 43–45.
10. Кушнарченко А. И., Лугарев Е. С. Оценка численности рыб по уловам пассивными орудиями // Информационное и математическое обеспечение исследований сырьевой базы: сб. науч. тр. ВНИРО. М., 1985. С. 113–121.
11. Грачев А. А., Мельников В. Н. Разработка и применение математических моделей для повышения эффективности лова рыбы / ЭКИНАС. М.: ВНИЭРХ, 2003. Вып. 1. 48 с.
12. Блинов В. В. О математических моделях приближения рыбы к жаберной сети // Тр. по промышл. рыболовству / ЦНИИТЭиРХ. 1973. Т. 1. С. 31–38.
13. Баранов Ф. И. Техника промышленного рыболовства. М.: Пищепромиздат, 1960. 696 с.
14. Hamley J. M., Regier H. A. Direct estimates of gillnet selectivity to walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) // J. Fish. Res. Board of Canada. 1973. Vol. 30. P. 817–830. DOI: 10.1139/f73-137.
15. Millar R., Fryer R. Estimating the size-selection curves of towed gears, traps, nets and hooks // Rev. Fish Biol. Fish. 1999. Vol. 9. P. 89–116. DOI: 10.1023/A:1008838220001.
16. Денисов Л. И. Методика прямого учета численности рыб на Каховском водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 126. С. 114–125.
17. Сечин Ю. Т. Оценка численности рыб по уловам ставных сетей // Вопросы теории и практики промышленного рыболовства. Поведение гидробионтов в зоне действия орудий лова. М.: ВНИРО, 1998. С. 115–118.
18. Winters G. H., Wheeler J. P. Direct and indirect estimation of gillnet selection curves of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 1990. Vol. 47. P. 460–470. DOI: 10.1139/f90-050.
19. Borgström R. Direct estimation of gill-net selectivity for roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a small lake // Fish. Res. 1989. Vol. 7. P. 289–298. DOI: 10.1016/0165-7836(89)90062-3.
20. Баранов Ф. И. Теория и расчет орудий рыболовства. М.: Пищепромиздат, 1939. 965 с.
21. Сечин Ю. Т. Математическая модель кривой относительной уловистости жаберных сетей // Рыб. х-во. 1969. № 9. С. 56–58.
22. Mahon R., Khokiattiwong S., Oxenford H. Selectivity of experimental gillnets for fourwing flyingfish, *Hirundichthys affinis*, off Barbados // Environ. Biol. Fish. 2000. Vol. 59. P. 459–463. DOI: 10.1023/A:1026525311594.
23. Millar R. Untangling the confusion surrounding the estimation of gillnet selectivity // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 2000. Vol. 55. P. 1328–1337. DOI: 10.1139/f99-275.
24. Tanaka E. A. Method for calculating numerical estimates of gear selectivity curve // Fish. Sci. 2002. Vol. 68. P. 1081–1087. DOI: 10.1046/j.1444-2906.2002.00535.x.
25. Santos M., Gaspar M., Monteiro C., Erzini K. Gill net selectivity for European hake *Merluccius merluccius* from southern Portugal: plications for fishery management // Fish. Sci. 2003. Vol. 69. P. 873–882. DOI: 10.1046/j.1444-2906.2003.00702.x.
26. György A. I., Tata I., Special A. Relationship between horizontal hydroacoustic stock estimates and gill net catches of surface-oriented fish in shallow Lake Balaton (Hungary) // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2002. Vol. 405. P. 6–23. DOI: 10.1051/kmae/2012012.
27. DuFour M. R., Qian S. S., Mayer C. M., Van der Goot C. S. Evaluating catchability in a large-scale gill net survey using hydroacoustics: making the case for coupled surveys // Fish. Res. 2019. Vol. 211. P. 309–318. DOI: 10.1016/j.fishres.2018.11.009.
28. Millar R. The functional form of hook and gillnet selection curves cannot be determined from comparative catch data alone // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 1995. Vol. 52. P. 883–981. DOI: 10.1139/f95-088.
29. Изнанкин Ю. А. Уловистость жаберных сетей // Тр. ВНИРО. 1959. Т. 41. С. 124–135.
30. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Наука, 1965. 382 с.
31. Трещев А. И. Интенсивность рыболовства. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 236 с.

32. Сечин Ю.Т. Математическая модель кривой относительной уловистости жаберных сетей // Рыб. х-во. 1969. № 9.С. 56–58.
33. Баранов Ф.И. О биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. Отд. рыбоводства и науч.-пром. исслед. 1918. Т. 1, вып. 1.
34. Lobyrev F., Hoffman M.J. A morphological and geometric method for estimating the selectivity of gill nets // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2018. Vol. 28. P. 909–924. DOI: 10.1007/s11160-018-9534-1.
35. Lobyrev F., Hoffman M.J. A method for estimating fish density through the catches of gill nets // Fish. Management Ecol. 2022. Vol. 30. P. 24–36. DOI: 10.1111/feme.12597.
36. Osinov A.G., Volkov A.A., Pavlov D.A. Secondary contact, hybridization, and diversification in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) from lakes of the Norilo-Pyasininskaya water system, Taimyr: how many forms exist there? // Hydrobiologia. 2022. Vol. 849. P. 2521–2547. DOI: 10.1007/s10750-022-04869-x.
37. Christiansen J.S., Jorgensen E.H., Jobling M. Oxygen consumption in relation to sustained exercise and social stress in Arctic Charr *Salvelinus alpinus* (L.) // J. Exp. Zool. 1991. Vol. 260. P. 149–156. DOI: 10.1002/jez.140260020.
38. Marchand F., Magnan P., Boisclair D. Water temperature, light intensity and zooplankton density and the feeding activity of juvenile brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Freshwater Biol. 2002. Vol. 74. P. 2153–2162. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00961.x.
39. Courtney M.B., Scanlo B.S., Rikardsen A.H., Seitz A.C. Marine behavior and dispersal of an important subsistence fish in Arctic Alaska, the Dolly Varden // Environ. Biol. Fishes. 2016. Vol. 99. P. 209–222. DOI: 10.1007/s10641-015-0468-3.
40. Ware D.M. Bioenergetics of pelagic fish: Theoretical change in swimming speed and ration with body size // J. Fish. Res. Board Can. 1978. Vol. 35. P. 220–228. DOI: 10.1139/f78-036.
41. Касумян А.О., Павлов Д.С. Стайное поведение рыб. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 274 с.
42. Cui G., Wardle C.S., Glass C.W., Johnstone A.D.F., Mojsiewicz W.R. Light level thresholds for visual reaction of mackerel, *Scomber scombrus* L., to coloured monofilament nylon gill net materials // Fish. Res. 1991. Vol. 10. P. 255–263. DOI: 10.1016/0165-7836(91)90079-u.
43. Wardle C.S., Cui G., Mojsiewicz W.R., Glass C.W. The effect of colour on the appearance of monofilament nylon underwater // Fish. Res. 1991. Vol. 10. P. 243–253. DOI: 10.1016/0165-7836(91)90078-t.
44. Лобырев Ф.С., Пивоваров Е.А., Хохряков В.Р., Павлов С.Д. Популяционные характеристики плотвы, густеры и окуня в оз. Озерявки (национальный парк «Себежский») // Тр. ВНИРО. 2023. Т. 191. С. 37–52. DOI: 10.36038/2307-3497-2023-191-37-52.

REFERENCES

1. Izmailova A.V., Korneenkova N.Y. Lake area percentage in Russian Federation Territory and its governing factors. *Water Resources*. 2020;47(1):13–21. DOI 10.1134/S009780782001008X.
2. Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamura M. et al. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world’s greatest freshwater biodiversity in danger? *Journal of Great Lakes Research*. 2016;42:487–497. DOI: 10.1016/j.jglr.2016.02.011.
3. Volkova N., Kryuchkova G., Mikhaleva T., Polyayeva K., Sharipov R. Biologicheskaya produktivnost’ ozera Hanbalyk i ego rybohozyajstvennoe ispol’zovanie = [Biological productivity of lake Khabalyk and efficiency of its use for fishing]. *Vestnik rybokhozyaystvennoy nauki*. 2017;4(3):27–36. (In Russ.).
4. Lukerin A. Yu., Romanenko G.A., Osipov S.A. Produktivnost’ Kasmalinskoj ozernoj sistemy Altajskogo kraya = [Productivity of Kashmala lake system of the altai territory]. In: *Ozera Evrazii: problemy i puti ikh resheniya: Materialy II Mezhdunarodnoy konferentsii*. Kazan’; 2019. Vol. 2. P. 292–296. (In Russ.).
5. Ushakova A.A., Postnov I.E. Rasprostranenie i chislennost’ dvukh vidov ryb (rotana i devyatiigloy kolyushki), yavlyayushchikhsya invazionnymi dlya malyykh rek Nizhegorodskoy oblasti. *Vestnik Nizhegorodskoy Gosudarstvennoy Sel’skokhozyaystvennoy Akademii*. 2019;21(1):21–26. (In Russ.).
6. Rafikov R.R., Zakharov A.B., Novoselov A.P. Formirovanie rybnogo naseleniya malyykh vodohranilishch Respubliki Komi = [Formation of ichthyofauna in the minor reservoirs of the Komi Republic]. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) Federal’nogo Universiteta. Seriya: Estestvennyye Nauki*. 2015;(3):59–67. (In Russ.). DOI: 10.17238/issn2227-6572.2015.3.59.
7. Seleznev V.A., Selezneva A.V., Rakhuba A.V. et al. Kompleksnaya ocenka ekologicheskogo sostoyaniya malyykh rek (na primere reki Podstepnovki) = [Integrated assessment of the small rivers ecological status (the Podstepnovka river as a study case)]. *Vodnoe Khozyaystvo Rossii: Problemy, Tekhnologii, Upravlenie*. 2018;(6):83–100. (In Russ.).

8. Shibaev S.V., Sokolov A.V. Metod analiza ikhtiotsenozov malykh vodoemov Kaliningradskoy oblasti na osnove kontrol'nykh oblovov setnymi orudiyami lova. *Trudy VNIRO. Vodnye Biologicheskie Resursy*. 2014;151:158–164. (In Russ.).
9. Ionas V.A. Ob ulovistosti drifternoy seti. *Rybnoe Khozyaystvo*. 1966;(7):43–45. (In Russ.).
10. Kushnarenko A.I., Lugarev E.S. Otsenka chislennosti ryb po ulovam passivnymi orudiyami. In: *Informatsionnoe i matematicheskoe obespechenie issledovaniy syr'evoy bazy*. Sbornik nauchnykh trudov VNIRO. M.; 1985. S. 113–121. (In Russ.).
11. Grachev A.A., Mel'nikov V.N. Razrabotka i primeneniye matematicheskikh modeley dlya povysheniya effektivnosti lova ryby / EKINAS. M.: VNIERH; 2003. Vyp. 1. 48 s. (In Russ.).
12. Blinov V.V. O matematicheskikh modelyakh priblizheniya ryby k zhabernoy seti. *Trudy po promyshlennomu rybolovstvu*. TsNIITEiRKh. 1973;1:31–38. (In Russ.).
13. Baranov F.I. Tekhnika promyshlennogo rybolovstva. M.: Pishchepromizdat; 1960. 696 s. (In Russ.).
14. Hamley J.M., Regier H.A. Direct estimates of gillnet selectivity to walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1973;30:817–830. DOI: 10.1139/f73-137.
15. Millar R., Fryer R. Estimating the size-selection curves of towed gears, traps, nets and hooks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1999;9:89–116. DOI: 10.1023/A:1008838220001.
16. Denisov L.I. Metodika pryamogo ucheta chislennosti ryb na Kakhovskom vodokhranilishche. *Izvestiya GosNIORKh*. 1977;126:114–125. (In Russ.).
17. Sechin Yu.T. Otsenka chislennosti ryb po ulovam stavnykh setey. In: *Voprosy teorii i praktiki promyshlennogo rybolovstva. Povedeniye gidrobiontov v zone deystviya orudiy lova*. M.: VNIRO; 1998. S. 115–118. (In Russ.).
18. Winters G.H., Wheeler J.P. Direct and indirect estimation of gillnet selection curves of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1990;47:460–470. DOI: 10.1139/f90-050.
19. Borgstrom R. Direct estimation of gill-net selectivity for roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a small lake. *Fisheries Research*. 1989;7:289–298. DOI: 10.1016/0165-7836(89)90062-3.
20. Baranov F.I. Teoriya i raschet orudiy rybolovstva. M.: Pishchepromizdat; 1939. 965 s.
21. Sechin Yu.T. Matematicheskaya model' krivoy otositel'noy ulovistosti zhabernykh setey. *Rybnoe Khozyaystvo*. 1969;(9):56–58. (In Russ.).
22. Mahon R., Khokiattiwong S., Oxenford H. Selectivity of experimental gillnets for fourwing flyingfish, *Hirundichthys affinis*, off Barbados. *Environmental Biology of Fishes*. 2000;59:459–463. DOI: 10.1023/A:1026525311594.
23. Millar R. Untangling the confusion surrounding the estimation of gillnet selectivity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2000;55:1328–1337. DOI: 10.1139/f99-275.
24. Tanaka E.A. Method for calculating numerical estimates of gear selectivity curve. *Fisheries Science*. 2002;68:1081–1087. DOI: DOI: 10.1046/j.1444-2906.2002.00535.x.
25. Santos M., Gaspar M., Monteiro C., Erzini K. Gill net selectivity for European hake *Merluccius merluccius* from southern Portugal: plications for fishery management. *Fisheries Science*. 2003;69:873–882. DOI: 10.1046/j.1444-2906.2003.00702.x.
26. György A.I., Tata L., Special A. Relationship between horizontal hydroacoustic stock estimates and gill net catches of surface-oriented fish in shallow Lake Balaton (Hungary). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2002;405:6–23. DOI: 10.1051/kmae/2012012.
27. DuFour M.R., Qian S.S., Mayer C.M., Van der Goot C.S. Evaluating catchability in a large-scale gill net survey using hydroacoustics: making the case for coupled surveys. *Fisheries Research*. 2019;211:309–318. DOI: 10.1016/j.fishres.2018.11.009.
28. Millar R. The functional form of hook and gillnet selection curves cannot be determined from comparative catch data alone. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1995;52:883–981. DOI: 10.1139/f95-088.
29. Iznankin Yu.A. Ulovistost' zhabernykh setey. *Trudy VNIRO*. 1959;41:24–135. (In Russ.).
30. Nikol'skiy G.V. Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noy eksploatatsii i vosproizvodstva rybnnykh resursov. Moskva: Nauka; 1965. 382 s. (In Russ.).
31. Treshchev A.I. Intensivnost' rybolovstva. M.: Legkaya i Pishchevaya Promyshlennost'; 1983. 236 s. (In Russ.).
32. Sechin Yu.T. Matematicheskaya model' krivoy otositel'noy ulovistosti zhabernykh setey. *Rybnoe Khozyaystvo*. 1969;(9):56–58. (In Russ.).
33. Baranov F.I. O biologicheskikh osnovaniyakh rybnogo khozyaystva. *Izvestiya Otdela Rybovodstva i Nauchno-Promyshlennykh Issledovaniy*. 1918;1(1). (In Russ.).
34. Lobyrev F., Hoffman M.J. A morphological and geometric method for estimating the selectivity of gill nets. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2018;28:909–924. DOI: 10.1007/s11160-018-9534-1.
35. Lobyrev F., Hoffman M.J. A method for estimating fish density through the catches of gill nets. *Fisheries Management and Ecology*. 2022;30:24–36. DOI: 10.1111/feme.12597.

36. Osinov A.G., Volkov A.A., Pavlov D.A. Secondary contact, hybridization, and diversification in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) from lakes of the Norilo-Pyasinskaya water system, Taimyr: how many forms exist there? *Hydrobiologia*. 2022;849:2521–2547. DOI: 10.1007/s10750-022-04869-x.
37. Christiansen J.S., Jorgensen E.H., Jobling M. Oxygen consumption in relation to sustained exercise and social stress in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.). *Journal of Experimental Zoology*. 1991;260:149–156. DOI: 10.1002/jez.140260020.
38. Marchand F., Magnan P., Boisclair D. Water temperature, light intensity and zooplankton density and the feeding activity of juvenile brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Freshwater Biology*. 2002;74:2153–2162. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00961.x.
39. Courtney M.B., Scanlo B.S., Rikardsen A.H., Seitz A.C. Marine behavior and dispersal of an important subsistence fish in Arctic Alaska, the Dolly Varden. *Environmental Biology of Fishes*. 2016;99:209–222. DOI: 10.1007/s10641-015-0468-3.
40. Ware D.M. Bioenergetics of pelagic fish: Theoretical change in swimming speed and ration with body size. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1978;35:220–228. DOI: 10.1139/f78-036.
41. Kasumyan A.O., Pavlov D.S. Stajnoe povedenie ryb = [Schooling behavior in fish]. Moscow: KMC Scientific Publishers Association; 2018. 274 c. (In Russ.).
42. Cui G., Wardle C.S., Glass C.W., Johnstone A.D.F., Mojsiewicz W.R. Light level thresholds for visual reaction of mackerel, *Scomber scombrus* L., to coloured monofilament nylon gill net materials. *Fisheries Research*. 1991;10:255–263. DOI: 10.1016/0165-7836(91)90079-u.
43. Wardle C.S., Cui G., Mojsiewicz W.R., Glass C.W. The effect of colour on the appearance of monofilament nylon underwater. *Fisheries Research*. 1991;10:243–253. DOI: 10.1016/0165-7836(91)90078-t.
44. Lobyrev F.S., Pivovarov E.A., Khokhryakov V.R., Pavlov S.D. Populyacionnye harakteristiki plotvy, gustery i okunya v oz. Ozeryavki (nacional'nyj park «Sebezhsckij») = [Population parameters of roach, white bream and perch in the lake Ozeryavki (Sebezhsckij national park)]. *Trudy VNIRO*. 2023;191:37–52. (In Russ.). DOI: 10.36038/2307-3497-2023-191-37-52.