Оригинальная статья / Original article УДК 534.2:[591.429.4:597.553.2](282.256.341) DOI: 10.18470/1992-1098-2020-1-89-98

Оценка коэффициентов уравнения акустической силы цели на основе морфологии плавательного пузыря байкальского омуля

Павел Н. Аношко¹, Михаил М. Макаров¹, Сергей Б. Попов², Андрей И. Дегтев³, Наталья Н. Деникина¹, Елена В. Дзюба¹

¹ФГБУН Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия ²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия ³ООО «ПромГидроакустика», Петрозаводск, Россия

Контактное лицо

Михаил М. Макаров, кандидат географических наук, старший научный сотрудник; лаборатория междисциплинарных эколого-экономических исследований и технологий, Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук; 664009 Россия, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, а/я 278.

Тел. +7(3952)423299 Email <u>mmmsoft@hlserver.lin.irk.ru</u> ORCID <u>https://orcid.org/0000-0002-</u> <u>1758-4458</u>

Формат цитирования

Аношко П.Н., Макаров М.М., Попов С.Б., Дегтев А.И., Деникина Н.Н., Дзюба Е.В. Оценка коэффициентов уравнения акустической силы цели на основе морфологии плавательного пузыря байкальского омуля // Юг России: экология, развитие. 2020. Т.15, N 1. C. 89-98. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-1-89-98

Получена 26 июля 2019 г. Прошла рецензирование 18 октября 2019 г. Принята 17 ноября 2019 г.

Резюме

Цель работы – на основе морфологических характеристик плавательного пузыря байкальского омуля оценить коэффициенты уравнения *TS_{max}=f(SL)* с учетом особенностей модели акустического рассеяния.

Материал и методы. Материалом для работы послужили 99 живых особей байкальского омуля. Для каждого экземпляра проводили измерения силы цели в садке с помощью эхолота EY500 фирмы Kongsberg Simrad и исследования морфологии плавательного пузыря. Измерения, анализ изображений и данных проводили с использованием программных ресурсов Image Pro 6.0, Exel и SciLab.

Результаты. Определены основные морфологические характеристики плавательного пузыря байкальского омуля и установлены зависимости размеров и его пропорций от длины тела рыб. Рассчитанные на основе результатов модели акустического рассеяния вытянутого сфероида коэффициенты уравнения *TS=20log(SL)–60* хорошо согласуются с коэффициентами по максимальным значениям, полученными в условиях садкового эксперимента. При пересчете коэффициентов с учетом аллометрических изменений длины плавательного пузыря относительно длины рыбы получено уравнение *TS=23,2log(SL)–64,4*. Выполнен сравнительный анализ имеющихся уравнений силы цели для байкальского омуля с полученным в данной работе.

Заключение. Уравнение, полученное на модели плавательного пузыря как вытянутого сфероида, адекватно описывает зависимость максимальных значений силы цели от длины тела байкальского омуля, подтверждает полученную ранее зависимость по максимальным значениям *TS* в условиях садкового эксперимента и может служить основой для дальнейших теоретических изысканий.

Ключевые слова

Байкальский омуль, оценка запасов, акустическое рассеяние, сила цели, эффективная площадь поперечного сечения обратного рассеяния, озеро Байкал.

© 2020 Авторы. *Юг России: экология, развитие.* Это статья открытого доступа в соответствии с условиями Creative Commons Attribution License, которая разрешает использование, распространение и воспроизведение на любом носителе при условии правильного цитирования оригинальной работы.

Estimation of the Coefficients of the Equation of Acoustic Target Strength Based on the Morphology of *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) Swim Bladder

Pavel N. Anoshko¹, Mikhail M. Makarov¹, Sergei B. Popov², Andrey I. Degtev³, Natalia N. Denikina¹ and Elena V. Dzyuba¹

¹Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia ²All-Russia Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia ³PromGidroakustika OOO, Petrozavodsk, Russia

Principal Contact

Mikhail M. Makarov, Cand. Geogr. Sci., Senior Researcher, Laboratory of Interdisciplinary Environmental-Economic Research and Technology, Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences; 3 Ulan-Batorskaya St/Post Office Box 278, Irkutsk, 664009 Russia.

Tel. +7(3952)423299 Email mmmsoft@hlserver.lin.irk.ru

ORCID <u>https://orcid.org/0000-0002-</u> 1758-4458

How to cite this article

Anoshko P.N., Makarov V.V., Popov S.B., Degtev A.I., Denikina N.N., Dzyuba E.V. Estimation of the coefficients of the equation of acoustic target strength based on the morphology of *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) swim bladder. South of Russia: ecology, development, 2020, vol.15, no.1, pp.89-98. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2020-1-89-98

Received 26 July 2019 Revised 18 October 2019 Accepted 17 November 2019

Abstract

Aim. The aim of the study was to estimate the coefficients of the equation $TS_{max}=f(SL)$ considering the characteristics of an acoustic scattering model based on the morphological characteristics of the swim bladder of the *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775).

Material and Methods. Ninety-nine living specimens of *C. migratorius* served as the study material. For each specimen, the target strength in the cage was measured using an Kongsberg Simrad EY500 echo sounder and the morphology of the swim bladder was studied. Measurements, analysis of images and data were conducted using Image Pro 6.0. Excel and SciLab software resources.

Results. We determined the main morphological characteristics of the swim bladder in *C. migratorius* as well as the correspondence of its dimensions and proportions in relation to the length of the fish's body. The coefficients of the equation TS=20log(SL)-60, calculated on the results of the acoustic scattering model of a prolate spheroid, agree well with the coefficients calculated from maximum values obtained in the cage experiment. During the conversion of the coefficients relating to the allometric changes in the length of the swim bladder relative to fish length, the equation TS=23.2log(SL)-64.4 was obtained. A comparative analysis of the available equations of the target strength for *C. migratorius* with those obtained in the study was undertaken.

Conclusion. The equation obtained on the model of the swim bladder as a prolate spheroid adequately describes the dependence of the maximum values of the target strength on the body length of the *C. migratorius* and confirms the previously obtained dependence by maximum values of TS in the cage experimental conditions and can serve as a basis for further theoretical studies.

Key Words

Baikal omul, stock assessment, acoustic scattering, target strength, effective area of cross-section of backscatter, Lake Baikal.

© 2020 The authors. *South of Russia: ecology, development*. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

введение

Байкальский омуль *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) занимает одно из основных звеньев трофической сети Байкала и является основным промысловым видом. Благодаря тому, что омуль в условиях Байкала пространственно и биотопически обитает отдельно от других пузырных рыб, он представляется удобным объектом для проведения быстрых и эффективных количественных оценок запаса с помощью гидроакустического метода [1; 2]. Однако остается ряд не до конца исследованных аспектов, решение которых должно способствовать повышению качества и достоверности результатов гидроакустических съемок, в т.ч. зависимость отражательной способности байкальского омуля от его длины.

Актуальность более тщательного исследования состояния запасов байкальского омуля в современный период определяется наметившимися экологическими изменениями в озере. Так, начиная с 2011 г. на многих участках мелководий открытого Байкала наблюдаются массовое развитие зелёных нитчатых водорослей рода Spirogyra, гибель эндемичных байкальских губок [3], сокращение площадей нерестилищ желтокрылки Cottocomephorus grewingkii (Dybowski, 1874) – одного из важных кормовых объектов байкальского омуля [4] и другие изменения в прибрежной зоне озера [5; 6]. Данные события в перспективе могут в значительной мере повлиять на процессы популяционной динамики омуля, численность которого в настоящее время снижается, в связи с чем с 2017 г. введен запрет на его промышленную добычу и любительский вылов в летний период. Результаты учетных работ с применением гидроакустических методов должны лежать в основе принятия административных решений по эксплуатации запасов байкальского омуля. Современный уровень исследований с применением гидроакустической техники позволяет с высокой точностью оценивать численность, а также и биомассу рыб при условии наличия и использования для расчетов уравнения зависимости силы цели (TS), которая является энергетической характеристикой отраженного акустического сигнала от отдельной рыбы, от её стандартной длины (SL), наиболее точно описывающего эту зависимость. Наряду с экспериментальным определением зависимостей TS=f(SL), которое для многих видов рыб трудно реализовать, решением проблемы может стать построение теоретической модели акустического рассеивания и расчета TS на основе данных по морфологии плавательного пузыря, так как известно, что у пузырных рыб он определяет силу цели более чем на 90% [7]. Плавательный пузырь байкальского омуля является однокамерным и, как и у других открытопузырных рыб, имеет анатомическую связь с глоткой. Уточнение его морфологических характеристик необходимо для выявления особенностей отражения акустического сигнала и выбора модели, учитывающей все эти особенности при расчете зависимости величины силы цели от длины рыбы. Следует отметить, что необходимость альтернативных оценок уравнения TS=f(SL) для байкальского омуля связана с наличием ряда уравнений силы цели, полученных ранее в ходе проведения тралово-акустических съемок по акватории озера и садковых экспериментов, с большой девиацией результатов при их использовании для оценки численности и биомассы [2; 8; 9].

Цель работы — на основе морфологических характеристик плавательного пузыря байкальского омуля оценить коэффициенты уравнения TS_{max}=f(SL) с учетом особенностей модели акустического рассеяния.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили 99 живых особей байкальского омуля, отловленных для проведения измерений TS в садковом эксперименте с помощью эхолота EY500 фирмы Kongsberg Simrad (Норвегия) в ходе проведения экспедиционных работ в период с 30 сентября по 9 октября 2006 г. [8]. Садок представлял собой прямоугольный параллелепипед с основанием 87х87 см и высотой стенки 42 см. Гидроакустические измерения проводили на частоте 70 кГц с помощью эхолота EY500 фирмы Kongsberg Simrad (Норвегия), оснащенной антенной с расщепленным лучом ES 70-11. Перед началом измерений эхолот калибровали по эталонному медному шару, диаметром 32 мм и силой цели 39,2 дБ. Глубина погружения гидроакустической антенны составляла 0,5-1,0 м, между антенной и верхней гранью садка – 5,45 м. Температура воды в период проведения работ составляла 9,5°С. После гидроакустической съемки, рыб извлекали из садка для проведения последующих измерений. Измеряли промысловую (SL) длину рыб, по Смиту (FL) и общую (TL) с точностью до 1 мм, массу рыб с точностью до 1 г. Для исключения дополнительной погрешности, связанной изменчивостью относительных размеров хвостового плавника и его возможных повреждений дальнейшее построение зависимостей TS от длины рыб проводили с использованием SL. Исследования морфологии плавательного пузыря проводили на предварительно замороженных при -18°C рыбах. Затем у рыб медицинским скальпелем делали серию надрезов с вентральной стороны послойно через 0,5-1,0 мм по направлению от анального отверстия к голове, до появления внешней стенки плавательного пузыря. С помощью шприца, размеченного с точностью 0,5 мл, полость плавательного пузыря заполняли водой, что позволяло установить его объем и форму. Затем рыб повторно помещали в морозильную камеру. После замерзания воды в плавательном пузыре, последний извлекали и фотографировали с дорсальной и латеральной сторон относительно положения тела. Анализ изображений и необходимые измерения проводили с использованием программных ресурсов Image Pro 6.0, анализ данных – с использованием Excel и SciLab.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Плавательный пузырь байкальского омуля в дорсальной проекции имеет эллипсоидную форму с незначительным расширением в передней части (рис. 1). В латеральной проекции верхняя граница плавательного пузыря представляет собой относительно ровную дугу, соответствующую дорсальной стороне полости тела с прилегающими почками. Изменчивость пузыря с вентральной стороны обусловлена расположением и размерами внутренних органов (печени, желудочнокишечного тракта, гонад), также как и у других видов рыб, например сардин *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) и представителей сем. Lutjanidae [10; 11].



Рисунок 1. Внешний вид плавательного пузыря самки байкальского омуля SL 321 мм и массой 314 г с дорсальной (сверху) и латеральной (снизу) стороны, каудальная сторона плавательного пузыря справа **Figure 1.** Swim bladder of a female *C. migratorius* with SL of 32 mm and weight of 314 g from dorsal (top) and lateral (bottom) sides, caudal side of swim bladder is to the right

В результате статистической обработки данных, были получены регрессионные зависимости морфологических характеристик плавательного пузыря от длины рыб (рис. 2). Значения степени (b) в уравнениях регрессии (типа: Y=a*X^b) интерпретируются как коэффициенты аллометрии (b>1 - положительная аллометрия, b<1 отрицательная). Согласно которым, длина плавательного пузыря связана с ростом рыб и увеличивается с положительным коэффициентом аллометрии 1,17. При этом ширина и высота плавательного пузыря отстают от увеличения его длины с коэффициентами аллометрии 0,89 и 0,85 соответственно. Полученные регрессионные модели характеризуются высокими значениями коэффициентов детерминации R². Отношение объема пузыря к массе у исследованных особей варьировало от 4 до 8, в среднем 6,1 [2]. Следовательно, пузырь компенсирует 4-8% массы омуля, соответственно плотность тела без пузыря у исследованных особей изменяется в пределах 1,04-1,08 г/см³. Однако эти данные могут быть несколько завышены, учитывая, что рыбы извлекались с глубины 6 м. Также, как и другие виды сиговых рыб [12], благодаря секреции газа в плавательный пузырь, байкальский омуль сохраняет плавучесть близкую к нейтральной, независимо от глубины.

Сила цели определяется величиной эффективной площади поперечного сечения обратного рассеяния объекта. Расчет этой величины достаточно просто произвести для простых геометрических поверхностей (сфера, цилиндр и пр.), тем не менее, выполнить точный расчет эффективной площади поперечного сечения обратного рассеяния на основе геометрии и анатомических особенностей рыб практически невозможно.

Однако в настоящее время имеется возможность использовать теоретические модели, которые достаточно точно описывают зависимость эффективной площади поперечного сечения обратного рассеяния рыбы от размеров плавательного пузыря. К ним относится и упрощенная модель плавательного пузыря как вытянутого сфероида [13]. В результате исследования этой модели Фурусавой [13] было установлено, что величина эффективной площади поперечного сечения обратного сечения обратного сечения шении его ширины к длине близкой к 0,1-0,2 определяется его длиной. По результатам наших измерений у омуля данное соотношение составляет в среднем 0,17(0,14-0,22), что позволяет применить данную модель для наших исследований. Отношение высоты пузыря к его длине составляет в среднем 0,10(0,06-0,15), значения ниже средних выходят за пределы исследованных в модели.

Модель вытянутого сфероида с параметрами близкими к форме плавательного пузыря байкальского омуля предполагает возможность расчета *TS* на основе формулы предложенной Фурусавой [13]:

 $TS=20log(SL)+20log(L_b/SL)+20log(F/2a)-40$ (1)

где SL — стандартная длина рыб, L_b — длина плавательного пузыря, F — абсолютное значение амплитуды обратного рассеивания эхосигнала, a — большой радиус в модели вытянутого сфероида.

Результаты исследования модели и представленные автором графики позволяют рассчитать величину 20log(F/2a) без прямых измерений силы цели объекта. Согласно приведенным данным, при $k_0a=12$ и более, эта величина приближается к -12дБ, что хорошо согласуется с асимптотическим значением.

Согласно модели, *F/2a* приближается к величине 1/4. Отношение *L_b/SL* у байкальского омуля в среднем составляет 0,4(0,35-0,45) в результате получим следующее уравнение:

TS=20log(SL)-60 (2)

Если в уравнении (1) оставить зависимость от L_b , то с учетом функции аллометрии $L_b=0,23SL^{1.17}$, получим следующее выражение:

 $TS=20log(L_b)-52=20log(0,23SL^{1,17})-52=23,4log(SL)-64,8$ (3)

Уравнения силы цели, полученные ранее с использованием этой модели для целого ряда видов рыб, показали соответствие с экспериментальными данными по оценке максимальных и средних значений *TS* [11; 13; 14]. Следует отметить, что достоинством данной упрощенной модели является использование длины плавательного пузыря, как основополагающей характеристики в расчетах. В отличие от его объёма, высоты и ширины, длина ограничена полостью тела и практически не меняется под воздействием внешнего давления, температуры и внутренних органов, обусловленным их объемом и наполнением.

Уравнения зависимости *TS* могут быть рассчитаны относительно различных длин рыб: *SL*, *FL* (длина по Смитту) и *TL* (общая длина). У байкальского омуля соотношения этих длин следующие: *SL*=0,96*FL* и *SL*=0,89*TL*. Уравнения, полученные ранее для байкальского омуля и других видов сиговых рыб, обобщены в таблице 1.



Рисунок 2. Изменение морфологических характеристик плавательного пузыря байкальского омуля Figure 2. Change in morphological characteristics of swim bladder of *C. migratorius*

Таблица 1. Зависимость TS от длины рыб рода Coregonus
Table 1. 7S dependence on the length of fish of the genus Coregonus

Вид	Способ определения для рабочих частот	Уравнение
Species	Method of determination of operating frequencies	Equation
Байкальский омуль	38 кГц, <i>in situ</i> по максимальным значениям	TS _{max} =20log(TL)-61,1 [2]
Coregonus migratorius (Georgi, 1775)	38 кГц, <i>in situ</i> по крайним значениям выборочных распределений	TS in situ=20log(TL)-69,1 [2]
	38 кГц, <i>in situ</i> по модам выборочных распределений	TS _{in situ} =20log(TL)–70,6 [2]
	200 кГц, <i>in situ</i> по крайним значениям выборочных распределений	TS in situ=28,7log(SL)-76,4 [16]
	70 кГц, <i>ex situ</i> по максимальным значениям	TS=20log(FL)–59,5 [8]
	70 кГц, <i>ex situ</i> по средним значениям	TS=20log(FL)–64,2 [8]
	200 кГц, <i>ex situ</i>	TS=20log(SL)–63,4 [9]
	на основе морфологических характеристик	TS=23,4log(SL)–64,8
	плавательного пузыря	[наши данные]
Ряпушка Coregonus albula (Linnaeus, 1758)	120 кГц, in situ	TS=25,5log(L)-70,9 [17]
Сиг Coregonus lavaretus	70 кГц, <i>ex situ</i> по максимальным значениям	TS=20,63log(L)–65,1 [18]
(Linnaeus, 1758)	70 кГц, <i>ex situ</i> по средним значениям	TS=20,97log(L)-66,0 [18]

Теоретические уравнения *TS* для байкальского омуля практически совпадают с уравнением, полученным по максимальным значениям измерений силы цели исследованных рыб в условиях садкового эксперимента [8]: Однако для расчета биомассы было рекомендовано использование уравнения, полученного по средним значениям измерений силы цели исследованных рыб [8]:

TS=20log(FL)–64,2

TS=20log(FL)–59,5

(4)

(5)

В 2010 году проведены работы по уточнению силы цели байкальского омуля для рабочей частоты эхолота 200 кГц [9], в результате получено выражение:

TS=20log(SL)-63,45

Результаты сравнения уравнений (3)-(6) представлены на рисунке 3.

Проблема использования уравнений была обозначена начиная с первых тралово-акустических исследований запасов байкальского омуля [2]. В результате проведения тралово-акустической съемки 1998 г. были получены три уравнения:

– по максимальным значениям *TS_{max}=20log(TL)–61,1*;

 на основании траловых ловов по крайним значениям выборочных распределений

TS_{in situ(1)}=20log(TL)-69,1;

– на основании траловых ловов по модам распределений *TS_{in situ(2)}=20log(TL)–70,6.*

В период с 1995 по 2003 гг. при проведении тралово-акустических съемок [2] было использовано уравнение *TS* in situ(1)=20log(*TL*)-*69*,1 с поправкой на рабочую частоту эхолота: *TS* in situ(1)=20log(*TL*)-*68*,9. Кроме того, по крайним значениям выборочных распределений было получено уравнение *TS* in situ=28,7log(*SL*)-*76*,4 [2]. Данное уравнение не приводит к переоценке или недооценке размеров особей в результате процедуры восстановления размерного состава рыб из полученных в ходе гидроакустической съемки значений *TS*. По данной причине и по причине того, что оно менее всего расходится с уравнением, рекомендованным в результате проведения садкового эксперимента по определению *TS* [8], это уравнение было использовано в гидроакустической съемке 2007 г.



(6)

Рисунок 3. Зависимости значений TS от длины байкальского омуля SL полученные:

1 – по максимальным значениям в условиях садкового эксперимента для частоты 70 кГц TS=20log(FL)–59,5 [8]; 2 – на основе морфологических характеристик плавательного пузыря TS=23,4log(SL)–64,8 [наши данные]; 3 – по средним значениям в условиях садкового эксперимента для частоты 70 кГц TS=20log(FL)–64,2; [8]; 4 – в условиях садкового эксперимента для частоты 200 кГц TS=20log(SL)–63,4 [9]. Уравнения 1 и 3 с пересчетом на стандартную длину

Figure 3. Dependences of TS values on the length of C. migratorius (SL) obtained:

1 – from the maximum values in the cage experiment for a frequency of 70 kHz TS=20log(FL)–59.5 [8]; 2 – from the morphological characteristics of the swim bladder TS=23.4log(SL)–64.8 [our data]; 3 – from average values in the cage experiment for a frequency of 70 kHz TS=20log(FL))–64.2; [8]; 4 – in the cage experiment for a frequency of 200 kHz TS=20log (SL)–63.4 [9]. Equations 1 and 3 are given in terms of standard length

Оценка запасов байкальского омуля в 2011 г. проводилась с использованием уравнения (6). В данной съемке была использована частота 28,8 кГц, для которой вводилась соответствующая поправка [2].

Снижение энергии отраженного сигнала у омуля определяется преимущественно углом между осями пузыря и тела рыбы, а также различным положением рыб относительно луча эхолота [8], также как и у других видов рыб [15]. Согласно численным исследованиям [13], эффект ориентации при отклонениях от горизонтального положения до 15^o приводит снижению *TS* на 3-5 Дб. Эта величина преимущественно соответствует различиям между уравнениями *TS*, полученными *ex situ* (табл. 1). Возможным фактором, наряду с положением рыб и, соответственно, осью наклона плавательного пузыря, влияющим на *TS*, является изменение его размеров под влиянием внешнего давления. Нейтральная плавучесть пузырных рыб соответствует состоянию неустойчивого равновесия. У открытопузырных рыб давление газа плавательного пузыря регулируется путем заглатывания, стравливания воздуха и газовой секреции. При подъеме рыб из нижних гори-

зонтов в верхние происходит уменьшение внешнего давления и, соответственно, увеличение объема плавательного пузыря по закону Бойля. Согласно модели [13] такие изменения не могут значительно увеличить *TS*, в связи с тем, что длина пузыря практически не изменяется при изменении давления в окружающей среде. Уменьшение положительной плавучести байкальского омуля осуществляется, благодаря анатомической связи плавательного пузыря с пищеводом, при необходимости рыбы могут стравливать излишний газ через ротовую полость, также как и другие виды сиговых рыб: сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) и ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) [12].

В случае погружения рыб в более глубокие слои, напротив, плавательный пузырь сжимается, при этом возможно уменьшение его объема и соответственное уменьшение величины обратного рассеяния. Следует отметить, что омуль осваивает глубины 0-350 м, отдельные особи отмечены до глубин 400 м как в зоне подводного склона, так и в пелагиали озера [2]. В условиях продолжительного обитания рыб в глубоких слоях в следствие секреции газа объем плавательного пузыря увеличивается до достижения рыбами нейтральной плавучести. При этом давление и плотность газа в пузыре будет соответствовать внешнему давлению. Как было показано на примере сига и ряпушки, TS при погружении рыб не изменяется [12]. Исходя из условия необходимости сохранения нейтральной плавучести в диапазоне глубин обитания омуля (50-300 м), по нашим расчетам, плавательный пузырь изменяет свой объем на 3%, с учетом плотности наполняющего его газа, TS изменится на 0,1-0,5 дБ, что несопоставимо меньше по сравнению с влиянием на величину TS угла наклона рыб относительно луча эхолота.

Особенности обратного рассеяния звука от подвижных водных организмов до настоящего времени не вполне изучены. В то время как зависимости TS от их длины поддаются теоретическим расчетам, поведенческие особенности могут приводить к значительным отклонениям от полученных моделей. Для многих видов рыб описано поведение одиночных особей, их вертикальные перемещения и ориентация, различные типы поведения в скоплениях и стаях, совершающих миграции, в зависимости от времени суток, сезона и т.д. [19-23]. Кроме того, поведение рыб меняется в соответствии с возрастом [24; 25]. Таким образом, использование полученных зависимостей TS может быть предпочтительным в тех или иных условиях проведения гидроакустических съемок. В перспективе для увеличения достоверности восстановления размерного состава рыб из значений TS и повышения точности оценки запасов необходимо изучение поведения рыб in situ в различных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ полученных в работе результатов и существующих уравнений силы цели для байкальского омуля показал, что уравнения, полученные *in situ*, а также рекомендуемые для использования на 4-10 дБ отличаются от таковых по максимальным значениям, что, вероятно, обусловлено особенностями плавательного поведения отдельных особей в скоплениях различного типа, его суточными и сезонными изменениями, а также погрешностями при проведении контроль-

ных ловов. В настоящее время большинство исследователей рекомендуют использовать уравнения TS, которые на 4-5 дБ меньше максимальных значений. Ряд уравнений приводится с коэффициентом при логарифме длины *а*=20, который значительно больше стандартного. Проведенное исследование позволило установить, что одной из причин данного отклонения являются аллометрические изменения длины плавательного пузыря относительно длины рыб. Данную аллометрию необходимо учитывать при восстановлении размерного состава рыб из значений TS для исключения аномальных значений длин особей. Коэффициенты уравнения TS=23,4log(SL)-64,8, полученные с использованием приближений численного эксперимента, подтверждают установленную ранее зависимость по максимальным значениям TS в условиях садкового эксперимента. Данное уравнение может служить основой для дальнейших теоретических построений с учетом плавательного поведения байкальского омуля в естественных условиях, которые позволят выбрать оптимальное уравнение зависимости TS от длины рыб.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена в рамках государственного задания темы № 0345–2019–0002.

ACKNOWLEDGMENT

This research was supported by State Project No. 0345–2019–0002.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Кудрявцев В.И., Дегтев А.И., Борисенко Э.С., Мочек А.Д. Опыт использования гидроакустического метода и аппаратуры количественной оценки водных биомасс во внутренних водоемах // Рыбное хозяйство. 2006. N 5. C. 69-72.

2. Мельник Н.Г., Смирнова-Залуми Н.С., Смирнов В.В., Мамонтов А.М., Аношко П.Н., Агафонников В.А., Астафьев С.Э., Бондаренко В.М., Варнавский А.В., Гончаров С.М., Гранин Н.Г., Дзюба Е.В., Дегтев А.И., Дегтярев В.А., Кучер К.М., Коцарь О.В., Макаров М.М., Мизюркин М.А., Небесных И.Н., Попов С.Б., Раскин А.С., Смирнова О.Г., Смолин И.А., Соколов А.В., Сороковиков А.В., Теслер В.Д., Тягун М.Л., Толстикова Л.И., Ханаев И.В., Ченский А.Г., Шерстянкин П.П., Яхненко В.М., Якуп М.А., Рудстам Л., Гийар Ж., Кудрявцев В.И. Гидроакустический учет ресурсов байкальского омуля. Новосибирск: Наука, 2009. 244 с.

3. Деникина Н.Н., Дзюба Е.В., Белькова Н.Л., Ханаев И.В., Феранчук С.И., Макаров М.М., Гранин Н.Г., Беликов С.И. Первый случай заболевания губки Lubomirskia baicalensis: исследование микробиома // Известия РАН. Серия биологическая. 2016. N 3. C. 315-322. DOI: 10.7868/S0002332916030024

4. Ханаев И.В., Дзюба Е.В., Кравцова Л.С., Грачев М.А. Влияние массового развития зеленых нитчатых водорослей на воспроизводство желтокрылки *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874) (Cottidae) в условиях экологического кризиса озера Байкал // Доклады Академии Наук. 2016. Т. 467. N 1. C. 119-121. DOI: 10.7868/S0869565216070306

5. Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I., Malnik V.V., Sakirko M.V., Shirokaya A.A., Bondarenko N.A., Domysheva V.M., Fedorova G.A., Kochetkov A.I., Kuzmin A.V., Lukhnev A.G., Medvezhonkova O.V., Nepokrytykh A.V., Pasynkova E.M., Poberezhnaya A.E., Potapskaya N.V., Rozhkova N.A., Sheveleva N.G., Tikhonova I.V., Timoshkina E.M., Tomberg I.V., Volkova E.A., Zaitseva E.P., Zvereva Yu.M., Kupchinsky A.B., Bukshuk N.A. 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. N 42. P. 487-497. DOI: 10.1016/j.jglr.2016.02.011

6. Timoshkin O.A., Moore M.V., Kulikova N.N., Tomberg I.V., Malnik V.V., Shimaraev M.N., Troitskaya E.S., Shirokaya A.A., Sinyukovich V.N., Zaitseva E.P., Domysheva V.M., Yamamuro M., Poberezhnaya A.E., Timoshkina E.M. Groundwater contamination by sewage causes benthic algal outbreaks in the littoral zone of Lake Baikal (East Siberia) // Journal of Great Lakes Research. 2018. V. 44. Iss. 2. P. 230-244. DOI: 10.1016/j.jglr.2018.01.008

7. Foote K.G. Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish: A comparison of gadoid and mackerel target strengths // Journal of the Acoustical Society of America. 1980. V. 67. Iss. 6. P. 2084-2089. DOI: 10.1121/1.384452

8. Гончаров С.М., Попов С.Б., Бондаренко В.М., Мельник Н.Г., Смирнова Н.С., Ханаев И.В. Измерение силы цели байкальского омуля для повышения точности его запаса в озере Байкал // Рыбное хозяйство. 2008. N 3. C. 87-90.

9. Макаров М.М., Дегтев А.И., Ханаев И.В., Кучер К.М., Смолин И.Н., Небесных И.А., Аношко П.Н., Дзюба Е.В. Экспериментальные исследования по измерению силы цели байкальского омуля на частоте 200 кГц // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2018. N 2. C. 142-146. DOI: 10.17513/mjpfi.12124

10. Machias A., Tsimenides N. Anatomical and physiological factors affecting the swim-bladder cross-section of the sardine *Sardina pilchardus* // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1996. V. 53. Iss. 2. P. 280-287. DOI: 10.1139/f95-188

11. Benoit-Bird K.J., Au W.W.L., Kelley C.D. Acoustic backscattering by Hawaiian lutjanid snappers. I. Target strength and swim bladder characteristics // Journal of the Acoustical Society of America. 2003. V. 114. Iss. 5. P. 2757-2766. DOI: 10.1121/1.1614256

12. Knudsen F.R., Gjelland K.Ø. Hydroacoustic observations indicating swim bladder volume compensation during the diel vertical migration in coregonids (*Coregonus lavaretus* and *Coregonus albula*) // Fisheries Research. 2004. V. 66. Iss. 2-3. P. 337-341. DOI: 10.1016/S0165-7836(03)00191-7 13. Furusawa M. Prolate spheroidal models for predicting general trends of fish target strength // Journal of the Acoustical Society of Japan. 1988. V. 9. Iss. 1. P. 13-24. DOI: 10.1250/ast.9.13

14. Ayoubi S.E., Mamza K., Fujino T., Abe K., Amakasu K., Miyashita K. Estimation of target strength of *Sardina pilchardus* and *Sardinella aurita* by theoretical approach // Fisheries Science. 2016. V. 82. P. 417-423.

DOI:1007/s12562-016-0986-8

15. Tomiyasu M., Kao W., Abe K., Minami K., Hirose T., Ogawa M., Miyashita K. The relationship between body angle and target strength of ribbonfish (*Trichiurus japonicus*) displaying a vertical swimming motion // *ICES Journal of Marine Science*. 2016. V. 73. Iss. 8. P. 2049-2057. Doi: 10.1093/icesjms/fsw095

16. Кудрявцев В.И., Дегтев А.И., Соколов А.В. Об особенностях количественной оценки запасов байкальского омуля гидроакустическим методом // Рыбное хозяйство. 2005. N 3. С. 66-69.

17. Mehner T. Prediction of hydroacoustic target strength of vendace (*Coregonus albula*) from concurrent trawl catches // Fisheries Research. 2006. V. 79. Iss. 1-2. P. 162-169. DOI: 10.1016/j.fishres.2006.01.014

18. Borisenko E.S., Gusar A.G., Goncharov S.M. The target strength dependence of some freshwater species on their length-weight characteristics // Proceedings of the Institute of Acoustics. 1989. V. 11. P. 27-34.

19. Rudstam L.G., Parker S.L., Einhouse D.W., Witzel L.D., Warner D.M., Stritzel J.L., Parrish D.L., Sullivan P.J. Application of *in situ* target-strength estimations in lakes examples from rainbow smelt surveys in Lakes Erie and Champlain // ICES Journal of Marine Science. 2003. V. 60. Iss. 3. P. 500-507. DOI: 10.1016/S1054-3139(03)00046-8

20. Jolles J.W., Boogert N.J., Sridhar V.H., Couzin I.D., Manica A. Consistent individual differences drive collective behavior and group functioning of schooling fish // Current Biology. 2017. V. 27. Iss. 18. P. 2862-2868. DOI: 10.1016/j.cub.2017.08.004

21. Griffiths C.A., Patterson T.A., Blanchard J.L., Righton D.A., Wright S.R., Pitchford J.W., Blackwell P.G. Scaling marine fish movement behavior from individuals to populations // Ecology and Evolution. 2018. V. 8. Iss. 14. P. 7031-7043. DOI: 10.1002/ece3.4223

22. Filella A., François N., Sire C., Kanso E., Eloy C. Model of collective fish behavior with hydrodynamic interactions // Physical Review Letters. 2018. V. 120. Iss. 19. P. 1-6. DOI: 10.1103/PhysRevLett.120.198101

23. Wang X., Zhang J., Zhao X., Chen Z., Ying Y., Li Z., Xu D., Liu Z., Zhou M. Vertical distribution and diel migration of mesopelagic fishes on the northern slope of the South China sea // Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2019. V. 167. P. 128-141. DOI: 10.1016/j.dsr2.2019.05.009

24. Navarro-Guillén C., Cerqueira M., Conceição Luis E.C., Yúfera M., Engrola S. Daily nutrient utilization and swimming activity patterns in Senegalese sole (*Solea senegalensis*) post-larvae // Aquaculture. 2018. V. 492. P. 164-169. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2018.03.063 25. Касумян А.О., Павлов Д.С. Эволюция стайного поведения рыб // Вопросы ихтиологии. 2018. T. 58. N 5. C. 534-543. DOI: 10.1134/S0042875218050119

REFERENCES

1. Kudryavtsev V.I., Dyogtev A.I., Borisenko E.S., Mochek A.D. The experience of use of hydroacoustical method and the outfit for assessment of water biomass at inner water bodies. Rybnoye khozyaystvo [Fisheries]. 2006, no. 5, pp. 69-72. (In Russian)

2. Mel'nik N.G., Smirnova-Zalumi N.S., Smirnov V.V., Mamontov A.M., Anoshko P.N., Agafonnikov V.A., Astaf'ev S.E., Bondarenko V.M., Varnavskii A.V., Goncharov S.M., Granin N.G., Dzyuba E.V., Degtev A.I., Degtyarev V.A., Kucher K.M., Kotsar' O.V., Makarov M.M., Mizyurkin M.A., Nebesnykh I.N., Popov S.B., Raskin A.S., Smirnova O.G., Smolin I.A., Sokolov A.V., Sorokovikov A.V., Tesler V.D., Tyagun M.L., Tolstikova L.I., Khanaev I.V., Chenskii A.G., Sherstyankin P.P., Yakhnenko V.M., Yakup M.A., Rudstam L., Giiar Zh., Kudryavtsev V.I. *Gidroakusticheskii uchet resursov baikal'skogo omulya* [Hydroacoustic surveys of Baikal omul]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2009, 244 p. (In Russian)

3. Denikina N.N., Dzyuba E.V., Bel'kova N.L., Khanaev I.V., Feranchuk S.I., Makarov M.M., Granin N.G., Belikov S.I. The first case of disease of the sponge Lubomirskia baicalensis: Investigation of its microbiome. *Biology Bulletin*, 2016, vol. 43, no. 3, pp. 263-270. DOI: 10.7868/S0002332916030024 4. Khanaev I.V., Dzyuba E.V., Kravtsova L.S., Grachev M.A. The effect of bloom of filamentous green algae on the reproduction of yellowfin sculpin Cottocomephorus grewingkii (Dybowski, 1874) (Cottoidae) during ecological crisis in Lake Baikal. Doklady Biological Sciences, 2016, vol. 467, no. 1, pp. 63-64. DOI: 10.7868/S0869565216070306 5. Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I., Malnik V.V., Sakirko M.V., Shirokaya A.A., Bondarenko N.A., Domysheva V.M., Fedorova G.A., Kochetkov A.I., Kuzmin A.V., Lukhnev A.G., Medvezhonkova O.V., Nepokrytykh A.V., Pasynkova E.M., Poberezhnaya A.E., Potapskaya N.V., Rozhkova N.A., Sheveleva N.G., Tikhonova I.V., Timoshkina E.M., Tomberg I.V., Volkova E.A., Zaitseva E.P., Zvereva Yu.M., Kupchinsky A.B., Bukshuk N.A. 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, no. 42, pp. 487-497. DOI: 10.1016/j.jglr.2016.02.011

6. Timoshkin O.A., Moore M.V., Kulikova N.N., Tomberg I.V., Malnik V.V., Shimaraev M.N., Troitskaya E.S., Shirokaya A.A., Sinyukovich V.N., Zaitseva E.P., Domysheva V.M., Yamamuro M., Poberezhnaya A.E., Timoshkina E.M. Groundwater contamination by sewage causes benthic algal outbreaks in the littoral zone of Lake Baikal (East Siberia). *Journal of Great Lakes Research*, 2018, vol. 44, iss. 2, pp. 230-244. DOI: 10.1016/j.jglr.2018.01.008 7. Foote K.G. Importance of the swimbladder in acoustic

scattering by fish: A comparison of gadoid and mackerel target strengths. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1980, vol. 67, iss. 6, pp. 2084-2089. DOI: 10.1121/1.384452

8. Goncharov S.M., Popov S.B., Bondarenko V.M., Melnik N.G., Smirnova N.S., Khanaev I.V. Measurement of target strength of Baikal omul (*Coregonus autumnalis migratorius*) for increasing the accuracy of its stock assessment in Lake Baikal. Rybnoye khozyaystvo [Fisheries]. 2008, no. 3, pp. 87-90. (In Russian)

9. Makarov M.M., Degtev A.I., Khanaev I.V., Kucher K.M., Smolin I.N., Nebesnykh I.A., Anoshko P.N., Dzyuba E.V. Experimental studies for measuring the target strength of the baikalian omul at the frequency of 200 Khz. *International Journal of Applied and Fundamental Research*, 2018, no. 2, pp. 142-146. Doi: 10.17513/mjpfi.12124

10. Machias A., Tsimenides N. Anatomical and physiological factors affecting the swim-bladder cross-section of the sardine *Sardina pilchardus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1996, vol. 53, iss. 2, pp. 280-287. DOI: 10.1139/f95-188

11. Benoit-Bird K.J., Au W.W.L., Kelley C.D. Acoustic backscattering by Hawaiian lutjanid snappers. I. Target strength and swim bladder characteristics. *Journal of the Acoustical Society of America*, 2003, vol. 114, iss. 5, pp. 2757-2766. DOI: 10.1121/1.1614256

12. Knudsen F.R., Gjelland K.Ø. Hydroacoustic observations indicating swim bladder volume compensation during the diel vertical migration in coregonids (*Coregonus lavaretus* and *Coregonus albula*). *Fisheries Research*, 2004, vol. 66, iss. 2-3, pp. 337-341. DOI: 10.1016/S0165-7836(03)00191-7

13. Furusawa M. Prolate spheroidal models for predicting general trends of fish target strength. *Journal of the Acoustical Society of Japan*, 1988, vol. 9, iss. 1, pp. 13-24. DOI: 10.1250/ast.9.13

14. Ayoubi S.E., Mamza K., Fujino T., Abe K., Amakasu K., Miyashita K. Estimation of target strength of *Sardina pilchardus* and *Sardinella aurita* by theoretical approach. *Fisheries Science*, 2016, vol. 82, pp. 417-423. DOI:1007/s12562-016-0986-8

15. Tomiyasu M., Kao W., Abe K., Minami K., Hirose T., Ogawa M., Miyashita K. The relationship between body angle and target strength of ribbonfish (*Trichiurus japonicus*) displaying a vertical swimming motion. *ICES Journal of Marine Science*, 2016, vol. 73, iss. 8, pp. 2049-2057. Doi: 10.1093/icesjms/fsw095

16. Kudryavtsev V.I., Dyogtev A.I., Sokolov A.V. About peculiarities of quantitative assessment of Baikal omul stock by hydroacoustic method. Rybnoye khozyaystvo [Fisheries]. 2005, no. 3, pp. 66-69. (In Russian)

17. Mehner T. Prediction of hydroacoustic target strength of vendace (*Coregonus albula*) from concurrent trawl catches. *Fisheries Research*, 2006, vol. 79, iss. 1-2, pp. 162-169. DOI: 10.1016/j.fishres.2006.01.014

18. Borisenko E.S., Gusar A.G., Goncharov S.M. The target strength dependence of some freshwater species on their length-weight characteristics. Proceedings of the Institute of Acoustics, 1989, vol. 11, pp. 27-34.

19. Rudstam L.G., Parker S.L., Einhouse D.W., Witzel L.D., Warner D.M., Stritzel J.L., Parrish D.L., Sullivan P.J. Application of *in situ* target-strength estimations in lakes examples from rainbow smelt surveys in Lakes Erie and Champlain. *ICES Journal of Marine Science*, 2003, vol. 60, iss. 3, pp. 500-507. DOI: 10.1016/S1054-3139(03)00046-8 20. Jolles J.W., Boogert N.J., Sridhar V.H., Couzin I.D., Manica A. Consistent individual differences drive collective behavior and group functioning of schooling fish. *Current Biology*, 2017, vol. 27, iss. 18, pp. 2862-2868. DOI: 10.1016/j.cub.2017.08.004

21. Griffiths C.A., Patterson T.A., Blanchard J.L., Righton D.A., Wright S.R., Pitchford J.W., Blackwell P.G. Scaling marine fish movement behavior from individuals to populations. *Ecology and Evolution*, 2018, vol. 8, iss. 14, pp. 7031-7043. DOI: 10.1002/ece3.4223

22. Filella A., François N., Sire C., Kanso E., Eloy C. Model of collective fish behavior with hydrodynamic interactions. *Physical Review Letters*, 2018, vol. 120, iss. 19, pp. 1-6. DOI: 10.1103/PhysRevLett.120.198101

23. Wang X., Zhang J., Zhao X., Chen Z., Ying Y., Li Z., Xu D., Liu Z., Zhou M. Vertical distribution and diel migration of mesopelagic fishes on the northern slope of the South China sea. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2019, vol. 167, pp. 128-141. DOI: 10.1016/j.dsr2.2019.05.009

 Navarro-Guillén C., Cerqueira M., Conceição Luis E.C., Yúfera M., Engrola S. Daily nutrient utilization and swimming activity patterns in Senegalese sole (*Solea senegalensis*) post-larvae. *Aquaculture*, 2018, vol. 492, pp. 164-169. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2018.03.063
Kasumyan A.O., Pavlov D.S. Evolution of schooling behavior in fish. *Journal of Ichthyology*, 2018, vol. 58, no. 5, pp. 670-678. DOI: 10.1134/S0032945218050090

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Павел Н. Аношко руководил постановкой цели исследования, осуществлял отлов рыб, исследовал морфологию плавательного пузыря, анализировал данные, рассчитал на основе результатов модели акустического рассеяния вытянутого сфероида теоретическое уравнение TS=20log(SL)-60, подготовил рукопись статьи. Сергей Б. Попов проводил ex situ оценку силы цели, участвовал в обсуждении результатов и написании рукописи статьи. Михаил М. Макаров проводил сводный анализ полученных результатов, участвовал в написании и корректировке рукописи статьи. Андрей И. Дегтев и Наталья Н. Деникина участвовали в обсуждении результатов и написании рукописи статьи. Елена В. Дзюба осуществляла подготовку рыб к проведению измерений плавательного пузыря, участвовала в обсуждении, оформлении и корректировке рукописи статьи. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи и несут ответственность за плагиат и самоплагиат.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Pavel N. Anoshko formulated the aim of the study, captured fish, studied the morphology of the swim bladder, analysed data, calculated the theoretical TS=20log(SL)-60, equation from the results of the model of the acoustic scattering by prolate spheroid and prepared the manuscript. Sergei B. Popov conducted ex situ assessment of the target strength, participated in the discussion of the results, preparation of the manuscript. Mikhail M. Makarov conducted a summary analysis of the obtained results, participated in the preparation and correction of the manuscript. Andrey I. Degtev and Natalia N. Denikina participated in the discussion of the results and preparation of the manuscript. Elena V. Dzyuba prepared fish for measurements of the swim bladder, participated in the discussion, preparation and correction of the manuscript. All authors participated equally in writing the manuscript and are responsible for plagiarism and selfplagiarism.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors state that there is no conflict of interest.

ORCID

Павел Н. Аношко / Pavel N. Anoshko <u>https://orcid.org/0000-0001-9506-4135</u> Михаил М. Макаров / Mikhail M. Makarov <u>https://orcid.org/0000-0002-1758-4458</u> Сергей Б. Попов / Sergei B. Popov <u>https://orcid.org/0000-0001-9124-418X</u> Андрей И. Дегтев / Andrey I. Degtev <u>https://orcid.org/0000-0003-4885-397X</u> Наталья Н. Деникина / Natalia N. Denikina <u>https://orcid.org/0000-0002-3952-3277</u> Елена В. Дзюба / Elena V. Dzyuba <u>https://orcid.org/0000-0002-0769-694X</u>