

ЗООЛОГИЯ

Научная статья
УДК 597.5.574.34
doi: 10.17223/19988591/65/5

Плотность и биомасса арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из двух олиготрофных озер на участках, различных по кормности

Федор Сергеевич Лобырев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ), Москва, Россия, lobyrev@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

Аннотация. На основе сетных уловов получены оценки плотности и биомассы арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) из различных точек озер Лама и Капчук (Красноярский край); построена динамика отношения «масса–длина» для локальных популяций из каждой точки. Путем попарных сравнений количественных параметров выявлены статистически значимые различия по плотности и биомассе изучаемых группировок в отдельных точках. Уникальная для каждой станции динамика отношения «масса – длина» свидетельствует о стабильности плотностных параметров на период сбора данных. Относительно высокая плотность гольца в предустьевых зонах нерестовых рек указывает на аттрактивное действие аллохтонного органического вещества. Выдвинута гипотеза о формировании градиента плотностных показателей в соответствии с градиентом кормности в отдельных озерах. Гольц-«пучеглазка», считающийся глубоководным видом, представлен в уловах, полученных с глубин 12–28 м, где доля самок с икрой на III–IV стадии зрелости достигает 30%.

Ключевые слова: арктический гольц, «пучеглазка», плотность, биомасса, масса–длина, Лама, Капчук

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 17-04-00063.

Благодарность: автор выражает благодарность А.Г. Основу, МГУ им. М.В. Ломоносова за организацию экспедиции и Павлову Д.А. за консультации.

Для цитирования: Лобырев Ф.С. Плотность и биомасса арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из двух олиготрофных озер на участках, различных по кормности // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 92–110. doi: 10.17223/19988591/65/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/65/5

Density and biomass of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) from the two oligotrophic lakes at biotopes with different trophic levels

Feodor S. Lobyrev

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation, lobyrev@mail.ru,
<https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

Summary. This investigation is aimed to estimate density and biomass of Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) from four points, different in trophic level and located in two oligotrophic lakes – Lama and Kapchuk, in Krasnoyarsk Territory and Taimyr, respectively. The samples were collected by gillnets from August 5 to September 3, 2019, near the mouths of two spawning rivers: the Nikita-Yuryah river flowing into Lake Kapchuk (69°48'N, 90°98'E) and the Bunisyak river flowing into Lake Lama (69°39'N, 91°59'E). One station was also chosen for each lake ~ 4 km away from the rivers' mouths: the point (69°48'N, 91°88'E) on Lake Kapchuk and the point (69°41'N, 91°52'E) on Lake Lama. The sampling was conducted by placing single-walled gillnets with a mesh size of 20, 30 and 40 mm on the bottom, with 12 hours of fishing time. In total, there were 239 specimens of charr belonging to five morphotypes.

Charr density in the four points was as follows, point 1-0.014 ind/m³, point 2-0.024 ind/m³, point 3-0.011 ind/m³, and point 4-0.027 ind/m³; charr biomass was: point 1-1.69 g/m³, point 2-4.72 g/m³, point 3-3.55 g/m³, and point 4-5.04 g/m³. In addition, the weight-length relationship was plotted jointly for all morphotypes from the four points. By means of pairwise comparisons of quantitative parameters (density and biomass), statistically significant differences in density and biomass were revealed between populations from the lake points and those from rivers' mouths. The weight-length relationship is unique for each station that indicates stability of density and biomass values for the period of data collection. The relatively high charr density in the pre-mouth zones of spawning rivers demonstrates attractive effect of allochthonous organic introduced by the river flow. One of the morph, the “Goggle-eyed” charr (considered a deep-water species), is represented in the catches obtained from depths of 12–28 m, where the ratio of females at maturity stages III-IV reaches 30%.

A comparative analysis of density and biomass carried out in different habitats allows assuming that there are background density and biomass of charr (and other species of fish) in both lakes, which is significantly lower than those in the high-trophic areas confined to the pre-mouth zones of spawning rivers. This hypothesis is also confirmed by the statistical analysis results which indicate non-random differences in density and biomass values. The fact that all morphotypes inhabit the same biotope may indicate wide feeding spectra of each morph, which makes it possible to effectively consume food resources in oligotrophic lakes. Therefore, it can be assumed that if Baranov's principle of the dependence of fish abundance on food abundance is true for individual water bodies, it will also be true for zones/biotopes of one water body with different trophic levels. In this regard, the hypothesis that the gradient of density and biomass of charr population is equivalent to the gradient of trophic levels will be valid.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 54 References.

Keywords: arctic charr, “goggle-eyed” charr, density, biomass, weight–length relationships, Lama, Kapchuk

Fundings: This work was partially supported by Russian Foundation for Basic Research (Grant № 17-04-00063).

Acknowledgments: The author expresses gratitude to Osnov A.G., Lomonosov Moscow State University, for organizing the expedition and to Pavlov D.A. for consulting.

For citation: Lobyrev FS. Density and biomass of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) from the two oligotrophic lakes at biotopes with different trophic levels. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:92-110. doi: 10.17223/19988591/65/5

Введение

Распределение рыб в экологическом отношении является фундаментальной проблемой современной ихтиологии, тесно связанной с такими явлениями, как миграция, нагул и воспроизводство [1]. В рамках современных подходов учет распределения гидробионтов важен для изучения демографических и экосистемных процессов, разработки рабочих моделей биосистем, а также решения ряда хозяйственных вопросов [2, 3]. Относясь к числу базовых понятий при определении биоресурсного потенциала водных экосистем, динамика численности рыб в пространстве и времени учитывается в различных стратегиях рационального использования биоресурсов [4–6]. Корректное описание распределения рыб и его интерпретация как многопланового экологического явления, таким образом, актуальны в любых сферах биологических исследований.

Формирование представлений о распределении рыб в конкретном водоеме базируется на оценках, полученных с помощью так называемых *статического* и *динамического* подходов [1]. Статичный подход связан с выявлением распределения рыбы по акватории в текущий момент времени [7–9], динамический подход подразумевает описание динамики количественных характеристик популяции, плотности и биомассы, в пространстве и времени с учетом как случайного (ситуационного) перемещения рыбы по водоему, так и направленного, обусловленного миграционным поведением [10–12]. Хотя динамический подход предоставляет существенно более полную информацию, в силу ограниченных возможностей и прежде всего времени исследователь чаще всего довольствуется именно статичной картиной плотностных параметров.

Распределение рыб в озерных и речных системах имеет свои особенности. В речных системах течение играет ключевую роль как фактор среды, обуславливающий биотопическую неоднородность как в поперечном, так и в продольном направлениях водотока [13–16], являясь также движущей силой и для самих гидробионтов, канализируя их перемещение в пространстве [17, 18]. В противоположность этому водная среда озерных систем характеризуется значительно меньшей лабильностью, а сами озерные системы – более высокой монотонностью биотопов и размытостью количественных характеристик абиотических параметров [19, 20]. Это накладывает свой отпечаток на характер распределения ихтиофауны по акватории водоема, на особенности перемещения рыбы и на величины плотностных показателей.

Величины локальной плотности и биомассы вида по акватории формируются одновременно под влиянием как случайных причин, не поддающихся количественному анализу, так и факторов / параметров среды, которые можно непосредственно оценить и измерить [21, 22]. Множество случайных причин ответственно прежде всего за мозаичность распределения рыбы по акватории [23], а под воздействием факторов среды, среди которых особую роль играет трофический фактор, формируется *порядок* величин плотностных характеристик, определяющий среднее значение плотности и биомассы по водоему, а также границы колебания этих величин [24, 25]. В этой связи ключевая роль в озерных экосистемах отводится трофическому статусу, на фоне которого совместно с другими параметрами среды определяются видовой состав ихтиофауны, внутривидовая структура и количественные популяционные характеристики [26].

Работы, связанные с анализом пространственного распределения рыб в зависимости от величин параметров среды, представляются актуальными как в теоретическом плане – в связи с необходимостью выявления закономерностей формирования, пространственной организации и функционирования ихтиоценозов в водоемах различных широт, так и с позиции охраны и рационального использования рыбных ресурсов, подверженных антропогенному воздействию [27]. Такие исследования важны для любых водных объектов и в особенности для водоемов охранных зон, где массовые виды помимо прочего определяют и рекреационную привлекательность особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

Озера Лама и Капчук, Красноярский край, п-ов Таймыр, являются олиготрофными озерами [28], расположенными на границе заповедника «Путанский». Площадь оз. Лама 318 км², глубина свыше 200 м; согласно государственному водному реестру, в озеро впадает 10 крупных рек, из которых наибольшую протяженность имеют нерестовые реки Микчангда (129 км) и Бунисяк (41 км). Площадь оз. Капчук 23 км², глубина 110 м; в озеро впадают реки Никита-Юрэх (40 км) и Деме (29 км). Из оз. Капчук вытекает р. Капчук протяженностью около 2,5 км, соединяющая оз. Капчук с оз. Лама. В озерах обитают около 20 видов рыб, в том числе и арктический голец *Salvelinus alpinus* (L.) – перспективный объект биологических исследований различных направлений [29–31], а также привлекательный объект любительского рыболовства.

Цель работы заключается в интерпретации оценочной плотности и биомассы арктических гольцов в четырех точках на оз. Лама и оз. Капчук в связи с наблюдаемыми факторами среды. Задачами исследования являются получение оценок плотности и биомассы на основе уловов жаберных сетей, построение отношений «масса – длина» как одного из показателей роста и общий анализ причин, определяющих величины плотностных характеристик; метод оценки плотности записан в коде языка R и размещен в репозитории <https://github.com/ItaiVR/Lobyrev-selectivity>. Настоящая работа может иметь важное значение в свете последствий техногенной катастрофы из-за разлива в 2020 г. дизельного топлива на ТЭЦ-3 в Кайеркане (район Норильска), что оказало крайне негативное воздействие на водную биоту

одного из участков Норило-Пясинской озерно-речной системы [32, 33], к которой принадлежат и данные озера.

Материалы и методы

Выборки гольца получены сетным ловом в период с 5 августа по 3 сентября в 2019 г. вблизи устьев двух нерестовых рек: р. Никита-Юрэх, впадающей в оз. Капчук ($69^{\circ}48'N$, $90^{\circ}98'E$), и р. Бунисяк, впадающей в оз. Лама ($69^{\circ}39'N$, $91^{\circ}59'E$); средние глубины лова 15 и 12 м соответственно. Были также выбраны по одной контрольной станции для каждого озера: точка с координатами ($69^{\circ}48'N$, $91^{\circ}88'E$) на оз. Капчук и точка ($69^{\circ}41'N$, $91^{\circ}52'E$) 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. 1). Обловы проведены одновременной постановкой на дно одностенных жабберных сетей шага ячеи 20, 30 и 40 мм; длина 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 и станция (4) – 7 обловов. В процессе первичной обработки уловов все рыбы были измерены, взвешены и сфотографированы, взяты отолиды на возраст, а также сняты параметры для оценки плотности: максимальный охват тела, длина челюсти и принадлежность к классу «объясчавшихся» и «запутавшихся» рыб (см. методику).

Расчет плотности и биомассы произведен с использованием метода оценки плотности по сетным уловам [34, 35] и представлен в репозитории https://github.com/Feodor1974/Charr_Lama_Kapchuk. В русскоязычном сегменте метод описан в статье, посвященной популяционным характеристикам трех массовых видов рыб в одном из озер национального парка «Себежский» [36].

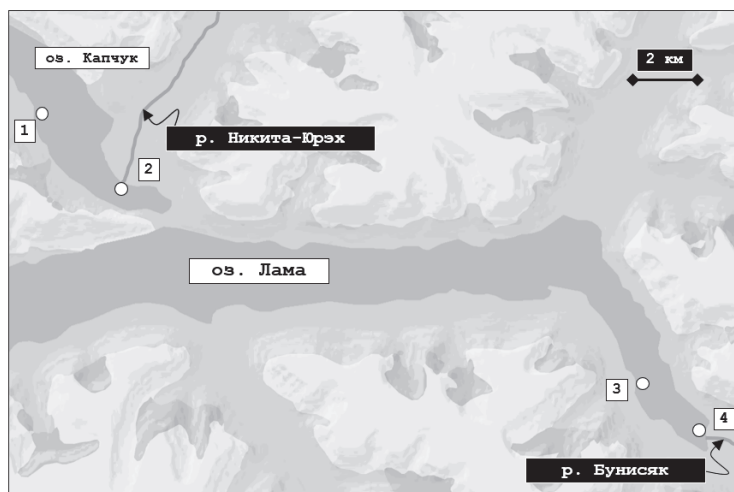


Рис. 1. Карта-схема района исследования; цифрами указаны места облова в озерах Лама и Капчук

[Fig. 1. Map of the research area; the numbers indicate the sampling points in lakes Lama and Kapchuk]

Результаты исследования и обсуждение

Суммарная выборка гольцов по четырем точкам составила 239 экз. (табл. 1). Совместно с гольцом в уловах было отмечено 41 экз. сига (*Coregonus lavaretus*), 4 валька (*Prosopium cylindraceum*), 9 сибирских ряпушек (*Coregonus sardinella*) и 23 налима (*Lota lota*). Эти рыбы не представлены в таблице, однако они учитывались при оценке плотности гольца как конкурирующие за рабочую поверхность полотна сети. Возраст гольцов определен лишь частично, что не позволило построить функции линейного и массового роста, в связи с чем для косвенной оценки роста использовалось широко применяемое в ихтиологическом анализе соотношение «масса – длина» [37–39]. Доли гольцов разных форм, средняя выборочная длина и разброс длин представлены в табл. 2; формы гольцов определены на основании результатов морфологического и генетического анализа текущего материала [30].

Оценки плотности гольца в четырех точках составляют: точка 1 – 0,014 экз./м³, точка 2 – 0,024 экз./м³, точка 3 – 0,011 экз./м³ и точка 4 – 0,027 экз./м³; оценки биомассы представлены следующими величинами: точка 1 – 1,69 г/м³, точка 2 – 4,72 г/м³, точка 3 – 3,55 г/м³ и точка 4 – 5,04 г/м³. Плотностные характеристики отдельных форм гольцов по всем точкам пропорциональны доле каждой формы в улове (табл. 2). Помимо расчета количественных оценок, построена динамика отношения «масса – длина» совместно для всех форм в четырех точках (рис. 2, *a–d*).

Таблица 1 [Table 1]

Размерный состав гольца в уловах по каждой станции и в сетях разной ячеи
(О – объежавшиеся рыбы, З – запутавшиеся рыбы)
[Size composition of charr in the catches from each station and in the nets of different mesh
(O – enmeshed fish, Z – entangled fish)]

Длина, см [Length, cm]	Номер станции [Station number]				Размер ячеи жаберной сети [Gillnet mesh size]					
					ячея 20 мм [mesh 20 mm]		ячея 30 мм [mesh 30 mm]		ячея 40 мм [mesh 40 mm]	
	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	14	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

Длина, см [Length, cm]	Номер станции [Station number]				Размер ячеи жаберной сети [Gillnet mesh size]					
					ячея 20 мм [mesh 20 mm]		ячея 30 мм [mesh 30 mm]		ячея 40 мм [mesh 40 mm]	
	1	2	3	4	О	3	О	3	О	3
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	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
50	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Итого [Totals]	239 экз. [ind.]				239 экз. [ind.]					

Таблица 2 [Table 2]

**Средняя, минимальная и максимальная длины гольцов различных форм
в уловах по четырем точкам и их доли в уловах (по [30])**
[The average, minimum and maximum length of charr of different morphotypes in catches
from four points, and their ratios in the samples (according [30])]

Номер станции [Station number]	1	2	3	4
Боганидская паляя [Boganida charr]	18,5 – 45,6 31,3 (0,06)	18,0 – 50,4 29,2 (0,08)	30,6 – 37,2 33,9 (0,09)	16,2 – 41,9 25,9 (0,26)
Голец Дрягина [Dryagin's charr]	—	16,9 – 49,3 28,6 (0,01)	24,7 – 44,2 35,4 (0,38)	14,0 – 39,6 25,2 (0,38)
Голец-«пучеглазка» [Goggle-eyed charr]	21,1 – 39,3 27,6 (0,13)	20,5 – 48,5 31,5 (0,22)	26,1 – 50,7 35,7 (0,46)	17,7 – 41,6 27,3 (0,23)
Горный голец [Mountain charr]	18,0 – 43,9 30,8 (0,09)	19,2 – 44,8 32,7 (0,20)	—	18,6 – 43,8 35,7 (0,13)
«Основная» форма [“Main” morphotype]	19,8 – 49,5 32,4 (0,72)	26,3 – 39,9 36,5 (0,49)	24,3 – 38,6 37,1 (0,07)	—
Объемы выборок, экз. [Sample size, ind.]	36	74	25	104

Примечание. Над чертой: min–max (см); под чертой: средняя длина (см) и доля гольцов данной формы от общей численности в улове в данной точке (в скобках).
[Note. Above the line: min–max (cm); below the line: the average length (cm) and the ratio of a given morphotype in the sample from a given point (in parentheses)].

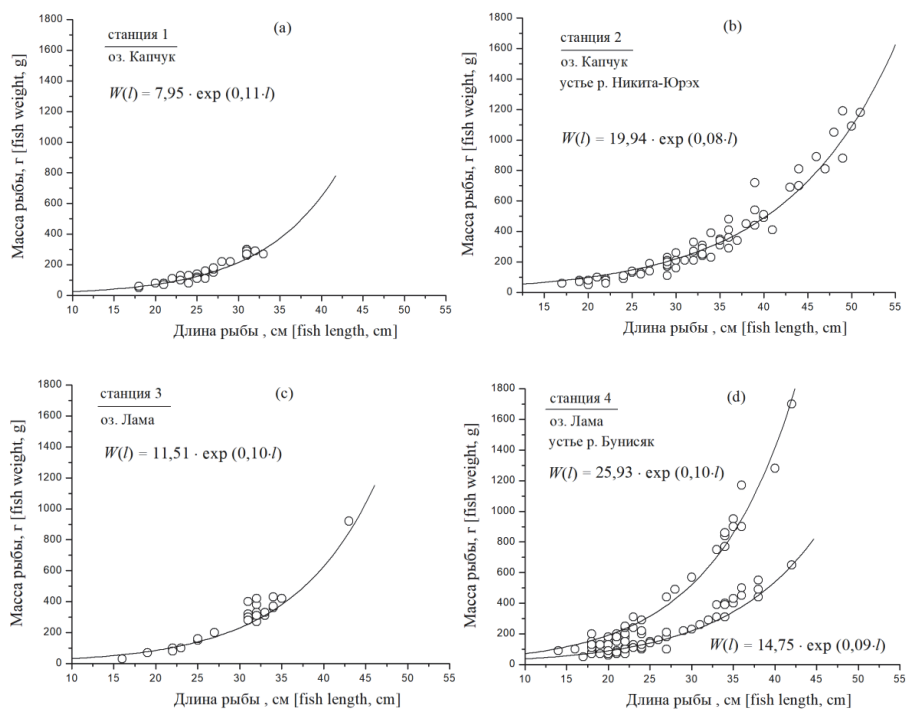


Рис. 2. Динамика отношений «масса – длина» для голец в четырех точках;

$W(l)$ – средняя индивидуальная масса рыбы размера l

[Fig. 2. “Weight–length” relationships for char from four stations;

$W(l)$ – an average weight of fish of size l]

Существует множество абиотических и биотических факторов среды, в совокупности определяющих плотностные характеристики и пространственное распределение рыб данного вида в конкретном водоеме в текущий момент времени. Основными ответами организма на определенные величины параметров среды являются а) рост, детерминирующий время созревания и готовность к размножению, и б) движение как составная часть кормового и репродуктивного поведения [41]. Для анализа, тем не менее, необходимо выбрать ограниченное количество факторов, в первую очередь определяющих плотность и биомассу вида на исследуемой территории. Известный советский ихтиолог Ф.И. Баранов предложил ставить во главу угла трофический фактор, показывая, что обилие рыб в водоеме обуславливается прежде всего кормностью и что все прочие естественно-исторические факторы важны, главным образом, постольку, поскольку они отражаются на кормности водоема [41]. Помимо этого, анализ проводился с учетом следующих явлений, широко представленных в природных системах: а) аллохтонное вещество в дистрофных и олиготрофных водоемах создает очаги плотности кормовых организмов, что вызывает аттрактивный трофический эффект у консументов высшего порядка [42, 43]; б) молодь лососевых рыб после ската некоторое время держится в предустьевых участках нерестовых

рек и ручьев, привлекая к себе хищника [44–46]; в) ветровой сгон способствует перемещению взвешенного органического вещества и живых организмов в горизонтальном направлении [47–49]; г) каннибализм как явление, типичное для лососевых рыб [50]. В основе интерпретации лежит попарное сравнение плотностных параметров, полученных для отдельных станций.

Станция (2) – станция (4). Выборки взяты в разных озерах в непосредственной близости от устьев нерестовых рек Никита-Юрэх и Бунисяк [29] в точках с высоким содержанием аллохтонной органики. Учитывая то, что озера Лама и Капчук относятся к классу олиготрофных озер [28], привнос органического вещества вызовет повышенную по сравнению с остальными частями водоема продукцию кормовых организмов, формирующую соответствующую плотность консументов. На высокую кормность биотопов указывают сравнительно высокие оценки плотности 0,024 и 0,027 экз./м³ и биомасса 4,72 и 5,04 г/м³ в точках (2) и (4) соответственно. Статистический анализ с использованием теста χ^2 показал отсутствие достоверных различий между количественными параметрами: величина χ^2 для плотности ($\chi^2 = 0,35$) и биомассы ($\chi^2 = 0,11$) меньше порогового значения 3,85 для одной степени свободы при уровне значимости $p = 0,05$, что позволяет в обоих случаях принять нулевую гипотезу. Кроме того, локальная группировка гольца в точке (4) (рис. 2, *d*) представлена по меньшей мере двумя группами с различными темпами роста: распределение, описываемое функцией $W(l) = 25,93 \cdot \exp(0,10 \cdot l)$ (верхняя ветвь), включает преимущественно гольца Дрягина и боганидскую палию, тогда как распределение, аппроксимированное функцией $W(l) = 14,75 \cdot \exp(0,09 \cdot l)$ (нижняя ветвь), принадлежит гольцу-«пучеглазке».

Как видно из табл. 2, первое место по обилию в точке (2) занимает «основная» форма гольца, 49% от улова, в то время как в точке (4) эта форма не отмечена. Для обеих точек характерно наличие гольца-«пучеглазки» примерно в равных долях – 22% в точке (2) и 23% в точке (4); существенная разница наблюдается для горного гольца – 20% в точке (2) и 13% в точке (4). Доля боганидской палии в точке (4) в три раза больше, чем в точке (2), – 26 и 8% соответственно. Наконец, наибольшее различие в относительном обилии отмечено для гольца Дрягина – 1% в точке (2) и 38% в точке (4).

Станция (1) – станция (3). Точки (1) и (3) в озерах Капчук и Лама удалены от устьев нерестовых рек на расстояния в среднем около четырех километров. Заметны схожие величины плотности – 0,014 и 0,011 экз./м³ при том, что оценки биомассы различаются почти вдвое – 1,69 и 3,55 г/м³ для точек (1) и (3) соответственно, что говорит о наличии в точке (3) более крупной рыбы. Значения χ^2 для плотности и биомассы равняются 1,44 и 12,60, вследствие чего в первом случае принимается ($1,44 < 3,85$), а во втором отвергается ($12,60 > 3,85$) нулевая гипотеза. При сопоставлении графиков (2, *a*) и (2, *c*) нужно отметить схожий диапазон размерных групп, массово представленных в выборках. Данный диапазон существенно меньше такового для выборки из точек (2) и (4), что связано с более низкой плотностью гольца в этих точках и соответственно, с более низкой вероятностью старших возрастных групп войти в улов [34]; тем не менее по мере увеличения

объема выборки старшие возрастные группы будут накапливаться. Более низкая по сравнению с точками (2) и (4) локальная плотность и биомасса гольца в точках (1) и (3) являются следствием пониженной кормности данных биотопов, так как на эти зоны уже не распространяется влияние речного стока.

Сравнивая доли различных форм из точек (1) и (3) (см. табл. 2), можно отметить долю гольца-«пучеглазки» в биотопе (1) почти в четыре раза ниже, чем в биотопе (3), – 13 и 46% соответственно, тогда как доля «основной» формы в биотопе (1) в 10 раз выше – 72 и 7%. Доля боганидской палии в точке (3) в полтора раза выше, чем в точке (1), – 9 и 6%. Наконец, голец Дрягина в биотопе (3) представлен долей в 38% от общей величины плотности и отсутствует в биотопе (1), тогда как горный голец отсутствует в точке (3) и имеет долю 8% в точке (1).

Станция (1) – станция (2). Величины плотностных показателей в точках (1) и (2) оз. Капчук указывают на более высокую плотность и биомассу гольца в кутовой части озера, куда впадает р. Никита-Юрэх, – 0,014 и 0,024 экз./м³, и 1,69 и 4,72 г/м³ соответственно. Значения χ^2 для плотности и биомассы составляют 6,93 и 22,34; обе величины превышают пороговое значение 3,85, что позволяет отвергнуть нулевую гипотезу о сходстве. Плотностные различия здесь можно отнести на счет более высокой кормности биотопа (2) вследствие привноса аллохтонной органики речным стоком. Необходимо учесть и следующее обстоятельство. На оз. Капчук имеется стабильное юго-восточное направление ветра вдоль центральной оси озера благодаря особому расположению окружающих его гор. Следствием такой ветровой устойчивости, например, является многолетний слой плавника толщиной до полутора метров и протяженностью по береговой линии около 2 км, скопившийся на побережье недалеко от устья р. Никита-Юрэх. Ветровой сгон воды также будет способствовать перемещению в кутовую часть озера как взвешенного органического вещества и планктона, так и ранней молодежи рыб, например, личинок и мальков нерестящегося в озере гольца, поднимающихся к поверхности вследствие суточных вертикальных миграций [49]. Устойчивое направление ветра совместно с речным стоком, таким образом, вносят существенный вклад в дифференциацию кормности по водоему и формируют соответствующие градиенты плотностных показателей рыб.

В соответствии с данными табл. 2, богадинская палия в биотопах (1) и (2) представлена почти равными долями – 6 и 8% соответственно, доля гольца-«пучеглазки» в точках (1) и (2) – 13 и 22%, а горный голец в точках (1) и (2) имеет доли 9 и 20%. Наконец, доли «основной» формы в точках (1) и (2) составляют 72 и 49%.

Станция (3) – станция (4). Факторы среды, ответственные за величины плотностных параметров в точках (3) и (4) оз. Лама, вероятно, такие же, как и для оз. Капчук, с той лишь разницей, что ветровая активность здесь не столь канализирована, а кормность оз. Лама в целом выше. Оценочная плотность для точек (3) и (4) составляет 0,011 и 0,027 экз./м³, что соответствует биомассе 3,55 и 5,04 г/м³. Значения χ^2 для плотности и биомассы равняются 17,73 и 3,01, на основании чего нулевая гипотеза о сходстве плотностных

оценок в первом случае отвергается ($17,73 > 3,85$), а во втором принимается ($3,01 < 3,85$). Характерным оказывается наличие в точке (3) одного распределения «масса – длина», тогда как в точке (4) отчетливо видны два тренда (см. рис. 2, *d*). Это является косвенным подтверждением обособленности группировок (3) и (4) по крайней мере в период сбора данных; в противном случае расстояние в ~4 км между точками (3) и (4) не могло бы служить препятствием к перемещению рыбы в обоих направлениях и взаимному перемешиванию, вследствие чего имела бы место однородность размерно-видового состава, которая была бы выявлена при сопоставлении.

Исходя из данных табл. 2, отмечены существенные различия прежде всего у боганидской палии в точках (3) и (4) – 9 и 26% соответственно. Доля гольца-«пучеглазки», наоборот, вдвое выше в точке (3) – 46 и 23% соответственно. Голец Дрягина в обеих точках представлен одинаковыми долями в 38%. Наконец, горный голец отсутствует в точке (3) и представлен долей 13% в точке (4), тогда как «основная» форма отсутствует в точке (4), а в точке (3) имеет долю 7%.

Сравнительный анализ количественных параметров локальных группировок из разных биотопов позволяет допустить существование фоновой плотности и биомассы гольца по акватории обоих озер, которая существенно ниже плотности и биомассы гольца в высококормных областях, приуроченных, в частности, к предустьевым зонам рек. Данная гипотеза находит свое подтверждение в результатах статистического анализа, свидетельствующих о значимых различиях в величинах количественных параметров. Вероятно, подобное допущение справедливо и по отношению к другим массовым видам рыб – например, весь налим и сиг были пойманы исключительно в предустьевых зонах. Наличие же в одном биотопе нескольких форм гольца говорит о достаточно широком пищевом спектре каждой формы, что в условиях олиготрофии обоих водоемов дает возможность эффективно потреблять кормовой ресурс. Можно предположить, следовательно, что если принцип Баранова о зависимости обилия рыб от кормности справедлив для отдельных водоемов, он также будет справедлив и для участков *одного* водоема с различной кормностью, где динамика кормности как аттрактивного фактора определенной силы создает соответствующий градиент плотностных показателей.

Необходимо отметить то примечательное обстоятельство, что голец-«пучеглазка», считающийся глубоководным видом [29, 51], был пойман на глубинах 12–28 м, причем в точках (3) и (4) около 30% всех особей «пучеглазки» представлено самками с икрой на III–IV стадии зрелости. Как показано выше, одно из распределений «масса – длина» на рис. 2, *d*, аппроксимированное функцией $W(l) = 14,75 \cdot \exp(0,09 \cdot l)$, принадлежит гольцу-«пучеглазке». Параметры функции схожи с таковыми для точки (3), $W(l) = 11,51 \cdot \exp(0,10 \cdot l)$, где на долю «пучеглазки» приходится 46% всего объема выборки. Факт наличия гольца-«пучеглазки» на относительно мелководном горизонте в обоих озерах зафиксирован впервые, и это может послужить стимулом к дополнительным исследованиям, посвященным

уточнению представлений об экологии не только этой формы, но и других форм гольца как в озерах Лама и Капчук, так и во многих водоемах региона.

Выбор функции для описания динамики отношений «масса – длина» сделан в пользу экспоненциальной зависимости вида $A \cdot \exp(B \cdot l)$ по причине высокого абсолютного значения параметра A по сравнению, например, с параметром A в широко используемой для этих целей степенной функции $A \cdot l^B$ [38, 39]. В случае экспоненциальной зависимости при округлении величины A данный параметр остается значимой величиной, что делает сопоставление более иллюстративным. К примеру, величины параметра A экспоненциальной функции для точек (2) и (3), округленные до сотых, равняются 19,94 и 11,51 соответственно (см. рис. 2, *b–c*), тогда как при аппроксимации тех же самых распределений степенной функцией $A \cdot l^B$ величины параметра A , округленные до тысячных, составляют 0,011 и 0,003. Тем не менее следует отметить, что математическое описание распределения «масса – длина» любой из двух функций оказывается по сути формальным, и выбор здесь продиктован лишь большей наглядностью экспоненциального уравнения.

Остается открытым вопрос о стабильности плотностных характеристик в каждой отдельной точке и в озерах Лама и Капчук в целом. Вопрос напрямую связан с проблемой панмиксии и степенью ее выраженности по крайней мере для отдельных форм гольца, о чем на данном этапе можно говорить преимущественно с позиции гипотезы. Согласно проведенным ранее исследованиям, у боганидской палии, «пучеглазки» и горного гольца из озер Лама и Капчук и из разных точек каждого из озер отсутствуют значимые различия как в популяционно-генетической структуре [30], так и по морфологическим признакам и форме отолитов [52]. Однородность генетической структуры локальных группировок достоверно свидетельствует об отсутствии «хоминга», вследствие чего производители, случайным образом перемещаясь по водоему, в конечном счете перемешиваются на разных нерестилищах. Соответственно, для данных морфотипов следует допустить существование панмиксных популяций благодаря эффективному числу мигрантов (прежде всего, между озерами), достаточному для формирования генетически однородных группировок с одними и теми же онтогенетическими траекториями [52]. Стабильность плотностных параметров, с одной стороны, и одновременно возможность внутри- и межозерных перемещений гольца – с другой, хорошо согласуются с понятием «емкости среды» отдельных биотопов [53, 54], которая (емкость) характеризуется совокупностью величин биотических и абиотических показателей и в первую очередь величиной кормности [41]. Каждый биотоп, таким образом, способен «вместить» определенное количество гольцов разных форм в составе других видов рыб, имеет характерную «упругость» по отношению к дополнительному количеству мигрантов из смежных областей, а особи из соседних биотопов взаимозаменяемы.

Текущий анализ, строго говоря, мог бы быть проведен с использованием нормированных уловов, однако показатель «улов на усилие» нельзя ставить в один ряд с плотностными характеристиками, использование которых в промысловой ихтиологии и различных биологических исследованиях

несравненно шире. Например, экологическая катастрофа 2020 г. в результате разлива нефтепродуктов в р. Амбарная (Норильск) не затронула биоты озер Лама и Капчук, в связи с чем плотностные показатели местных ихтиоценозов могли бы послужить эталонами при анализе и моделировании состояний ихтиофауны водоемов Норило-Пясинской водной системы, подвергшихся негативному воздействию.

Заключение

Выявлены статистически значимые различия между плотностными характеристиками арктического гольца различных форм в биотопах, приуроченных к предустьевым зонам нерестовых рек, и в биотопах без влияния речного стока. Пять форм арктического гольца отмечены совместно на всех станциях. Голец-«пучеглазка», считающийся глубоководным видом, обнаружен во всех точках на глубинах в диапазоне 12–28 м. В двух из четырех точек (оз. Лама) около 30% всех самок гольца-«пучеглазки» отмечены с икрой на III–IV стадии зрелости.

Список источников

1. Павлов Д.С., Мочек А.Д. Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129, № 6. С. 528–537.
2. Васильев П.В., Чистов С.В., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. Картографическое моделирование пространственно-временной динамики популяций рыб Псковского озера // Интеркарто. Интергис. 2018. Т. 24, № 2. С. 292–305. doi: 10.24057/2414-9179-2018-2-24-292-305
3. Криксунов Е.А., Чистов С.В., Васильев П.В. и др. Пространственно-временная динамика рыб Псковского озера // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81, № 1. С. 3–19. doi: 10.31857/S0044459620010042
4. Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Шатуновский М.И. Биотическое сообщество Северного Каспия: проблемы управления биологическими ресурсами // Усп. современ. биол. 2009. Т. 129, № 6. С. 598–609.
5. Utne K.R., Huse G., Ottersen G., Holst J. и др. Horizontal distribution and overlap of planktivorous fish stocks in the Norwegian Sea during summers 1995–2006 // Marine Biology Research. 2012. Vol. 8. PP. 420–441. doi: 10.1080/17451000.2011.640937
6. Gullestad P., Sundby S., Kjesbu O. Management of transboundary and straddling fish stocks in the Northeast Atlantic in view of climate-induced shifts in spatial distribution // Fish and Fisheries. 2020. Vol. 21. PP. 1008–1026. doi: 10.1111/faf.12485
7. Котегов Б.Г. Особенности видового состава и структуры сообществ рыб малых рек Удмуртской Республики // Экология. 2007. № 4. С. 274–282.
8. Герасимов Ю.В., Борисенко Э.С., Базаров М.И., Столбунов И.А., Цветков А.И. Распределение рыб в среднем течении большой равнинной реки под влиянием гидрофизических факторов // Биол. внутрен. вод. 2019. № 1. С. 42–50. doi: 10.1134/S032096521901008X
9. Pusey B.J., Kennard M.J., Arthington A.H. Discharge variability and the development of predictive models relating stream fish assemblage structure to habitat in north-eastern Australia // Ecology of Freshwater Fish. 2000. Vol. 9. PP. 30–50. doi: 10.1034/j.1600-0633.2000.90105.x
10. Павлов Д.С., Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Дегтев Е.А. Распределение рыб в пойменном озере (бассейн р. Иртыш) // Рыбное хозяйство. 2010. № 3. С. 68–70.

11. Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Будаев С.В., Павлов Д.С. Летнее и осеннее распределение рыб в озере Глубокое // *Вопр. ихтиол.* 2015. Т. 55, № 3. С. 279–287. doi: 10.7868/S0042875215030108
12. Maunder M., Punt A.E. A review of integrated analysis in fisheries stock assessment // *Fisheries Research*. 2013. Vol. 142. PP. 61–74. doi:10.1016/j.fishres.2012.07.025
13. Мартинсен Ю.В. Влияние течений на поведение рыб // *Рыбное хозяйство*. 1940. № 12. С. 23–27.
14. Поддубный С.А., Герасимов Ю.В., Новиков Д.А. Структура течений и распределение рыб в речных плесах верхневолжских водохранилищ // *Биол. внутрен. вод.* 2003. № 1. С. 89–97.
15. Kennard M.J., Otten J.D., Arthington A.H. et al. Multiscale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2007. Vol. 64. PP. 1346–1359. doi: 10.1139/f07-108
16. Mochek A.D., Pavlov D.S. Comparative Analysis of Fish Distribution in Lentic and Lotic Ecosystems (Review) // *Inland water biology*. 2021. Vol. 14. PP. 196–204. doi: 10.1134/S1995082921020103
17. Strange E.M., Moyle P.B., Foin T.C. Interactions between stochastic and deterministic processes in stream fish community assembly // *Environmental Biology of Fishes*. 1992. Vol. 36. PP. 1–15.
18. Poff N.L., Allan J.D. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrologic variability // *Ecology*. 1995. Vol. 76. PP. 606–627. doi: 10.2307/1941217
19. Меншуткин В.В. Логико-лингвистические модели популяций рыб и озерных экологических систем // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2011. № 4. С. 88–97.
20. Specziár A., György A.I., Erős T. Within-lake distribution patterns of fish assemblages: the relative rules of spatial, temporal and random environmental factors in assessing fish assemblages using gillnets in a large and shallow temperate lake // *Journal of Fish Biology*. 2013. Vol. 82(3). PP. 840–855. doi: 10.1111/jfb.12029
21. Charles A.T. Nonlinear costs and optimal fleet capacity in deterministic and stochastic fisheries // *Mathematical biosciences*. 1985. Vol. 173(2). PP. 271–299. doi: 10.1016/0025-5564(85)90016-1
22. Kappeler F., Wolfgang C., Danielle A., Dalponte G., Mormul R.P. The role of deterministic factors and stochasticity on the trophic interactions between birds and fish in temporary floodplain ponds // *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 773 (1). PP. 225–240. doi: 10.1007/s10750-016-2705-y
23. Nigel D.W., Jurek K. Stochastic determinants of assemblage patterns in coral reef fishes: a quantification by means of two models // *Environmental Biology of Fishes*. 1996. Vol. 47(3). PP. 255–267. doi: 10.1007/bf00000497
24. Mann K. Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review // *ICES Journal of Marine Science*. 1993. Vol. 50(2). PP. 105–119. doi: 10.1006/jmsc.1993.1013
25. Rowe D.K. Vertical segregation and seasonal changes in fish depth distributions between lakes of contrasting trophic status // *Journal of Fish Biology*. 1994. Vol. 45(5). PP. 787–800. doi: 10.1111/j.1095-8649.1994.tb00944.x
26. Hershey A.E., Getter G.M., McDonald M.E., Miller M.C. A Geomorphic-Trophic Model for Landscape Control of Arctic Lake FoodWebs // *BioScience* 1999. Vol. 49 (11). PP. 887–897. doi: 10.2307/1313648
27. Попов П.А. Ихтиоценозы больших олиготрофных озер субарктической зоны Средней Сибири // *Известия Алтайского отделения Русского географического общества*. 2018. № 2 (49). С. 84–94.
28. Заделёнов В.А., Дубовская О.П., Бажина Л.В., Глушенко Л.А., Исаева И.Г., Клеуша В.О., Семенченко К.А., Матасов В.В., Шадрин Е.Н. Новые сведения о биоте некоторых озер западной части плато Путорана // *Вестник Сибирского федерального университета. Биология*. 2017. Т. 10. С. 87–105.

29. Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю. В. Особенности личиночного периода развития холодноводной озёрно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Таймыр) // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51, № 2. С. 260–274.
30. 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. Vol. 849. PP. 2521–2547. doi: 10.1007/s10750-022-04869-x
31. Pavlov D.A., Osinov A.G. Differentiation of Arctic Charr *Salvelinus alpinus* Complex (Salmonidae) in Lakes Lama and Kapchuk (Taimyr) Based on Genetic Analysis, External Morphology, and Otolith Shape // *Journal of Ichthyology*. 2023. Vol. 63 (1). PP. 22–40. doi: 10.1134/S0032945223010101
32. Безматерных Д.М., Пузанов А.В., Котовщиков А.В. и др. Гидрохимические показатели качества воды Норило-Пясинской озерно-речной системы после разлива дизельного топлива на ТЭЦ-3 г. Норильска в 2020 г // *Сибирский экологический журнал*. 2021. Т. 28, № 4. С. 408–422. doi: 10.15372/SEJ20210402
33. Глянцецова Ю.С., Немировская И.А. Аварийный разлив дизельного топлива в Норильске // *Природа*. 2022. № 3(1279). С. 27–38. doi: 10.7868/S0032874X22030036
34. Lobyrev F., Hoffman M.J. A method for estimating fish density through the catches of gill nets // *Fisheries Management and Ecology*. 2023. Vol. 30. PP. 24–36. doi: 10.1111/fme.12597
35. Lobyrev F., Hoffman M.J. A morphological and geometric method for estimating the selectivity of gill nets // *Reviews in fish biology and fisheries*. 2018. Vol. 28. PP. 909–924. doi: 10.1007/s11160-018-9534-1
36. Лобырев Ф.С., Пивоваров Е.А., Хохряков В.Р., Павлов С.Д. Популяционные характеристики плотвы, густеры и окуня в оз. Озерявки (национальный парк «Себежский») // *Труды ВНИРО*. 2023. Т. 191. С. 37–52. doi: 10.36038/2307-3497-2023-191-37-52
37. Petrakis G., Stergiou K.I. Weight-length relationships for 33 fish species in Greek waters // *Fisheries Research*. 1995. Vol. 21(3-4). PP. 465–469. doi: 10.1016/0165-7836(94)00294-7
38. Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations // *Journal of Applied Ichthyology*. 2006. Vol. 22(4). PP. 241–253. doi: 10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x
39. Froese R., Tsikliras A.C., Stergiou K.I. Editorial Note on Weight-Length Relations of Fishes // *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*. 2011. Vol. 41 (4). PP. 261–263. doi: 10.3750/aip.2011.41.4.01
40. Касумян А.О., Павлов Д.С. Стайное поведение рыб. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2018. 274 с.
41. Баранов Ф.И. Избранные труды: Теория рыболовства. М. : Пищевая промышленность, 1971. Т. 3. 303 с.
42. Fuentes N., Güde H., Wessels M.S., Straile D. Allochthonous contribution to seasonal and spatial variability of organic matter sedimentation in a deep oligotrophic lake (Lake Constance) // *Limnologia : Ecology and Management of Inland Waters*. 2013. Vol. 43 (2). PP. 122–130. doi: 10.1016/j.limno.2012.06.003
43. Lau D.C., Sundh I., Vrede T., Pickova J., Goedkoop W. Autochthonous resources are the main driver of consumer production in dystrophic boreal lakes // *Ecology*. 2014. Vol. 95. PP. 1506–1519. doi: 10.1890/13-1141.1
44. Thorpe J.E. Salmonid fishes and the estuarine environment // *Estuaries*. 1994. Vol. 17 (1). PP. 76–93. doi: 10.2307/1352336
45. Bottom D.L., Jones K.K., Cornwell T.J., Gray A. Patterns of Chinook salmon migration and residency in the Salmon River estuary (Oregon) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2005. Vol. 64 (1). PP. 79–93. doi: 10.1016/j.ecss.2005.02.008
46. Bond M.H., Beckman B.R., Rohrbach L., Quinn T.P. Differential growth in estuarine and freshwater habitats indicated by plasma IGF1 concentrations and otolith chemistry in Dolly Varden *Salvelinus malma* // *Journal of Fish Biology*. 2014. Vol. 85 (5). PP. 1429–1445. doi: 10.1111/jfb.12493

47. Френкель С.Э., Смирнов Б.П., Пресняков А.В. Характеристика зоопланктона прибрежья острова Итуруп в период откочевки молоди лососевых в открытое море // Известия ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 189–195.
48. Чемагин А.А. Влияние абиотических факторов на особенности и динамику распределения рыб в малом притоке реки Иртыш // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2020. № 4. С. 66–80. doi: 10.24143/2073-5529-2020-4-66-80
49. Hrabik T.R., Jensen O.P., Martell S.J., Walters C.J., Kitchell J.F. Diel vertical migration in the Lake Superior pelagic community. I. Changes in vertical migration of coregonids in response to varying predation risk // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2006. Vol. 63. PP. 2286–2295. doi: org/10.1139/f06-124
50. Klemetsen A., Amundsen P.A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M.F., Mortensen E. Atlantic salmon *Salmo salar* (L.), brown trout *Salmo trutta* (L.) and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecology of Freshwater Fish. 2003. Vol. 12(1). PP. 1–59. doi: 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
51. Саввантова К.А., Максимов В.А., Нестеров В.Д. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (сем. Salmonidae) водоемов п-ова Таймыр // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20, № 2. С. 203–219.
52. Pavlov D.A., Osinov A.G. Differentiation of Arctic charr *Salvelinus alpinus* Complex (Salmonidae) in lakes Lama and Kapchuk (Taimyr) based on genetic analysis, external morphology, and otolith shape // Journal of Ichthyology. 2023. Vol. 63. PP. 22–40. doi: 10.1134/S0032945223010101
53. Chapman E.J., Byron C.J. The flexible application of carrying capacity in ecology // Global Ecology and Conservation. 2018. Vol. 12. PP. 1–12. doi: 10.1016/j.gecco.2017.e00365
54. Hudon C., Cattaneo A., Tourville A.M. et al. Oligotrophication from wetland epuration alter the riverine trophic network and carrying capacity for fish // Aquatic Science. 2012. Vol. 74. PP. 495–511. doi: 10.1007/s00027-011-0243-2

References

1. Pavlov DS, Mochek AD. Raspredelenie ryb v rechnykh sistemakh kak dinamichnoe yavlenie [Fish distribution in river systems as a dynamic phenomenon]. Uspekhi sovremennoy biologii; 2009;129:528-537. In Russian
2. Vasilyev P, Chistov SV, Kriksunov E, Bobyrev AE. Kartograficheskoe modelirovanie prostranstvenno-vremennoy dinamiki populyacij ryb Pskovskogo ozera [Cartographic modeling of spatial-temporal dynamics of fish populations from Pskov lake]. Interkarto. Intergis. 2018;24:292-305. doi: 10.24057/2414-9179-2018-2-24-292-305. In Russian
3. Kriksunov EA, Chistov SV, Vasiliev PV, Burmensky VA, Bobyrev AE, Melnik MM. The spatio-temporal dynamics of fish in Pskov lake. *Journal of General Biology*. 2020;81:3-19. doi: 10.31857/S0044459620010042
4. Bobyrev AE, Burmansky VA, Kriksunov EA, Shatunovsky MI. Biotic community of the northern caspian sea: problems of biological resources management. *Biology Bulletin Reviews*. 2009;129:598-609.
5. Utne KR, Huse G, Ottersen G, Holst J. et al. Horizontal distribution and overlap of planktivorous fish stocks in the Norwegian Sea during summers 1995–2006. *Marine Biology Research*. 2012;8:420-441. doi:10.1080/17451000.2011.640937
6. Gullestad P, Sundby S, Kjesbu O. Management of transboundary and straddling fish stocks in the Northeast Atlantic in view of climate-induced shifts in spatial distribution. *Fish and Fisheries*. 2020;21:1008-1026. doi:10.1111/faf.12485
7. Kotegov BG. Special features of fish species composition and community structure in small rivers of the Udmurt republic. *Russian Journal of Ecology*. 2007;38:253-261.
8. Gerasimov IV, Bazarov MI, Stolbunov IA, Tsvetkov AI, Borisenko ES. Film Distribution in the Middle Course of a Large Low land River under the Effect of Hydrophysical Factors. *Inland Water Biology*. 2019;12:74-82. doi: 10.1134/S032096521901008X.

9. Pusey BJ, Kennard MJ, Arthington AH. Discharge variability and the development of predictive models relating stream fish assemblage structure to habitat in north-eastern Australia. *Ecology of Freshwater Fish*. 2000;9:30-50. doi: 10.1034/j.1600-0633.2000.90105.x
10. Pavlov DS, Mochev AD, Borisenko ES, Degtevy A, Degtev AI. Raspredelenie ryb v pojmennom ozere (bassejn r. Irtysh) [Fish distribution in a floodplain lake (Irtysh river basin)]. *Rybnoe khozyaystvo*. 2010;3:68-70. In Russian
11. Mochev AD, Borisenko ES, Budaev SV, Pavlov DS. Summer and autumn distribution of fish in lake Glubokoe. *Journal of Ichthyology*. 2015;55:355-362. doi: 10.7868/S0042875215030108
12. Maunder M, Punt AE. A review of integrated analysis in fisheries stock assessment. *Fisheries Research*. 2013;142:61-74. doi:10.1016/j.fishres.2012.07.025
13. Martinsen YV. Vliyaniye techeniy na povedeniye ryb [Influence of currents on fish behavior]. *Rybnoe khozyaystvo*. 1940;12:23-27. In Russian
14. Poddubny SA, Gerasimov YU, Novikov DA. Current structure and fish distribution in riverine parts of the upper Volga reservoirs. *Inland water biology*. 2003;1:89-97.
15. Kennard MJ, Otten JD, Arthington AH et al. Multiscale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2007;64:1346-1359. doi: 10.1139/f07-108
16. Mochev AD, Pavlov DS. Comparative Analysis of Fish Distribution in Lentic and Lotic Ecosystems (Review). *Inland water biology*. 2021;14:196-204. doi: 10.1134/S1995082921020103
17. Strange EM, Moyle PB, Foin TC. Interactions between stochastic and deterministic processes in stream fish community assembly. *Environmental Biology of Fishes*. 1992;36:1-15.
18. Poff NL, Allan JD. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrologic variability. *Ecology*. 1995;76:606-627. doi: 10.2307/1941217
19. Menshutkin VV. Logiko-lingvisticheskie modeli populyatsiy ryb i ozernykh ekologicheskikh sistem. [Logical-linguistic models of fish populations and lake ecological systems] *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*. 2011;4:88-97. In Russian
20. Specziár A, György ÁI, Erős T. Within-lake distribution patterns of fish assemblages: the relative rules of spatial, temporal and random environmental factors in assessing fish assemblages using gillnets in a large and shallow temperate lake. *Journal of Fish Biology*. 2013;82(3):840-855. doi:10.1111/jfb.12029
21. Charles AT. Nonlinear costs and optimal fleet capacity in deterministic and stochastic fisheries. *Mathematical biosciences*. 1985;173:271-299. doi: 10.1016/0025-5564(85)90016-1
22. Kappeler F, Wolfgang C, Danielle A, Dalponte G, Mormul RP. The role of deterministic factors and stochasticity on the trophic interactions between birds and fish in temporary floodplain ponds. *Hydrobiologia*. 2016;773:225-240. doi:10.1007/s10750-016-2705-y
23. Nigel DW, Jurek K. Stochastic determinants of assemblage patterns in coral reef fishes: a quantification by means of two models. *Environmental Biology of Fishes*. 1996;47:255-267. doi: 10.1007/bf00000497
24. Mann K. Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review. *ICES Journal of Marine Science*. 1993;50:105-119. doi: 10.1006/jmsc.1993.1013
25. Rowe DK. Vertical segregation and seasonal changes in fish depth distributions between lakes of contrasting trophic status. *Journal of Fish Biology*. 1994;45:787-800. doi: 10.1111/j.1095-8649.1994.tb00944.x
26. Hershey AE, Getter GM, McDonald ME, Miller MC et al. A Geomorphic-Trophic Model for Landscape Control of Arctic Lake FoodWebs. *BioScience*. 1999;49:887-897. doi: 10.2307/1313648
27. Popov PA. Ikhtiotseenozy bol'shikh oligotrofnyykh ozer subarkticheskoy zony Sredney Sibiri [Ichthyocenoses of large oligotrophic lakes of the subarctic zone of Central Siberia]. *Izvestiya altayskogo otdeleniya russkogo geograficheskogo obshchestva*. 2018;2(49):84-94. In Russian
28. Zadelenov VA, Dubovskaya OP, Bazhina LV, Glushchenko LA, Isaeva IG, Kleush VO, Semenchenko KA, Matasov VV, Shadrin EN. New data on biota of some lakes in the

- western part of the Putorana plateau. [New information about the biota of some lakes in the western part of the Putorana plateau] *Vestnik Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya*. 2017;10:87-105. In Russian
29. Pichugin MY, Chebotareva YV. Patterns of development of the cold water lacustrine-riverine form of the dragon char (genus *Salvelinus*) from lake Lama (the Taimyr peninsula) during the larval period. *Journal of Ichthyology*. 2011;51:248-262.
 30. Osinov AG, Volkov AA, Pavlov DA. 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
 31. Pavlov DA, Osinov AG. Differentiation of Arctic Charr *Salvelinus alpinus* Complex (Salmonidae) in Lakes Lama and Kapchuk (Taimyr) Based on Genetic Analysis, External Morphology, and Otolith Shape. *Journal of Ichthyology*. 2023;63: 22-40. doi: 10.1134/S0032945223010101
 32. Bezmaternykh DM, Puzanov AV, Kotovshchikov AV, Drobotov AV, Folomeev AP. Hydrochemical indicators of water quality in the Norilsk–Pyasino lake–river system after a diesel fuel spill at Norilsk heat and power plant 3 in 2020. *Contemporary Problems of Ecology*. 2021;14:323-334. doi: 10.15372/SEJ20210402
 33. Glyaznetsova YU, Nemirovskaya IA. Accidental diesel fuel spill in Norilsk. [Emergency diesel fuel spill in Norilsk]. *Priroda*. 2022;3:27-38. doi: 10.7868/S0032874X22030036. In Russian
 34. Lobyrev F, Hoffman MJ. A method for estimating fish density through the catches of gill nets. *Fisheries Management and Ecology*. 2023;30:24-36. doi: 10.1111/feme.12597
 35. 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
 36. Lobyrev F, Pivovarov E, Khokhryakov V, Pavlov S. Populyacionnye kharakteristiki plotvy, gustery i okunya v oz. Ozeryavki (nacional'nyj park «Sebezhskiy») [Population parameters of roach, white bream and perch in the lake Ozeryavki (Sebezhsky national park)]. *Trudy VNIRO*. 2023;191:37-52. doi: 10.36038/2307-3497-2023-191-37-52. In Russian
 37. Petrakis G, Stergiou KI. Weight-length relationships for 33 fish species in Greek waters. *Fisheries Research*. 1995;21:465-469. doi: 10.1016/0165-7836(94)00294-7
 38. Froese R. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*. 2006;22:241-253. doi: 10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x.
 39. Froese R, Tsikliras AC, Stergiou KI. Editorial Note on Weight–Length Relations of Fishes. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*. 2011;41:261-263. doi: 10.3750/aip2011.41.4.01
 40. Kasumyan AO, Pavlov DS. Staynoe povedenie ryb. M. : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK; 2018. 274 p. In Russian
 41. Baranov FI. Izbrannye trudy: Teoriya rybolovstva. Moscow: Pishchevaya promyshlennost'; 1971;3. 303 p. In Russian
 42. Fuentes N, Güde H, Wessels MS, Straile D. Allochthonous contribution to seasonal and spatial variability of organic matter sedimentation in a deep oligotrophic lake (Lake Constance). *Limnologia: Ecology and Management of Inland Waters*. 2013;43:122-130. doi: 10.1016/j.limno.2012.06.003
 43. Lau DC, Sundh I, Vrede T, Pickova J, Goedkoop W. Autochthonous resources are the main driver of consumer production in dystrophic boreal lakes. *Ecology*. 2014;95:1506-1519. doi: 10.1890/13-1141.1
 44. Thorpe JE. Salmonid fishes and the estuarine environment. *Estuaries*. 1994;17:76-93. doi: 10.2307/1352336
 45. Bottom DL, Jones KK, Cornwell TJ, Gray A. Patterns of Chinook salmon migration and residency in the Salmon River estuary (Oregon). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2005;64(1):79-93. doi: 10.1016/j.ecss.2005.02.008
 46. Bond MH, Beckman BR, Rohrbach L, Quinn TP. Differential growth in estuarine and freshwater habitats indicated by plasma IGF1 concentrations and otolith chemistry in Dolly

- Varden *Salvelinus malma*. *Journal of Fish Biology*. 2014;85(5):1429-1445. doi: 10.1111/jfb.12493
47. Frenkel SE, Smirnov BP, Presnyakov AV. Harakteristika zooplanktona pribrezh'ya ostrova Iturup v period otkochevki molodi lososevykh v otkrytoe more [Characteristics of zooplankton at the coast of Iturup island in the time of salmon juveniles offshore migration]. *Izvestiya TINRO*. 2013;172:189-195. In Russian
 48. Chemagin AA. Vliyanie abioticheskikh faktorov na osobennosti i dinamiku raspredeleniya ryb v malom pritoke reki Irtysh [Influence of abiotic factors on features and distribution dynamics of fish in small tributary of Irtysh river]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo*. 2020;4:66-80. doi: 10.24143/2073-5529-2020-4-66-80. In Russian
 49. Hrabik TR, Jensen OP, Martell SJ, Walters CJ, Kitchell JF. Diel vertical migration in the Lake Superior pelagic community. I. Changes in vertical migration of coregonids in response to varying predation risk. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2006;63:2286-2295. doi: org/10.1139/f06-124.
 50. Klemetsen A, Amundsen PA, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'Connell MF, Mortensen E. Atlantic salmon *Salmo salar* (L.), brown trout *Salmo trutta* (L.) and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*. 2003;12:1-59. doi: 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
 51. Savvaitova KA, Maksimov VA, Nesterov VD. K sistematike i ekologii gol'tsov roda *Salvelinus* (sem. Salmonidae) vodoemov p-ova Taymyr [On the systematics and ecology of loaches of the genus *Salvelinus* (family Salmonidae) of reservoirs of the Taymyr peninsula]. *Voprosy ikhtiologii*. 1980;20:203-219. In Russian
 52. Pavlov DA, Osinov AG. Differentiation of Arctic charr *Salvelinus alpinus* Complex (Salmonidae) in lakes Lama and Kapchuk (Taimyr) based on genetic analysis, external morphology, and otolith shape. *Journal of Ichthyology*. 2023;63:22-40. doi: 10.1134/S0032945223010101
 53. Chapman EJ, Byron CJ. The flexible application of carrying capacity in ecology. *Global Ecology and Conservation*. 2018;12:1-12. doi: 10.1016/j.gecco.2017.e00365
 54. Hudon C, Cattaneo A, Tourville AM et al. Oligotrophication from wetland epuration alter the riverine trophic network and carrying capacity for fish. *Aquatic Science*. 2012;74:495-511. doi: 10.1007/s00027-011-0243-2

Информация об авторе:

Лобырев Федор Сергеевич – канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории онтогенеза каф. ихтиологии биологического ф-та Московского государственного университета (МГУ) (Москва, Россия).

<https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

E-mail: lobyrev@mail.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Feodor S. Lobyrev – Ph.D., researcher at the Laboratory of Ontogenesis of the Department of Ichthyology, Biological Faculty of Moscow State

<https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

E-mail: lobyrev@mail.ru

The Author declares no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 23.04.2023;
одобрена после рецензирования 25.12.2023; принята к публикации 18.03.2024.

The article was submitted 23.04.2023;
approved after reviewing 25.12.2023; accepted for publication 18.03.2024.