

УДК 597.552.51:502.175:502.4

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕВРОПЕЙСКОГО ХАРИУСА В УСЛОВИЯХ ОГРАНИЧЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ

© 2023 г. Э. И. Бознак^а, *, А. Б. Захаров^а, В. И. Пономарев^а

^аИнститут биологии Коми научного центра УрО РАН,
Россия 167982 Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

*e-mail: boznak@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 21.10.2021 г.

После доработки 15.08.2022 г.

Принята к публикации 17.08.2022 г.

Дана сравнительная оценка состояния популяций хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) двух уральских притоков р. Печора. Группировка хариуса р. Щугор (территория национального парка “Югид ва”) сохранилась в удовлетворительном состоянии с минимальными сдвигами популяционных характеристик. В р. Большая Сыня, охраняемой только в истоках, у хариуса наблюдается снижение максимального возраста (до 7+), доли повторно нерестившихся особей (4.0–4.8%) и рост коэффициента общей смертности. Ухудшение состояния популяции хариуса р. Большая Сыня обусловлено интенсивным нелегальным ловом рыбы. Отмечено, что в условиях ограниченных исходных данных более универсальным подходом оценки является использование комплекса традиционных показателей, тогда как метод LBI-индикаторов имеет лишь ограниченное применение.

Ключевые слова: европейский хариус, уральские притоки Печоры, особо охраняемые природные территории, возрастная структура, линейный рост, половое созревание, состояние популяции

DOI: 10.31857/S0367059723010043, **EDN:** GZGTGE

Многоплановая и усиливающаяся с годами деятельность человека неизбежно сказывается на состоянии водных экосистем и их биологических ресурсов [1–3]. Помимо непосредственного нарушения естественного гидрологического режима и техногенного загрязнения водоемов, значительно возрастает и пресс рыболовства (в том числе и незаконного). Объем последнего нередко значительно превосходит масштабы официального промышленного вылова [4] и приводит к многократному снижению численности многих лососеобразных рыб [5, 6]. Необходимой составляющей деятельности, направленной на охрану и восстановление рыбных ресурсов, является оценка состояния популяций рыб, подверженных разнотипным воздействиям.

На Европейском Северо-Востоке России расположен один из крупнейших в России и Европе национальный парк “Югид ва”. Статус особо охраняемой природной территории (ООПТ), труднодоступность и удаленность от крупных населенных пунктов способствовали сохранению большинства водных объектов, расположенных на этой территории, в практически ненарушенном состоянии [7]. По этим же причинам здесь, за редким исключением, фактически не проводились и систематические мониторинговые наблю-

дения [8, 9]. Основным антропогенным фактором, воздействующим на рыб, считается любительское рыболовство, имеющее на всей территории национального парка незаконный характер. Европейский хариус *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) в горных и полугорных реках Урала является доминантом, определяющим облик рыбного населения [10]. Этот вид рыб испытывает и основной пресс рыболовства.

Оценка состояния популяций рыб обычно основана на расчетах величины запаса. Этот метод хорошо себя оправдывает при наличии организованного промысла с налаженной системой получения достоверной информации. При отсутствии таких данных могут использоваться производственные модели либо применяются эмпирические, трендовые или другие приближенные методы [11]. В горных и полугорных реках применение сетных орудий на всех биотопах лова сильно затруднено. В связи с этим практически единственным способом описать состояние популяции хариуса является анализ размерно-возрастного состава и биологических показателей рыб, отловленных при помощи крючковых снастей. Подобные материалы, собранные в течение ряда лет, хотя и с некоторыми оговорками, позволяют оценить изменение таких популяционных характеристик, как возрастная

структура, характер роста, сроки наступления половозрелости и коэффициент смертности.

Другим подходом, часто используемым для оценки состояния стада рыб в условиях дефицита информации, является расчет индикаторов, основанных на анализе размерно-возрастной структуры уловов [12–14]. Считается, что такие индикаторы (LBI) отражают воздействие размерно-селективного рыболовства, а применение их комплекса обеспечивает разностороннюю оценку состояния эксплуатируемой группировки рыб [15, 16]. Данный подход широко применяется при описании состояния эксплуатируемых популяций рыб и регулирования их промысловых запасов [17–19].

Цель настоящей работы – на основе разных подходов оценить состояние популяций европейского хариуса, обитающего в двух уральских притоках бассейна р. Печора (реки Шугор и Большая Сыня), различающихся по степени охраны и антропогенной нагрузки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сборы хариуса выполнены в летние периоды 1986–2016 гг. на участке среднего течения р. Шугор в районе урочища “Средние Ворота” (64°21'15" с.ш., 58°17'45" в.д.). Работы на р. Большая Сыня проведены в июле 2002 г. Река Шугор – крупный правый приток р. Печоры, ее длина составляет 300 км, площадь водосбора – 9660 км². Бассейн р. Шугор целиком относится к территории национального парка “Югыд ва”. Река Большая Сыня (длина около 250 км, площадь водосбора 4040 км²) [20] лишь в верхнем течении (около 70 км) протекает по территории ООПТ.

Реки Шугор и Большая Сыня являются типичными уральскими водотоками. В горной полосе на перекатах и порогах скорость течения достигает 2–2.5 м/с, на плесах и ямах среднего и нижнего участков рек течение замедляется до 0.3–0.6 м/с. Глубина обычно не превышает 1–1.5 м, но на отдельных ямах достигает 4–8 м. Грунт на всем протяжении русла р. Шугор и в верхнем и среднем течении р. Большая Сыня галечниково-валунный. Берега рек большей частью поросшие смешанным лесом с елью, пихтой, обыкновенной и сибирской сосной, нередко образуются известняковые скалы, а в нижнем течении водотоков – многочисленные острова и протоки.

Отлов рыбы проводили при помощи крючковых снастей (спиннинг, поплавочная удочка, кораблик). При отлове хариуса в условиях горных рек крючковые орудия по сравнению с порядками ставных сетей обладают близкой [21], а порой и более низкой [8] селективностью. В любом случае сравнение данных, собранных с использованием одних и тех же орудий лова, позволяет до-

статочно точно описать изменения, происходящие в исследуемой популяции.

Сбор материала осуществляли в летний период на сходных биотопах обеих рек (перекаты и глубокие плесы со скоростью течения 1.5–2 м/с). Все выловленные рыбы (935 экз.) были подвергнуты биологическому анализу по стандартной методике [22]. Длину тела рыб (по Смитту) измеряли с точностью до 1 мм, массу – с точностью до 1 г. У отловленных рыб при вскрытии определяли пол и стадию зрелости гонад. Чешую для определения возраста собирали под спинным плавником из первых двух чешуйных рядов над боковой линией. Анализ роста рыб выполнен методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Э. Леа [23]. Для снижения погрешностей, возникающих при определении возраста и оценке роста, все измерения выполнены одним оператором.

Для оценки состояния группировок хариуса рек Шугор и Большая Сыня использовали традиционные параметры, применяемые при описании популяций рыб: возрастную структуру контрольных уловов, коэффициент общей смертности [24], определяемый как тангенс угла наклона нисходящей ветви кривой улова [25], а также показатель скорости линейного и весового роста рыб.

Скорость роста определена на основании уравнения степенной зависимости:

$$L_t = m_L \times t^{k_L},$$

где L_t – длина рыб в возрасте t ; m_L , k_L – коэффициенты [26].

Дополнительно рассчитан комплекс индикаторов, основанных на размерной (размерно-возрастной) структуре уловов (LBI), активно применяемых для оценки состояния эксплуатируемых стад морских, пресноводных и проходных видов рыб в условиях дефицита исходной информации [18, 27–29]: отношение средней длины 5% самых крупных экземпляров ($L_{\max 5\%}$) к теоретической предельной длине тела ($L_{\inf}$ – параметр уравнения линейного роста Берталанфи); отношение 95% распределения длин особей в уловах ($L_{95\%}$) к $L_{\inf}$; P_{mega} – доля экземпляров с длиной тела на 10% больше, чем $L_{\text{opt}} = 2/3 L_{\inf}$; отношение 25% распределения длин рыб в уловах ($L_{25\%}$) к длине тела, при которой происходит созревание 50% особей (L_{mat}); отношение длины тела при вхождении в промысел (L_c) к L_{mat} ; отношение средней длины тела экземпляров с длиной больше, чем L_c (L_{mean}), к L_{mat} ; отношение L_{mean} к L_{opt} ; отношение L_{mean} к ожидаемой средней длине тела при интенсивности промысла на уровне естественной смертности ($L_{F=M}$). Расчеты значений индикаторов и вспомогательных показателей выполнены по методике ICES [14].

Таблица 1. Доля возрастных групп в контрольных уловах хариуса из рек Щугор и Большая Сыня, %

Год	Возраст, лет												
	<i>n</i>	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+
р. Щугор, нижнее течение													
1986	115	—	18.3	12.2	22.6	27.8	4.4	5.2	3.5	1.7	3.5	0.9	—
1987	147	—	13.4	20.8	16.1	18.1	23.5	4	1.3	2	—	—	0.7
1990	81	5.8	28.7	13.8	13.8	26.4	6.9	1.2	2.3	1.2	—	—	—
1994	41	6.8	34.1	13.6	13.6	9.1	13.6	4.6	—	2.3	—	2.3	—
1996	237	1.5	11.1	14.4	22.2	14.4	12.2	11.9	7.1	2.6	0.4	1.9	0.4
2011	42	—	—	4.8	9.5	21.4	26.2	16.7	19.1	2.4	—	—	—
2016	93	2.1	7.4	8.4	28.4	21.1	8.4	11.6	5.3	7.4	—	—	—
р. Большая Сыня, верхнее течение													
2002	50	40.0	22.0	28.0	6.0	2.0	2.0	—	—	—	—	—	—
р. Большая Сыня, нижнее течение													
2002	62	9.7	8.1	46.8	30.6	4.8	—	—	—	—	—	—	—

РЕЗУЛЬТАТЫ

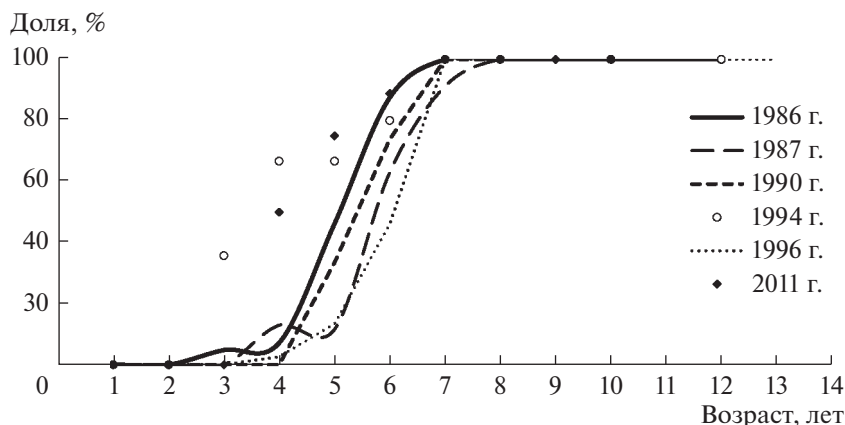
Возрастная структура. Контрольные уловы хариуса из р. Щугор включали рыб, относящихся к 7–12 возрастным классам. Максимальный возраст отловленных рыб достигал 14 лет (13+) (табл. 1). Соотношение возрастных групп в контрольных уловах при этом не оставалось постоянным. Так, в сборах 1990–1994 гг. заметно возрастала доля неполовозрелых четырехлетних (3+) особей. В дальнейшем этот показатель снижается, а возрастная структура приобретает облик, характерный для конца 1980-х гг.

В р. Большая Сыня на всех обследованных участках преобладали неполовозрелые особи возрастом от 3 до 5 лет (2–4+). Максимальный возраст хариуса не превышал 7+ (в верхнем течении реки), доля особей возрастом 6+ и старше не превышала 5%, а средний возраст – 4.2 года (см. табл. 1).

Половое созревание. Единичные случаи достижения функциональной половой зрелости у хариуса рек Щугор и Большая Сыня отмечаются в возрасте 3–4+, однако массовое созревание происходит здесь в более поздние сроки (5–6+) (рис. 1). В р. Щугор среди рыб возрастом 7+ лет доля неполовозрелых особей обычно не превышает 6–8%.

Возрастание доли половозрелых рыб в возрастных группах 3–6+ лет в сборах 1994 и 2011 гг. или снижение доли созревших восьмилетних (7+) особей в выборке 2016 г. из р. Щугор можно объяснить относительно небольшими объемами материала, собранного в эти годы.

Преобладание неполовозрелых рыб в уловах хариуса из р. Большая Сыня не позволяет провести детальный анализ сроков наступления массового полового созревания. Тем не менее в равнинной части реки (нижнее течение) половозрелые особи отмечаются в возрастной группе 5+,

**Рис. 1.** Доля половозрелых рыб в разных возрастных группах хариуса р. Щугор (по данным разных лет).

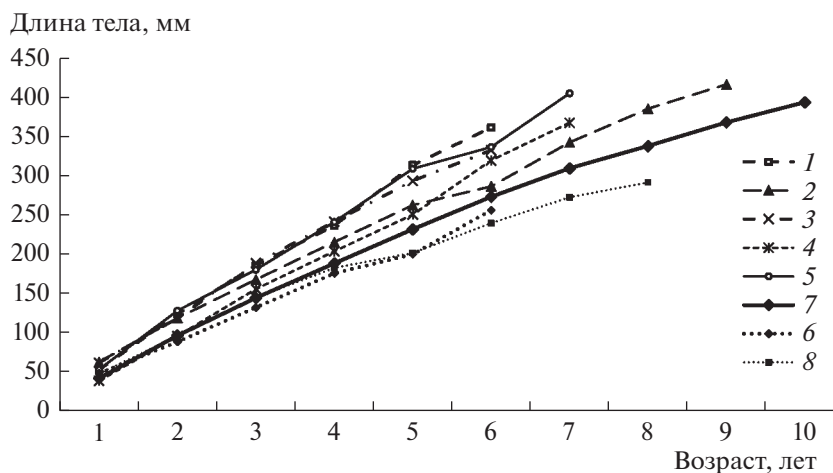


Рис. 2. Линейный рост хариуса из некоторых водотоков Европейского Северо-Востока России (по данным обратных расчислений). Данные по рекам Кожим (1), Илыч (2) и Косью (3) приведены по [5]; по рекам Вымь (4), Большая Сыня (верхнее (5) и нижнее (6) течение), Шугор (7) и Вашка (8) — наши данные.

тогда как на горном участке водотока обнаружен единичный случай созревания в более раннем возрасте (3+).

Линейный рост. По темпу роста хариус в р. Шугор несколько отстает от особей, обитающих в ряде других крупных тиманских и уральских притоков р. Печоры [30]. Тем не менее шугорский хариус опережает по этому показателю рыб из нижнего течения р. Большая Сыня (равнинный участок) и р. Вашка (равнинная река, относящаяся к бассейну р. Мезень) (рис. 2).

Групповой линейный рост хариуса, обитающего в реках Шугор и Большая Сыня в течение первых 10 лет жизни, хорошо описывается уравнением степенной зависимости (табл. 2). При этом значение коэффициента m_L довольно точно соответствует средней длине тела рыб в возрасте 1 года, полученной по результатам обратных рас-

числений (расхождение этих показателей в среднем около 5 мм).

Хариус р. Шугор по показателям уравнения роста уступает рыбам, отловленным в верхнем течении р. Большая Сыня, опережая тем не менее особей из нижнего течения этой реки. Отметим, что значения коэффициентов уравнения роста, рассчитанные для хариуса р. Шугор по данным разных лет, варьируют без четкой закономерности. По-видимому, их колебания обусловлены межгодовой изменчивостью условий нагула. В целом каких-либо признаков угнетения роста хариуса в исследованных водотоках не наблюдается.

Коэффициент смертности. Коэффициент общей смертности (Z) отражает скорость, с которой происходит убыль особей в популяции с течением времени. У хариуса в р. Шугор величина этого показателя в течение всего периода наблюдений су-

Таблица 2. Коэффициенты уравнения линейного роста (по Шмальгаузену), рассчитанные для разных выборок хариуса из рек Шугор и Большая Сыня

Водоток, участок	Год	Количество, экз.	$m_L \pm SD$	$k_L \pm SD$	R^2
Река Шугор, нижнее течение	1986	116	46.5 ± 2.60	0.97 ± 0.351	0.969
	1987	149	45.4 ± 2.25	0.94 ± 0.316	0.973
	1990	96	43.1 ± 2.20	1.01 ± 0.315	0.976
	1994	54	46.9 ± 0.82	0.96 ± 0.110	0.997
	1996	270	49.4 ± 2.29	0.94 ± 0.297	0.976
	2011	42	39.7 ± 2.23	1.06 ± 0.340	0.974
	2016	96	54.0 ± 1.99	0.89 ± 0.242	0.983
Река Большая Сыня					
верхнее течение	2002	50	56.9 ± 2.61	1.03 ± 0.202	0.989
нижнее течение	2002	62	47.0 ± 1.73	0.93 ± 0.149	0.994

Таблица 3. Коэффициент общей смертности (Z) хариуса из рек Щугор и Большая Сыня

Водоток, участок	Река Щугор, нижнее течение							Река Большая Сыня	
								верхнее течение	нижнее течение
Год	1986	1987	1990	1994	1996	2011	2016	2002	2002
Z	0.43	0.44	0.48	0.30	0.52	0.47	0.30	0.68	1.13
R^2	0.740	0.830	0.779	0.886	0.827	0.581	0.766	0.893	0.884

Таблица 4. Значения индикаторов (LBI), отражающих состояние группировок хариуса в реках Щугор и Большая Сыня

Год/Индикатор (LBI)	$L_{5\%max}/L_{inf}$	$L_{95\%}/L_{inf}$	P_{mega}	L_c/L_{mat}	$L_{25\%}/L_{mat}$	L_{mean}/L_{mat}	L_{mean}/L_{opt}	$L_{mean}/L_{F=M}$
Целевые значения (RP) [14]	≥ 1	> 0.8	> 0.3	> 1	> 1	> 1	≈ 1	≥ 1
р. Щугор, нижнее течение								
1987	0.48	0.43	0	0.72	0.78	0.94	0.53	0.78
1990	0.49	0.48	0	0.6	0.69	0.87	0.52	0.8
1994	0.58	0.53	0	0.67	0.71	0.89	0.53	0.78
1996	0.55	0.50	0	0.66	0.8	0.97	0.58	0.87
2011	0.53	0.52	0	1.13	1.11	1.28	0.71	0.84
2016	0.53	0.49	0	0.73	0.81	0.98	0.57	0.83
р. Большая Сыня, верхнее течение								
2002	—	—	—	0.59	0.59	0.82	—	—
р. Большая Сыня, верхнее течение								
2002	—	—	—	0.64	0.63	0.70	—	—

щественно не менялась (табл. 3), наблюдались лишь случайные его колебания. Это свидетельствует о стабильном состоянии группировки хариуса, обитающего в реке. В р. Большая Сыня, более доступной для посещения рыболовами, значения коэффициента смертности хариуса оказались в среднем более чем в 1.5 раза выше (табл. 4), что, учитывая нарушения возрастной структуры (см. табл. 1), свидетельствует о значительно менее благополучном состоянии его группировки.

Индикаторы, основанные на размерном составе уловов (LBI). Сравнение результатов расчетов с целевыми значениями, характеризующими “благополучное” состояние популяции, считается важным преимуществом данного подхода. Базовым параметром, используемым при вычислении большинства индикаторов, является теоретическая предельная длина тела рыбы (L_{inf} — параметр уравнения линейного роста Бергаланфи) [14]. Рост хариуса в р. Щугор (по данным, обобщенным за весь период наблюдения) удовлетворительно описывается уравнением Бергаланфи ($L_t = 79.3(1 - \exp(-0.056(t + 2.524)))$; $R^2 = 0.850$), при этом величина теоретической предельной длины тела (L_{inf}) составила 79.3 ± 9.89 см ($p < 0.001$).

Для популяции хариуса р. Щугор величина индикаторов, отражающих сохранность как крупных особей ($L_{5\%max}/L_{inf}$, $L_{95\%}/L_{inf}$, P_{mega}) и непо-

возрелых (L_c/L_{mat} , $L_{25\%}/L_{mat}$, L_{mean}/L_{mat}) рыб, так и ее соответствие состоянию оптимального (L_{mean}/L_{opt}) и максимально устойчивого вылова ($L_{mean}/L_{F=M}$), как правило, не достигает целевых значений. Лишь в 2011 г. величина индексов (L_c/L_{mat} , $L_{25\%}/L_{mat}$, L_{mean}/L_{mat}) превысила пороговые значения (табл. 4). Состояние такой группировки должно оцениваться как неблагополучное. Тем не менее в течение длительного времени величина большинства индексов оставалась практически на одном и том же уровне, что позволяет говорить о стабильном состоянии группировки хариуса в р. Щугор.

К сожалению, такой подход, основанный на применении LBI-индикаторов, удастся применить не во всех случаях. Так, рост хариуса в р. Большая Сыня неудовлетворительно описывается уравнением Бергаланфи ($R^2 = 0.299$), а рассчитанная величина максимальной длины тела достоверно не отличается от 0 ($L_{inf} = 1001.6 \pm 90764.1$). В итоге удалось определить значения лишь группы индикаторов, характеризующих сохранность в популяции неполовозрелых особей, при этом их величина ниже, чем значения, полученные для хариуса р. Щугор. В целом результаты расчетов свидетельствуют о неблагополучном состоянии группировки хариуса, обитающего в р. Большая Сыня.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные выше данные позволяют с разных позиций оценить состояние популяций хариуса, обитающих в условиях антропогенного пресса разной интенсивности. Присутствие в уловах из р. Щугор рыб, возраст которых (13+) близок к предельному для вида [5], высокая встречаемость половозрелых и неоднократно нерестившихся особей (6+ и старше) в целом характерны для длинноцикловых популяций хариуса, формирующихся в горных реках (речной экотип) [31].

Отмеченные флуктуации возрастной структуры уловов (повышение доли неполовозрелых рыб в сборах 1990–1994 гг.) могут быть вызваны как появлением в уловах многочисленных (урожайных) генераций, так и являться следствием интенсивного вылова крупных половозрелых особей [32]. Показательно, что после организации в 1994 г. национального парка “Югыд ва” и введения на данной территории режима особой охраны наблюдается восстановление возрастной структуры, характерной для конца 1980-х гг., и ее стабилизация на этом уровне (см. табл. 1). Охранные мероприятия привели к снижению интенсивности любительского рыболовства, что отразилось и на уменьшении коэффициента общей смертности.

Состояние группировки хариуса, обитающего в р. Большая Сыня, заметно отличается: максимальный возраст рыб здесь не превышает 7+, мала доля неоднократно нерестившихся особей, что не характерно для речных длинноцикловых популяций [31]. Это обстоятельство может рассматриваться как следствие нарушений, вызванных интенсивным любительским рыболовством. Об этом же свидетельствует и возрастание коэффициента общей смертности. В отличие от р. Щугор, которая протекает в пределах ООПТ, р. Большая Сыня открыта для доступа в ее среднем и нижнем течении и активно посещается местным населением и туристами, деятельность которых практически не контролируется.

В то же время группировки хариуса в реках Щугор и Большая Сыня до сих пор обитают в условиях с минимальным уровнем антропогенного нарушения среды обитания [7]. Линейный рост и половое созревание хариуса в этих водотоках в течение всего периода наблюдений протекают достаточно успешно. Таким образом, применение комплекса показателей, традиционно используемых при описании группировок рыб, позволяет оценить состояние популяции хариуса р. Щугор как удовлетворительное. Состояние группировки хариуса р. Большая Сыня оценивается как неблагоприятное.

При использовании для описания состояния популяций индикаторов, основанных на анализе размерно-возрастного состава уловов (LBI), мы

получаем более негативную оценку. Сопоставление величины большинства показателей с их целевыми значениями свидетельствует о том, что щугорская популяция хариуса длительное время (30 лет) находится в неблагоприятном состоянии. Оценить состояние хариуса р. Большая Сыня по ряду индикаторов оказывается невозможным (см. табл. 4). По-видимому, такая оценка до некоторой степени обусловлена свойством самих индикаторов. Действительно, значение большинства из них существенно зависит от величины теоретической предельной длины тела рыбы (L_{inf}) [18] и, следовательно, от того, насколько адекватно рост рыб в конкретной популяции описывается уравнением Берталанфи. В р. Щугор линейный рост хариуса с возрастом замедляется довольно слабо. В результате рассчитанная величина L_{inf} оказывается очень высокой. Отметим, что полученное нами значение (79.3 см) значительно превосходит максимальную зарегистрированную длину тела хариуса (60 см) [33]. Для описания роста хариуса в р. Большая Сыня уравнение Берталанфи оказалось неприменимо. Иными словами, данный метод оценки состояния исследуемых группировок хариуса может иметь ограниченное применение.

Проблема оценки состояния надорганизменных систем до сих пор далека от решения. Неравномерный характер их динамики, включающий в себя элементы хаоса [34–36], сильно осложняет адекватное моделирование таких систем и предсказание их поведения. В этой ситуации анализ традиционных популяционных характеристик и биологических показателей, по-видимому, является более универсальным методом оценки состояния группировок рыб. Отметим, что на базе такого подхода может быть дана лишь качественная оценка состояния эксплуатируемой группировки, однако дальнейшая разработка методов, интегрирующих информацию о состоянии системы, позволяет перейти от качественного описания к количественному.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе проведенного анализа можно сделать вывод, что популяция европейского хариуса р. Щугор до настоящего времени сохранилась в удовлетворительном состоянии, с минимальными нарушениями основных популяционных характеристик. Этому способствовало создание национального парка “Югыд ва” с введением здесь особого режима охраны.

Состояние популяции хариуса р. Большая Сыня, общедоступной в нижнем и среднем течении и нерегулярно охраняемой только в верхнем течении, может быть оценено как неблагоприятное. Основной причиной ухудшения состояния данной группировки, по-видимому, является интен-

сивное нерегулируемое любительское рыболовство. Очевидно, что для сохранения популяций европейского хариуса охрана только отдельных участков водотока является малоэффективной мерой; предпочтительным остается бассейновый подход.

Использование комплекса показателей, традиционно применяемых для описания состояния популяций рыб, является более универсальным методом оценки состояния группировок европейского хариуса, тогда как метод индикаторов, основанных на анализе размерно-возрастного состава уловов (LBI), имеет лишь ограниченное применение.

Работа выполнена в рамках государственного задания “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения Европейского Северо-Востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” (№ государственной регистрации 122040600025-2).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

В ходе исследования были соблюдены все применимые международные и/или национальные руководящие принципы по уходу и использованию животных, применялись методы, утвержденные в Программе работ Института биологии Коми НЦ УрО РАН, исключающие излишний вылов, не причиняющие травмы другим особям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шубина В.Н. Бентос лососевых рек Тимана и Урала. Санкт-Петербург: Наука, 2006. 401 с.
2. CAFF 2013. Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. Akureyri: Conservation of Arctic Flora and Fauna, 2013. 674 p.
3. Schinegger R., Trautwein C., Schmutz S. Pressure-specific and multiple pressure response of fish assemblages in European running waters // *Limnologia*. 2013. V.43. P.348–361. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.05.008>
4. Запорожец О.М., Шевляков Г.В., Запорожец Г.В., Антонов Н.П. Возможности использования данных о нелегальном вылове тихоокеанских лососей для реальной оценки их запасов // *Вопросы рыболовства*. 2007. Т. 3(31). С. 471–483.
5. Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2014. 346 с.
6. Boznak E.I., Zakharov A.B., Tereshchenko V.G. Effect of the increasing intensity of recreational fishing on the fish assemblage of a watercourse in an economic development zone // *Inland Water Biology*. 2019. V. 12. № 1. P. 88–95. <https://doi.org/10.1134/S199508291901005X>
7. Национальный парк “Югыд ва” / Под ред. Пономарева В.И. М.: Дизайн. Информация. Картография, 2001. 207 с.
8. Пономарев В.И. Мониторинг состояния популяций хариуса *Thymallus thymallus* рек национального парка “Югыд ва” // *Изв. Коми научного центра УрО РАН. Серия “Экспериментальная биология и экология”*. 2020. № 3. С. 5–14. <https://doi.org/10.19110/1994-5655-2020-3-5-14>
9. Ponomarev V.I. Aquatic fauna of water bodies in the Maly Patok River basin (the Subpolar Urals). I. Fishes // *Inland Water Biology*. 2019. V. 12. P. 384–392. <https://doi.org/10.1134/S1995082919040114>
10. Пономарев В.И. Рыбы озер западных склонов Приполярье и Полярного Урала // *Изв. Коми научного центра УрО РАН*. 2017. № 2. С. 16–29.
11. Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО, 2018. 312 с.
12. Froese R. Keep it simple: three indicators to deal with overfishing // *Fish and Fisheries*. 2004. V. 5. P. 86–91.
13. Cope J.M., Punt A.E. Length-based reference points for data-limited situations: applications and restrictions // *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*. 2009. V.1. P. 169–186. <https://doi.org/10.1577/C08-025.1>
14. ICES, 2018. Technical guidance for providing reference points for stocks in categories 3 and 4. ICES Technical Guidelines Published 13 February 2018. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.4128>
15. Rochet M.J., Trenkel V.M. Which community indicators can measure the impact of fishing?: a review and proposals // *Canad. J. of Fisheries and Aquatic Sci.* 2003. V. 60. P. 86–99. <https://doi.org/10.1139/f02-164>
16. Shin Y.J., Rochet M.J., Jennings S. et al. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing // *ICES Journal of Marine Science*. 2005. V. 62(3). P. 384–396. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.004>
17. Thorpe R.B., Le Quesne W.J.F., Luxford F. et al. Evaluation and management implications of uncertainty in a multispecies size-structured model of population and community responses to fishing // *Methods in Ecology and Evolution*. 2015. V. 6. P. 49–58. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12292>
18. Shephard S., Davidson I.C., Walker A.M., Gargan P.G. Length-based indicators and reference points for assessing data-poor stocks of diadromous trout *Salmo trutta* // *Fisheries Research*. 2018. V. 199. P. 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.11.024>
19. Balde B.S., Fall M., Kantoussan J. et al. Fish-length based indicators for improved management of the sardinella fisheries in Senegal // *Regional Studies in Marine Science*. 2019. V. 31(100801). P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100801>
20. Государственный водный реестр. Электронные данные. [Б.м.]. URL: <http://textual.ru/gvr/index.php> (дата обращения 23.10.2020).
21. Mikheev P.B., Ostrovskii V.I., Semenchenko N.N. et al. Biological specific features of the Lower Amur grayling *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes: Thymallidae): 1. Age composition // *Journal of Ichthyology*. 2012. V. 52.

- № 8. P. 519–527.
<https://doi.org/10.1134/S0032945212050037>
22. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
23. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
24. Риккер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1979. 408 с.
25. Tereshchenko V.G., Zuyanov O.V. The method of assessment of relative abundance of commercial fish species generations under conditions of incomplete initial information // *Biology of Inland Waters*. 2006. № 1. P. 88–92.
26. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
27. Babcock E.A., Tewfik A., Burns-Perez V. Fish community and single-species indicators provide evidence of unsustainable practices in a multi-gear reef fishery // *Fisheries Research*. 2018. V. 208. P. 70–85.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.07.003>
28. Hommika K., Fitzgerald C.J., Kelly F., Shephard S. Dome-shaped selectivity in LB-SPR: Length-Based assessment of data-limited inland fish stocks sampled with gillnets // *Fisheries Research*. 2020. V. 229. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105574>
29. Shephard S., Valbo-Jorgensen J., Abadía J. et al. Size-based assessment of data-limited inland fish stocks – Review and applications. FAO Fisheries and Aquaculture Circular №.1214. Rome: FAO, 2020. 76 p.
<https://doi.org/10.4060/cb1594en>
30. Пономарев В.И., Захаров А.Б. Распространение и биологические особенности хариуса *Thymallus thymallus* (Thymallidae) на Европейском Северо-Востоке России // *Вопросы ихтиологии*. 2021. Т. 61. № 2. С. 153–166.
<https://doi.org/10.1134/S0032945221010112>
31. Zinov'ev E.A. Ecotypes in graylings (Thymallidae, Salmoniformes) // *Russ. J. of Ecology*. 2005. V. 36. № 5. P. 349–353.
<https://doi.org/10.1007/s11184-005-0083-1>
32. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 447 с.
33. Froese R., Pauly D. (ed.). FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org (06/2021).
34. Wilson J.A., French J., Kleban P. et al. Chaotic dynamics in a multiple species fishery: a model of community predation // *Ecological Modelling*. 1991. V. 58. Iss. 1–4. P. 303–322.
[https://doi.org/10.1016/0304-3800\(91\)90042-Y](https://doi.org/10.1016/0304-3800(91)90042-Y)
35. Anderson C.N.K., Hsieh C.H., Sandin S.A. et al. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance // *Nature*. 2008. V. 452. P. 835–839.
<https://doi.org/10.1038/nature06851>
36. Liu H., Fogarty M.J., Glaser S.M. et al. Nonlinear dynamic features and co-predictability of the Georges Bank fish community // *Marine Ecology Progress Series*. 2012. V. 464. P. 195–207.
<https://doi.org/10.3354/meps09868>