



УДК 597.556.331.1(282.256.347)  
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.57>

## Биология обыкновенного окуня Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища (Иркутская область, Восточная Сибирь)

А. Л. Юрьев, А. И. Вокин, Д. А. Батранин, В. П. Самусенок, А. Н. Матвеев\*  
*Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Россия*  
E-mail: [yuriev@bk.ru](mailto:yuriev@bk.ru)

**Аннотация.** Приводятся современные сведения о биологии обыкновенного окуня на верхнем и нижнем участках Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища. Представлены данные о линейно-весовом росте, возрастном и половом составе, сроках наступления половой зрелости, плодовитости и питании рыб в весенне-летний период.

**Ключевые слова:** обыкновенный окунь, возрастной и половой состав, линейно-весовой рост, плодовитость, питание, Усть-Илимское водохранилище, Восточная Сибирь.

**Благодарности.** Авторы благодарны П. В. Лексину за помощь в организации полевых выездов и сборе материалов; И. В. Самусенку за оформление картографических материалов.

**Для цитирования:** Биология обыкновенного окуня Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища (Иркутская область, Восточная Сибирь) / А. Л. Юрьев, А. И. Вокин, Д. А. Батранин, В. П. Самусенок, А. Н. Матвеев // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2025. Т. 53. С. 57–72. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.57>

Research article

## Biology of Perch in the Ilim Branch of the Ust-Ilimsk Reservoir (Irkutsk Region, East Siberia)

A. L. Yuriev, A. I. Vokin, D. A. Batranin, V. P. Samusenok, A. N. Matveev\*  
*Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation*

**Abstract.** The Ust-Ilimsk Reservoir, the third in the Angara reservoir cascade, was filled between 1974 and 1977 and currently consists of two branches – the Angara and Ilim. The latter is a bay formed by the backwater filling of the valley of the Ilim River, the Angara's largest tributary, and is quite extensive – the backwater's influence extends more than 250 km upstream. Perch is one of the most abundant and ubiquitous fish species in the Ust-Ilimsk Reservoir. The primary research on perch biology in the reservoir was conducted in the early years of its filling; current, brief data are available only for fish from the dam section of the reservoir. Sampling of materials in the upper part of the Ilim branch (256-260 km above the mouth) was carried out in May 2015 and July 2011, 2014, 2016, in the lower part (14-18 km above the mouth) in late May – early June 2017-2018. It is known that the perch population in the Ust-Ilimsk Reservoir is differentiated into two ecological groups: small, slow-growing fish inhabit the shallow coastal zone, while larger, faster-growing fish are more

often found in deeper areas. In the first years after the reservoir was filled, catches were dominated by fish aged 7+. The perch age range in the upper part of the Ilimsk branch of the Ust-Ilimsk Reservoir is represented by individuals of six age groups, from 1+ (commercial length 92.7 mm, body weight 14.8 g) to 6+ (177.3 mm and 116 g, respectively), with a predominance of individuals aged 2+ (118.8 mm and 29.9 g). In the lower part, the age range is represented much more widely: the catches included perch from 16 age groups from 2+ (105 mm and 21.5 g) to 17+ (370 mm and 682 g, respectively), with a predominance of younger fish. Perch growth rates in different sections of the Ilim part are similar. The male-female ratio in our catches from the upper part was 1:1.27, while in the lower part it was 3.47:1. Maturity in males from the Ilim branch occurs occasionally at the age of 1+, mostly at 2+, and in females a year later. Current absolute individual fecundity values in the upper section vary with age from 7,578 eggs at age 2+ to 10,125 eggs at age 6+, averaging 8,928 eggs. In the lower section, absolute fecundity in fish aged 4+ varies from 4,003 to 99,357 eggs at age 12, averaging 45,357 eggs. Spawning occurs in late May and early June. During the open-water period, perch primarily feed on the most abundant benthic (amphipods, chironomids) and planktonic (crustaceans) aquatic invertebrates in younger age groups, while older perch feed on smaller fish species (sand sculpin, conspecific juveniles).

**Keywords:** perch, age-sex structure, growth, fecundity, diets, Ust-Ilimsk Reservoir, East Siberia.

---

**For citation:** Yuriev A.L., Vokin A.I., Batranin D.A., Samusenok V.P., Matveev A.N. Biology of Perch in the Ilim Branch of the Ust-Ilimsk Reservoir (Irkutsk Region, East Siberia). *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology, Ecology*, 2025, vol. 53, pp. 57-72. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.57> (in Russian)

---

### **Введение**

Усть-Илимское водохранилище, уже полвека функционирующее как водоём руслового типа, состоит из двух ветвей – Ангарской и Илимской. Последняя является заливом, образовавшимся в результате подпорного заполнения долины крупнейшего на участке притока Ангары р. Илим, и имеет весьма значительную протяжённость – влияние подпора распространяется на более чем 250 км вверх по его течению.

Изменения среды, связанные с регулированием стока, ожидаемо отразились на биологических характеристиках, распределении и соотношении в новом водоёме рео- и лимнофильных групп рыб, населявших русла Ангары и притоков и водоёмы её поймы.

Активные исследования ихтиофауны водохранилища проводились в период подготовки к заполнению и в первое десятилетие после начала его формирования: в конце 1970-х и в первой половине 1980-х гг. и затрагивали преимущественно осевую ангарскую часть. В основанной на результатах исследований 1970–1974 гг. сводке С. А. Олифера [1977] впервые представлены перспективы рыбохозяйственного освоения нового водоёма. В следующие несколько лет опубликованы данные масштабных и разнообразных работ, проведённых на заполнявшемся водохранилище ихтиологами отраслевого института ВостСибРыбНИИПроект, Иркутского госуниверситета и Лимнологического института [Понкратов, 1979, 1980а, б, 1981; Олифер, 1980а, б; Купчинская, Купчинский, Вещева, 1979а, б; Купчинский, 1979, 1987; Купчинская, 1981, 1985; Вещева, Купчинская, Купчинский 1981; Купчинская, Купчинский, Вещева, 1981, 1982, 1983; Скрябин, Гаврилова, 1981]. Итоги этого периода были опубликованы в монографии А. Г. Скрябина с соавторами «Биология Усть-Илимского водохранилища» [1987].

Две публикации на основе данных конца 1970-х гг. осветили биологические характеристики ельца и окуня в Илимском отроге водохранилища [Купчинская, 1988; Питание ... , 1988].

Со второй половины 1980-х гг. исследования биологии рыб водохранилища ограничивались мероприятиями по промысловому мониторингу. В последнее десятилетие появились только две публикации: обзор С. Ф. Понкратова, посвящённый интродукции рыб в бассейн ангарских водохранилищ [Понкратов, 2013], и очерк биологии окуня в приплотинном участке водохранилища [Батрагин, Очирова, Батрагина, 2024].

Таким образом, исследования биологии и экологии рыб, населяющих значительную часть акватории водохранилища, ныне весьма важную с точки зрения формирования экологического статуса водоёма в целом, не получили должного масштаба на этапе его формирования, а затем длительное время не проводились вообще.

Целью настоящей работы является сбор и анализ актуальных данных о биологии одного из наиболее массовых видов рыб, повсеместно встречающихся в Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища, – обыкновенного окуня.

### *Материалы и методы*

Ложе Илимского отрога водохранилища имеет определённые особенности строения, в соответствии с которыми выделяются два участка. На две трети длины ветви простирается её нижняя часть, имеющая обычную для плотинного водохранилища осевую зону переменной ширины и сильно изрезанные очертания береговой линии, которые формируют разной степени углублённости затопленные долины притоков следующих порядков. Верхняя часть повторяет очертания собственно русла Илима, в котором сохраняется подпор водохранилища (рис. 1).

Сбор материалов в верхней части Илимской ветви в районе зал. Коршуниха (256–260 км выше устья отрога) проводился в мае 2015 г. и июле 2011, 2014, 2016 гг.; в нижней части – на участке от зал. Большая Мельница до зал. Зятейка (14–18 км выше устья) в конце мая – начале июня в 2017–2018 гг. (см. рис. 1).

Отлов окуня производился ставными сетями с ячейёй 10–65 мм в дневное и ночное время. После лова основная часть уловов анализировалась немедленно, остальная фиксировалась 4%-ным раствором формалина. Дальнейшая обработка осуществлялась в лабораторных условиях по общепринятым в ихтиологии методам [Правдин, 1966], возраст рыб определялся по жаберным крышкам [Чугунова, 1959], обработка материалов по питанию проводилась с использованием количественно-весового метода [Методическое ... , 1974]. Всего полному биологическому анализу подвергнуты 589 экз. разновозрастных рыб.

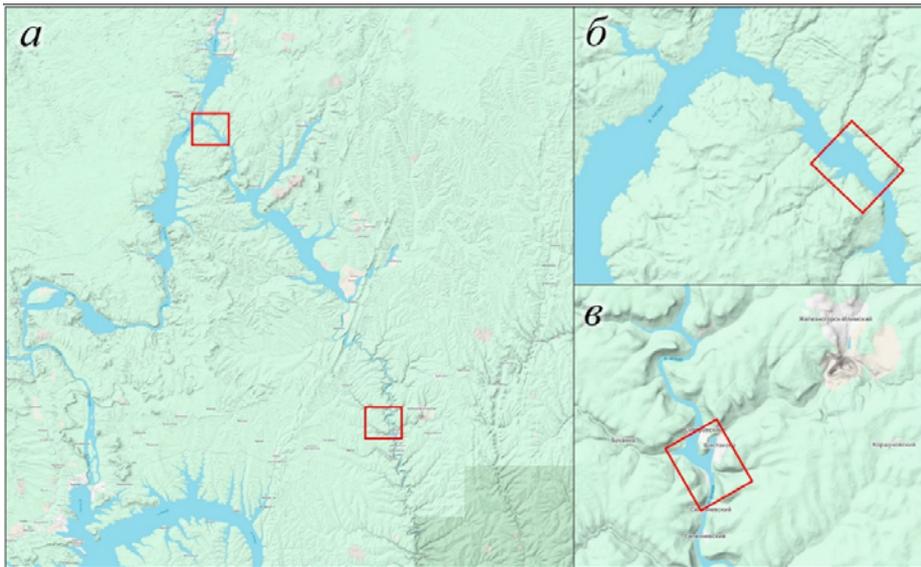


Рис. 1. Карта-схема участков сбора материалов: *а* – Усть-Илимское водохранилище; *б* – нижний участок Илимской ветви; *в* – верхний участок Илимской ветви. Красными прямоугольниками на врезке *а* показаны границы районов исследований на врезках *б* и *в*

### **Результаты и обсуждение**

Установлено, что в Усть-Илимском водохранилище окунь, ведущий стайный образ жизни, концентрируется в прибрежной зоне с глубинами до 15 м [Понкратов, 1981], в тёплое время года придерживаясь более мелководных участков и отходя глубже с наступлением похолодания [Купчинская, Купчинский, Вещева, 1981; Биология ... , 1987].

Согласно данным С. Ф. Понкратова [1981], по характеристикам роста стадо окуня в Усть-Илимском водохранилище дифференцируется на две экологические группировки: мелкие медленно растущие рыбы обитают в мелководной прибрежной зоне, крупные, растущие быстрее, чаще встречаются на более глубоких участках. Во всех наших уловах также отмечено подобное разделение (табл. 1).

Известно, что в первые годы после заполнения водохранилища в уловах доминировали рыбы в возрасте до 7+ [Понкратов, 1981]. В ходе проведённых нами исследований в верхней части Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища отмечались рыбы из шести возрастных групп от 1+ (промысловая длина 92,7 мм, масса тела 14,8 г) до 6+ (177,3 мм и 116 г) с преобладанием особей в возрасте 2+ (118,8 мм и 29,9 г). В нижней части возрастной ряд оказался представлен гораздо широкое: в уловах отмечались окуни из 16 возрастных групп от 2+ (105 мм и 21,5 г) до 17+ (370 мм и 682 г) с преобладанием младшевозрастных рыб. Максимальные показатели (409 мм и 1065 г) отмечены для единственной особи в возрасте 16+ (см. табл. 1). Темпы изменения показателей роста окуня на разных участках Илимской части водохранилища схожи.

Таблица 1

Линейно-весовой рост окуня из Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища  
(по данным 2011–2118 гг.)

Возраст, лет	Верхняя часть			Нижняя часть		
	Промысловая длина, мм	Масса, г	Число рыб, экз.	Промысловая длина, мм	Масса, г	Число рыб, экз.
1+	$\frac{92,7 \pm 1,55}{64-121}$	$\frac{14,8 \pm 0,68}{5-33}$	59	–	–	–
2+	$\frac{118,8 \pm 1,04}{86-175}$	$\frac{29,9 \pm 0,64}{15-55}$	160	$\frac{105 \pm 1,5}{11-132}$	$\frac{21,5 \pm 0,7}{10-47}$	80
3+	$\frac{140,2 \pm 1,99}{104-177}$	$\frac{51,9 \pm 2,12}{27-91,4}$	46	$\frac{127,3 \pm 1,03}{114-146}$	$\frac{39,6 \pm 1,2}{22-62}$	46
4+	$\frac{157,9 \pm 3,63}{98-174}$	$\frac{77,8 \pm 3,62}{50-109}$	23	$\frac{154,6 \pm 2,11}{120-200}$	$\frac{73 \pm 2,8}{37-131}$	54
5+	$\frac{174 \pm 4,62}{133-189}$	$\frac{111,4 \pm 6,48}{82-148}$	11	$\frac{170 \pm 1,9}{132-205}$	$\frac{94,66 \pm 3,3}{42-183}$	41
6+	$\frac{177,3 \pm 7,05}{1654-188}$	$\frac{116 \pm 27,4}{68-163}$	3	$\frac{175,8 \pm 4,3}{143-210}$	$\frac{112,5 \pm 7,001}{79-194}$	15
7+	–	–	–	$\frac{203,3 \pm 23,3}{180-250}$	$\frac{230,3 \pm 113,5}{106-457}$	3
8+	–	–	–	250,5±4,5	344,5±11,5	2
9+	–	–	–	$\frac{266 \pm 6,4}{243-286}$	$\frac{406 \pm 28,3}{301-501}$	6
10+	–	–	–	$\frac{286,6 \pm 5,9}{262-322}$	$\frac{452,2 \pm 26,4}{352-609}$	11
11+	–	–	–	$\frac{284,5 \pm 2,9}{270-303}$	$\frac{501 \pm 17,1}{425-622}$	10
12+	–	–	–	$\frac{300,9 \pm 5 \pm 41}{271-320}$	$\frac{604,3 \pm 39,06}{509-839}$	8
13+	–	–	–	$\frac{289,2 \pm 6,3}{277-302}$	$\frac{485,2 \pm 36,16}{391-557}$	4
14+	–	–	–	$\frac{326,3 \pm 19,1}{324-395}$	$\frac{727,7 \pm 92,8}{624-913}$	3
15+	–	–	–	$\frac{298,5 \pm 33,5}{300-366}$	$\frac{663,5 \pm 222,5}{441-886}$	2
16+	–	–	–	409	1065	1
17+	–	–	–	370	682	1

Сравнение с имеющимися данными показало, что в младшевозрастных (до 4 лет) группах современные темпы линейно-весового роста окуня незначительно отличаются от такового у рыб из Ангары в зоне Усть-Илимского водохранилища до заполнения ложа [Олифер, 1977] и в районе выклинивания подпора после его заполнения [Биология ... , 1987] и заметно ниже, чем у рыб из Ангарской и Илимской ветвей Усть-Илимского водохранилища в первые десятилетия его существования [Биология ... , 1987; Питание ... , 1988], но вполне схожи с таковыми у рыб из приплотинного участка водохранилища в современный период [Батранин, Очирова, Батранина, 2024] (см. табл. 1–2).

Таблица 2

## Линейный и весовой рост окуня Усть-Илимского водохранилища (по данным 1970–2020-х гг.)

Водоём	Параметры	Возраст, лет											
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
р. Ангара, 1974 г. [Олифер, 1977]	I	70	110	140	180	210	260	300	320	340	390	430	–
	II	6	30	60	121	193	376	528	682	1000	1283	1720	–
Илимская ветвь, 1977–1979 гг. [Питание ... , 1988]	I	92	125	173	203	224	284	290					
	II	12	39	107	178	248	414	557					
Ангарская ветвь, 1975–1979 гг. [Биология..., 1987]	I	141	159	187	219	249	277	260	292	–	–	–	–
	II	63	82	149	249	348	515	373	595	–	–	–	–
Зона выклинивания подпора, 1975– 1979 гг. [Биология..., 1987]	I	117	147	176	162	193	196	213	217	222	228	232	253
	II	33	67	102	92	140	152	216	228	232	242	260	313
Приплотинный участок, 2023– 2024 гг. [Батрагин, Очирова, Ба- трагина, 2024]	I	113	126	144	153	157	164	168	195	166	–	–	–
	II	23	36	59	76	79	90	99	176	113	–	–	–

Примечание: I – промысловая длина, мм; II – масса, г.

Соотношение самцов и самок в наших уловах из верхней части водохранилища составляло 1:1,27, в то время как в нижней части – 3,47:1. Половозрелость окуня на участке р. Ангары в районе будущего Усть-Илимского водохранилища [Олифер, 1977, 1980б] наступала у самцов в возрасте 2–3+, у самок в 3–4+. В сформировавшемся водохранилище в 1980-е гг. созревание стало наступать раньше: самцы становились половозрелыми в возрасте 1+, самки 2+ [Биология ... , 1987]. Согласно нашим данным, половая зрелость у самцов из Илимской ветви водохранилища единично наступает в возрасте 1+, в массе 2+ у самцов, у самок на год позже.

Плодовитость окуня в Усть-Илимском водохранилище составляла от 9900 до 114 840 икринок [Олифер, 1977, 1980б]. Современные показатели индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) в верхней части изменяются от 7578 в возрасте 2+ до 10 125 икринок в 6+, в среднем составляя 8928 икринок. Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) в среднем составляет 86,8, варьируя от 53,9 до 149,4 икринок. В нижней части абсолютная плодовитость у рыб в возрасте 4+ изменяется от 4003 до 99 357 икринок у 12-летних, в среднем составляя 45 357 икринок. ИОП в среднем составляет 106,6, варьируя от 41,7 до 180,5 икринок (табл. 3).

Таблица 3

Индивидуальная абсолютная плодовитость и индивидуальная относительная плодовитость окуня из Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища (по данным 2011–2018 гг.)

Возраст, лет	Промысловая длина, мм	Масса, г	ИАП, шт.	ИОП, шт./г	Кол-во рыб, экз.
<b>Верхняя часть</b>					
3+	<u>155,5±1,5</u> 154–157	<u>75,5±6,5</u> 69–82	<u>7789±210,5</u> 7578–8000	<u>103,7±6,14</u> 97,6–109,8	2
4+	<u>166,8±2,71</u> 157–172	<u>93,4±5,14</u> 80–109	<u>9911±15277,9</u> 8506–6588	<u>107,1±15,98</u> 65,0–149,4	5
5+	<u>177,8±2,76</u> 167–189	<u>119±6,51</u> 102–148	<u>8381±481,6</u> 6367–10029	<u>71,1±4,42</u> 53,9–91,3	7
6+	188	163	10125	62,1	1
<b>Нижняя часть</b>					
4+	<u>157,1±4,9</u> 140–172	<u>89,33±5,71</u> 74–110	<u>9367,8±1283,3</u> 4003–12673	<u>107,4±16,34</u> 41,7–153,0	6
5+	<u>171,5±8,5</u> 163–180	<u>114,5±4,5</u> 110–119	<u>9786,6±217</u> 9569,7–10004	<u>85,68±5,3</u> 80,4–90,4	2
9+	<u>269,75±7,2</u> 253–286	<u>433±29,05</u> 366–501	<u>51327,8±10621,9</u> 32078–80508	<u>119,8±24,5</u> 78,23–176,5	4
10+	<u>286,7±12,54</u> 262–303	<u>514±64,08</u> 392–609	<u>54624,4±2688,9</u> 49455–58493,1	<u>108,5±9,06</u> 96,04–126,16	3
11+	<u>284,2±3,8</u> 270–303	<u>510,1±18,7</u> 452–622	<u>58226,0±7539,0</u> 38610,7–96737,4	<u>113,8±13,7</u> 73,12–180,5	8
12+	<u>298,3±6,98</u> 271–320	<u>617,3±50,87</u> 509–839	<u>64851,9±10557,9</u> 37129,2–99357,7	<u>103±11,97</u> 66,42–146,1	6

Показатели плодовитости окуня из Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища в современный период характеризуются более высокими значениями, чем известные для Братского водохранилища [Лукийчиков, 1972; Мамонтов, 1977] и Ангары в зоне сооружаемого Усть-Илимского [Олифер, 1977] в 1970-е гг. (табл. 4). Нерест проходит в конце мая – начале июня на прошлогодней растительности на глубинах от 1,5 до 3 м. В 2018 г. начало нереста окуня отмечено 3 июня.

Таблица 4

Индивидуальная абсолютная плодовитость окуня в р. Ангаре и водохранилищах Ангарского каскада ГЭС  
(по данным 1960–1970-х гг.)

Водоем	Параметры	Возраст, лет								
		2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Братское вдхр., зал. Унгинский [Лукьянчиков, 1972]	I	–	185	211	220	217	–	–	–	–
	II	–	142	190	202	208	–	–	–	–
	III	–	<u>24,04</u> 12,7–30,75	<u>31,21</u> 21,4–39,64	<u>42,45</u> 31,76–62,14	<u>76,5</u> 58,18–98,3	–	–	–	–
Братское вдхр., Калтукское расширение (1966 г.) [Мамонтов, 1977]	I	180	170	230	290	320	–	–	–	–
	II	108	95	276	600	875	–	–	–	–
	III	18,4	12,6	27,6	65,9	81,8	–	–	–	–
Братское вдхр., Калтукское расширение (1972 г.) [Мамонтов, 1977]	I	–	–	–	–	190	210	210	270	323
	II	–	–	–	–	145	190	165	338	850
	III	–	–	–	–	17,2	24,8	22,3	41,8	125
р. Ангара в зоне будущего Усть-Илимского вдхр. (1974 г.) [Олифер, 1977]	I	–	–	200	210	240	290	310	350	380
	II	–	–	165	205	310	507	740	1020	1230
	III	–	–	<u>10,97</u> 9,9–12,04	<u>19,298</u> 12,74–31,92	<u>27,678</u> 10,23–52,7	<u>36,257</u> 25,41–54,56	<u>60,896</u> 47,74–67,83	<u>74,467</u> 32,84–114,84	

Примечание: I – промысловая длина, мм; II – масса, г; III – ИАП, тыс. икринок.

Икра откладывается в виде длинных неклеяких студенистых лент длиной 12–70 см и шириной 3–7 см, обматывающихся вокруг отмерших прошлогодних стеблей трав, ветвей затопленных или поваленных в воду деревьев и кустарников.

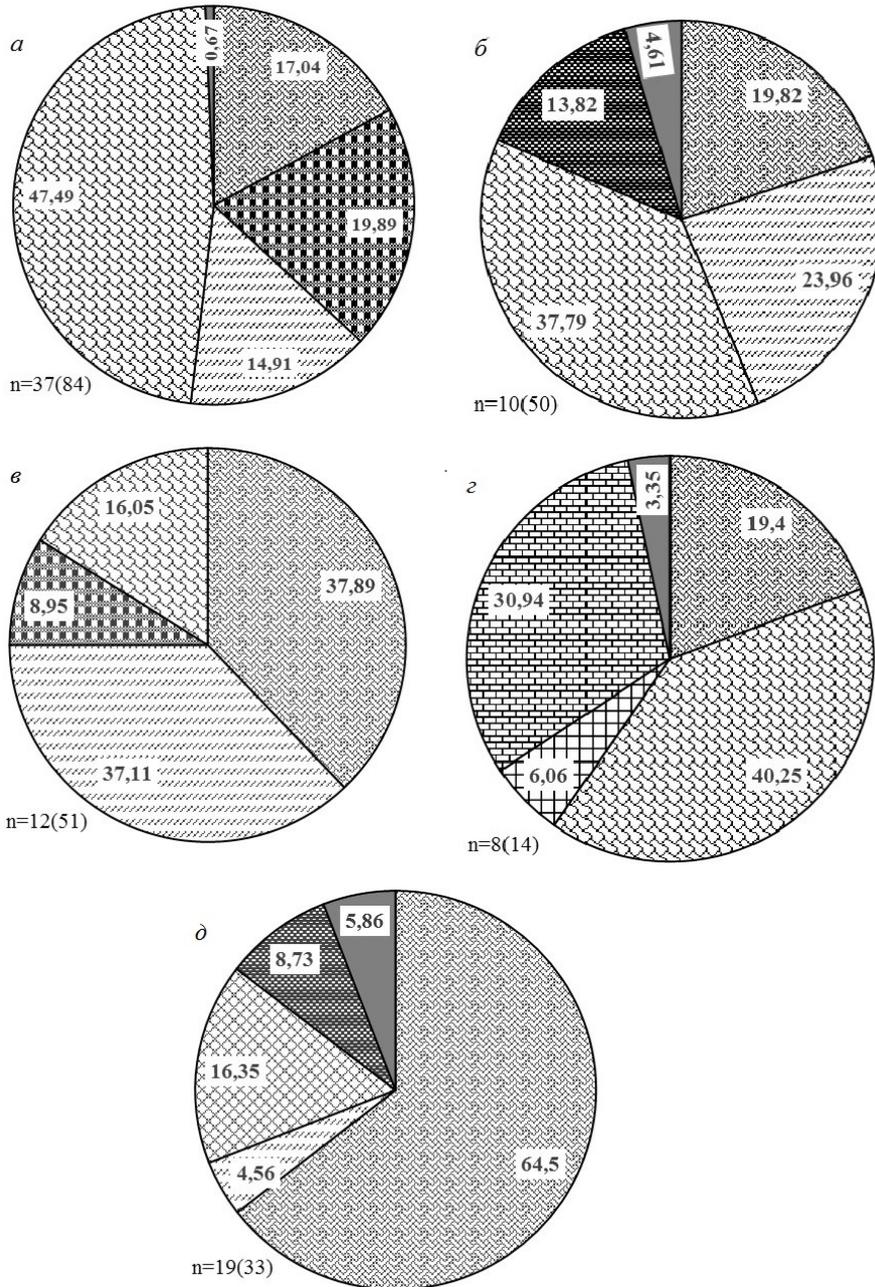
Основу питания окуня из младшевозрастных групп в ангарских водоёмах составляют наиболее обильные группы бентосных и планктонных водных беспозвоночных, а в старшем возрасте – мелкие виды рыб (песчаная широколобка, молодь карповых и собственного вида).

В верхней части ветви в зал. Коршуниха в конце июля 2011 г. в желудках питавшихся особей окуня (45,2 % от числа рыб в выборке) преобладал зоопланктон (47,49 % по массе и 56,76 % по частоте встречаемости): преимущественно ветвистоусые рода *Daphnia* (31,01 и 40,54 %). Субдоминантными компонентами питания являлись постларвальные стадии (19,89 и 35,13 %) и личинки (14,91 и 32,43 %) хирономид и амфиподы (17,04 и 21,62 %) (рис. 2, а). В конце июля 2014 г. выше зал. Коршуниха в питании (20 % от численности выборки) также доминировали планктонные организмы (37,79 и 33,33 %) и личинки хирономид (23,96 и 50 %). Второстепенное значение (19,82 % по массе) имели амфиподы рода *Micruropus*, а также рыба (13,82 %) (рис. 2, б). В это же время в кутовой части залива близ устья р. Коршунихи при столь же небольшой (23 %) доле питающихся особей в пищевом комке окуня доминировали амфиподы рода *Micruropus* (37,89 и 55,56 %) и личинки хирономид (37,11 и 33,33 %) (рис. 2, в). Кроме них потреблялись дафнии (16,05 и 11,11 %) и куколки хирономид (9,74 и 22,22 %). Ниже зал. Коршуниха в р. Илим в этот же период доля питающихся особей составила более половины исследованных рыб (57,14 %), в основе их питания – планктонные ракообразные (40,25 и 50 %) с преобладанием дафний (23,96 и 25 %) и циклопов (15,52 и 12,5 %). Второстепенное значение имели личинки стрекоз (30,94 и 12,5 %) и *Gmelinoides fasciatus* (15,52 и 12,5 %) (рис. 2, г).

В конце июля 2015 г. в выборках из верхней части Илимской ветви водохранилища отмечено чуть более половины питающихся рыб. Основу их питания составили амфиподы (64,5 % по массе и 78,95 % по частоте встречаемости) и постларвальные стадии хирономид (4,56 и 52,63 %) (рис. 2, д). В пищевых комках присутствовали личинки подёнок (16,35 и 15,79 %) и мокрецов (3,33 % по массе), а также личинки ручейников, жуков-плавунцов и рыба.

В первой половине мая 2016 г. в начале периода нереста в верхней части Илимской ветви в составе стандартной выборки отмечены всего две питающихся особи окуня, потреблявшие исключительно амфипод *Gmelinoides fasciatus*.

В нижней части Илимской ветви в начале июня 2018 г. питались около половины (47,28 %) рыб из выборки в возрасте от 2 до 7 лет, основу их питания составляли байкальские амфиподы (85,07 % по массе и 93,7 % по частоте встречаемости) (рис. 3, а), в том числе виды, более характерные для осевой проточной части ангарских водохранилищ: *Eulimnogammarus viridis* (39,95 и 27,03 %), *Gmelinoides fasciatus* (23,89 и 44,14 %), *Micruropus* sp. (19,49 и 28,83 %), *Pallasea* sp. (1,75 и 2,7 %).



**Рис. 2.** Состав пищи (% по массе) окуня из верхней части Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища в июле: *а* – зал. Коршуниха, июль 2011 г.; *б* – р. Илим, выше зал. Коршуниха, июль 2014 г.; *в* – зал. Коршуниха, июль 2014 г.; *г* – р. Илим, ниже зал. Коршуниха, июль 2014 г.; *д* – р. Илим, ниже зал. Коршуниха, июль 2015 г. Условные обозначения: – амфиподы; – личинки хирономид; – постларвальные стадии хирономид; – зоопланктон; – рыба; – личинки стрекоз; – личинки подёнок; – личинки жуков-плавунцов; – прочие

В пищевом комке также единично присутствовала рыба (песчаная широколобка, желтокрылка и ёрш) и личинки амфиботических насекомых. В старшевозрастных группах доля питающихся рыб снизилась до 31,25 %, а рыбная пища оказалась преобладающей (94,01 % по массе при встречаемости 62,50 %), предпочитаемой жертвой стала песчаная широколобка (86,94 и 56,25 %) (рис. 3, б), нечасто потреблялась молодь собственного вида (7,07 и 6,25 %). Оставшуюся часть пищевого комка составили куколки и субимаго хирономид и личинки ручейников.

Накормленность окуня в верхней части Илимской ветви во все периоды исследования была низкой, в среднем изменяясь от 3,23 до 23,11 ‰, максимальные значения до 296,88 ‰ зарегистрированы выше зал. Коршуниха в июле 2014 и 2015 гг. В нижней части в конце мая – начале июня 2018 г. индекс наполнения желудков у рыб в возрасте от 2 до 7 лет также был низким (в среднем 6,28 ‰ при максимуме 64,61 ‰), у старшевозрастных особей средние показатели накормленности возросли до 62,89 ‰ при максимальном значении 707,03 ‰.

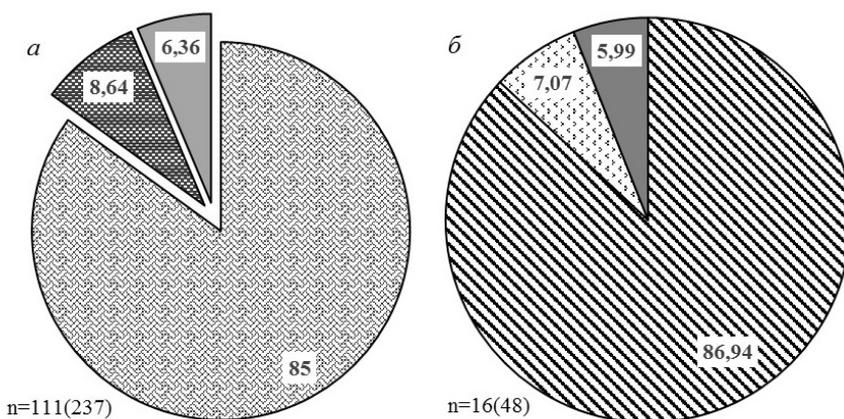


Рис. 3. Состав пищи (% по массе) окуня в нижней части Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища в июне 2018 г.: а – рыбы в возрасте 2–7 лет; б – рыбы в возрасте старше 8 лет. Условные обозначения: [штриховка] – амфиподы; [штриховка] – рыба; [штриховка] – песчаная широколобка; [штриховка] – окунь; [штриховка] – прочие

### Заключение

Итоги исследований подтверждают доминирующую роль окуня в рыбной части сообщества Илимской ветви Усть-Илимского водохранилища. Наиболее благоприятные условия обитания вид имеет сегодня в нижней части отрога, что, в частности, наглядно подтверждает картина возрастной структуры: возрастной ряд рыб в уловах представлен здесь особями 16 возрастных групп по сравнению с шестью в верхней части. Среди обстоятельств, обеспечивающих относительное благополучие популяции, следует назвать слабый пресс вылова: прилегающая к водоёму территория слабо

населена и малодоступна для любителей, промысловый лов осложняет оставшийся в ложе древостой. Вероятно, определённую положительную роль играют и особенности пищевой базы: доля представителей байкальской фауны (в первую очередь амфипод) здесь заметно выше. Верхняя часть Илимской ветви водохранилища испытывает многолетнюю высокую антропогенную нагрузку: в водоём поступают загрязнения от объектов по добыче и обогащению железной руды Коршуновского горно-обогатительного комбината и коммунальные загрязнения крупного городского поселения – Железнодорожно-Илимского. Кроме того, окунь является основным объектом довольно интенсивного на этом участке любительского лова.

Повсюду в Илимском отроге линейно-весовой рост окуня в современный период характеризуется более низкими темпами по сравнению с данными за первые десятилетия существования водохранилища.

### Список литературы

Батрагин Д. А., Очирова С. В., Батрагина И. О. Биология окуня приплотинного участка Усть-Илимского водохранилища // Социально-экологические проблемы Байкальского региона и сопредельных территорий : тез. Докл. VII Всерос. науч.-практ. конф., посв. 145-летию проф. В. Ч. Дорогостайского и 130-летию проф. В. Н. Яснитского. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2024. С. 18–20.

Биология Усть-Илимского водохранилища / А. Г. Скрябин, С. С. Воробьева, М. П. Бакина, Т. П. Виноградова, С. В. Надобнов. Новосибирск : Наука, 1987. 262 с.

Вещева Л. Е., Купчинская Е. С., Купчинский Б. С. К биологии плотвы Усть-Илимского водохранилища // Круговорот веществ и энергии в водоемах: тезисы докладов Всесоюз. лимнол. совещ. Иркутск, 1981. Вып. 3 : Рыбы и нерпа. С. 10–12.

Купчинская Е. С. Состояние ихтиофауны Усть-Илимского водохранилища // Круговорот веществ и энергии в водоемах : тез. докл. Всесоюз. лимнол. совещ. Иркутск, 1981. Вып. 3 : Рыбы и нерпа. С. 40–42.

Купчинская Е. С. Щука *Esox lucius* L. (Esocidae) Усть-Илимского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 1. С. 74–81.

Купчинская Е. С. Рост и питание ельца в Илимском отроге Усть-Илимского водохранилища // Исследования рыб Восточной Сибири. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1988. С. 127–140.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Вещева Л. Е. К состоянию ихтиофауны рек Енисея и Ангара в зоне будущих водохранилищ // Проблемы экологии Прибайкалья : тез. докл. Всесоюз. науч. совещ. Иркутск, 1979а. Вып. 1. С. 208–209.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Вещева Л. Е. Состав ихтиофауны и питание рыб верхнего участка Усть-Илимского водохранилища в первый год его наполнения // Проблемы экологии Прибайкалья : тез. докл. Всесоюз. науч. совещ. Иркутск, 1979б. Вып. 1. С. 210.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Вещева Л. Е. Питание рыб верхнего участка Усть-Илимского водохранилища во второй год его наполнения // Рыбохозяйственное значение прибрежно-соровой зоны озера Байкал. Иркутск, 1981. С. 123–137.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Вещева Л. Е. Состояние ихтиофауны Усть-Илимского водохранилища и пути повышения рыбопродуктивности // Проблемы экологии Прибайкалья : тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Иркутск, 1982. С. 76.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Вещева Л. Е. Экология сибирского ельца *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dyb.) (Cyprinidae) ангарской части Усть-Илимского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 6. С. 905–912.

Купчинский Б. С. Восточный лещ, акклиматизируемый в водоемах Байкало-Ангарского бассейна // Проблемы экологии Прибайкалья : тез. докл. Всесоюз. науч. совещ. Иркутск, 1979. С. 206–208.

- Купчинский Б. С. Лещ водоемов Байкало-Ангарского бассейна. Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 1987. 144 с.
- Лукьянчиков Ф. В. Состояние запасов и перспективы организации рационального рыбного хозяйства Угинского залива Братского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1972. С. 141–155.
- Мамонтов А. М. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск : Наука, 1977. 255 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974. 254 с.
- Олифер С. А. Рыбохозяйственное освоение Усть-Илимского водохранилища // Известия ГНИИОРХ. Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири. Л., 1977. Т. 115. С. 65–98
- Олифер С. А. Ихтиофауна р. Ангары и ее притоков в зоне Усть-Илимского водохранилища // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири : тр. Востсибрыбниипроекта. Улан-Удэ, 1980а. Т. 1, вып. 2. С. 197–214.
- Олифер С. А. Условия размножения и плодовитость рыб среднего участка реки Ангары // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири : тр. Востсибрыбниипроекта. Улан-Удэ, 1980б. Т. 1, вып. 2. С. 219–226.
- Питание и рост окуня *Perca fluviatilis* L. в Илимском отроге Усть-Илимского водохранилища / Е. С. Купчинская, Б. С. Купчинский, Д. Л. Ананьин, Л. Е. Вещева // Исследования рыб Восточной Сибири. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1988. С. 140–153.
- Понкратов С. Ф. Изменение некоторых продукционных показателей у хариуса Усть-Илимского водохранилища // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. Вып. 1. С. 220–221.
- Понкратов С. Ф. К биологии хариуса и мерах по сохранению его запасов в Усть-Илимском водохранилище // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири : тр. Востсибрыбниипроекта. Улан-Удэ, 1980а. Т. 1, вып. 2. С. 215–218.
- Понкратов С. Ф. Рост и питание щуки в Усть-Илимском водохранилище // Сборник научных работ ГОСНИОРХ. Л., 1980б. № 152. С. 40–45.
- Понкратов С. Ф. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн ангарских водохранилищ // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 57–68.
- Понкратов С. Ф. Формирование запасов основных промысловых рыб Усть-Илимского водохранилища // Труды Госниорх. 1981. № 165. С. 102–109.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищепромиздат, 1966. 376 с.
- Скрябин А. Г., Гаврилова М. П. К биологии плотвы Усть-Илимского водохранилища // Рыбохозяйственное значение прибрежно-соровой зоны озера Байкал. Иркутск, 1981. С. 137–141.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М. : Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.

## References

- Batranin D.A., Ochirova S.V., Batranina I.O. Biologiya okunya priplotinnogo uchastka Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha [Biology of perch in the dam area of the Ust-Ilimsk reservoir]. *Sotsialno-ekologicheskie problemy Baikalskogo regiona i sopredelnykh territorii* [Social and environmental problems of the Baikal region and adjacent territories: Proc. 7th Allrus. Sci. Conf. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 2024, pp. 18-20. (in Russian)
- Skryabin A.G., Vorobyeva S.S., Bakina M.P., Vinogradova T.P., Nadobnov S.V. *Biologiya Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha* [Biology of the Ust-Ilimsk reservoir]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1987, 262 p. (in Russian)
- Veshheva L.E., Kupchinskaya E.S., Kupchinskii B.S. K biologii plotvy Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha [To the biology of the roach of the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Krugovorot veshhestv i energii v vodoemakh* [Circulation of Substances and Energy in Water Bodies: Proc. Allunion. Limnol. Meet. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1981, vol. 3: Ryby i nerpa [Fishes and Seal], pp. 10-12. (in Russian)
- Kupchinskaya E.S. Sostoyanie ichtiofauny Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha [The state of the ichthyofauna in the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Krugovorot veshhestv i energii v vodoemakh* [Circulation of Substances and Energy in Water Bodies: Proc. Allunion. Limnol. Meet. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1981, vol. 3: Ryby i nerpa [Fishes and Seal], pp. 40-42. (in Russian)
- Kupchinskaya E.S. Schuka *Esox lucius* L. (Esocidae) Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha [Pike *Esox lucius* L. (Esocidae) of the Ust-Ilimsk Reservoir]. *J. Ichthyol.*, 1985, vol. 25, is. 1, pp. 74-81.

Kupchinskaya E.S. Rost i pitanie eltsa v Ilimskom otroge Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha [Growth and nutrition of the dace in the Ilimsky spur of the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Issledovania ryb Vostochnoi Sibiri* [Study of fishes in East Siberia]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 1988, pp. 127-140. (in Russian)

Kupchinskaya E.S., Kupchinskii B.S., Veshheva L.E. K sostoyaniyu ichtiofauny rek Eniseya i Angary v zone budushhix vodokhranilishch [To the state of the ichthyofauna of the Yenisei and Angara rivers in the area of future reservoirs]. *Problemy ekologii Pribajkal'ya* [Ecological problems of Prebaikalia: Proc. Allunion. Sci. Meet. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1979a, vol. 1, pp. 208-209. (in Russian)

Kupchinskaya E.S., Kupchinskii B.S., Veshheva L.E. Sostav ikhtiofauny i pitanie ryb verkhnego uchastka Ust-Ilimskogo vodokhranilishha v pervy god ego napolneniya [Composition of the ichthyofauna and feeding of fish in the upper section of the Ust-Ilimsk Reservoir in the first year of its filling]. *Problemy ekologii Pribajkal'ya* [Ecological problems of Prebaikalia: Proc. Allunion. Sci. Meet. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1979b, vol. 1, p. 210. (in Russian)

Kupchinskaya E.S., Kupchinskii B.S., Veshheva L.E. Pitanie ryb verkhnego uchastka Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha vo vtoroi god ego napolneniya [Fish nutrition in the upper section of the Ust-Ilimsky reservoir in the second year of its filling]. *Rybokhozyaistvennoe znachenie pribrezhno-sorovoi zony ozera Baikal* [Fishery importance of the coastal zone of Lake Baikal]. Irkutsk, 1981. pp. 123-137. (in Russian)

Kupchinskaya E.S., Kupchinskii B.S., Veshheva L.E. Sostoyanie ikhtiofauny Ust-Ilimskogo vodokhranilishha i puti povysheniya ryboproduktivnosti [State of the ichthyofauna of the Ust-Ilimsk Reservoir and ways to increase fish productivity]. *Problemy ekologii Pribajkalia* [Ecological problems of Prebaikalia: Proc. Allunion. Sci. Conf. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1982. p. 76. (in Russian)

Kupchinskaya E.S., Kupchinskij B.S., Veshheva L.E. Ekologiya sibirskogo eltsa *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dyb.) (Cyprinidae) angarskoj chasti Ust-Ilimskogo vodokhranilishha [Ecology of the Siberian dace *Leuciscus leuciscusbai calensis* (Dyb.) (Cyprinidae) of the Angara part of the Ust-Ilimsk Reservoir]. *J. Ichthyol.*, 1983, vol. 23, is. 6, pp. 905-912. (in Russian)

Kupchinskij B.S. Vostochny leshh akklimatiziruemymi v vodoemakh Baikalo-Angarskogo basseina [Eastern bream acclimatized in the reservoirs of the Baikal-Angara basin]. *Problemy ekologii Pribajkal'ya* [Ecological problems of Prebaikalia: Proc. Allunion. Sci. Meet. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1979. pp. 206-208. (in Russian)

Kupchinskij B.S. *Leshh vodoemov Bajkalo-Angarskogo bassejna* [Bream of the Baikal-Angara basin]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 1987. 144 p. (in Russian)

Lukyanchikov F.V. Sostoyaniyu zapasov i perspektivy organizatsii ratsionalnogo rybnogo khozyajstva Uginskogo zaliva Bratskogo vodokhranilishcha [The state of stocks and prospects for the organization of rational fisheries in the Uginsky Bay of the Bratsk reservoir]. *Rybokhozyaistvennoe osvoenie vodoemov Vostochnoi Sibiri* [Fishery development of water bodies in Eastern Siberia]. Irkutsk, 1972, pp. 141-155. (in Russian)

Mamontov A.M. *Ryby Bratskogo vodokhranilishcha* [Fishes of the Bratsk reservoir]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1977, 255 p. (in Russian)

*Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh* [Methodological guide for studying of feeding relations of fishes in natural conditions]. Moscow, Nauka Publ., 1974, 254 p. (in Russian)

Olifera S.A. Rybokhozyajstvennoe osvoenie Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha [Fisheries development of the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Izvestia Gosniorkh: Rybokhozyaistvennoe osvoenie vodokhranilishch Sibiri* [Bull. Gosniorkh. Fishery development of water bodies in Siberia]. St.-Petersb., 1977, vol. 115, pp. 65-98. (in Russian)

Olifera S.A. Ichthyofauna r. Angary i ee pritokov v zone Ust-Ilimskogo vodokhranilishha [Ichthyofauna of the Angara River and its tributaries in the Ust-Ilimsk Reservoir area]. *Ryby i rybnoe khozyaistvo Vostochnoi Sibiri: Trudy Vostsibrybniiproekta* [Fishes and Fisheries in East Siberia]. Ulan-Ude, 1980a, vol. 1, is. 2, pp. 197-214. (in Russian)

Olifera S.A. Usloviya razmnozheniya i plodovitost ryb srednego uchastka reki Angara [Reproduction conditions and fertility of fishes in the middle section of the Angara River]. *Ryby i rybnoe khozyaistvo Vostochnoi Sibiri: Trudy Vostsibrybniiproekta* [Fishes and Fisheries in East Siberia]. Ulan-Ude, 1980b, vol.1, is. 2, pp. 219-226. (in Russian)

Kupchinskaya E.S., Kupchinskii B.S., Ananin D.L., Veshheva L.E. Pitanie i rost okunya *Perca fluviatilis* L. v Ilimskom otroge Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha [Nutrition and growth of *Perca fluvi-*

*atilis* L. perch in the Ilimsky spur of the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Issledovania ryb Vostochnoi Sibiri* [Study of fishes in East Siberia]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 1988, pp. 140-153. (in Russian)

Ponkratov S.F. *Izmenenie nekotorykh produkcionnykh pokazatelej u khariusa Ust-Ilimskogo vodokhranilishha* [Changes in some production indicators of grayling in the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Problemy ekologii Pribajkal'ya* [Ecological problems of Prebaikalia: Proc. Allunion. Sci. Meet. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 1979, pp. 220-221. (in Russian)

Ponkratov S.F. *K biologii khariusa i merax po sokhraneniyu ego zapasov v Ust-Ilimskom vodokhranilishhe* [On the biology of grayling and measures to preserve its stocks in the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Ryby i rybnoe khozyaistvo Vostochnoi Sibiri: Trudy Vostsibrybniiproekta* [Fishes and Fisheries in East Siberia]. Ulan-Ude, 1980a, vol. 1, is. 2, pp. 215-218. (in Russian)

Ponkratov S.F. *Rost i pitanie shhuki v Ust-Ilimskom vodokhranilishhe* [Growth and feeding of pike in the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Sbornik nauchnykh rabot GOSNIORKH* [GOSNIORKH Ed. Vol.]. St.-Petersb., 1980b, no. 152, pp. 40-45. (in Russian)

Ponkratov S.F. *Invazii chuzherodnykh vidov ryb v bassejn angarskikh vodokhranilishh* [Invasion of alien fish species in the Angara reservoir basin]. *Russ. J. Biol. Invasions*, 2013, no. 4, pp. 57-68. (in Russian)

Ponkratov S.F. *Formirovanie zapasov osnovnykh promyslovykh ryb Ust-Ilimskogo vodokhranilishcha* [Formation of stocks of the main commercial fishes of the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Trudy GOSNIORKH* [Proc. GOSNIORKH], 1981, no. 165, pp. 102-109. (in Russian)

Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* [Guide to the study of fishes]. Moscow, Pishchevaya promyshlennost Publ., 1966, 376 p. (in Russian)

Skryabin A.G., Gavrilova M.P. *K biologii plotvy Ust-Ilimskogo vodokhranilishha* [To the biology of the roach of the Ust-Ilimsk Reservoir]. *Rybkokhozyaistvennoe znachenie pribrezhno-sorovoi zony ozera Baikal* [Fishery importance of the coastal zone of Lake Baikal]. Irkutsk, 1981, pp. 137-141. (in Russian)

Chugunova N.I. *Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb* [Manual to examine an age and growth of fishes]. Moscow, AS USSR Publ., 1959, 164 p. (in Russian)

#### Сведения об авторах

**Юрьев Анатолий Леонидович**  
кандидат биологических наук, доцент  
Иркутский государственный университет  
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1  
e-mail: yuriev@bk.ru

**Вокин Алексей Иннокентьевич**  
кандидат биологических наук, доцент  
Иркутский государственный университет  
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1  
e-mail: vokin@bk.ru

**Батранин Дмитрий Александрович**  
ведущий инженер  
Иркутский государственный университет  
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1  
e-mail: badmal3477@gmail.com

**Самусенок Виталий Петрович**  
кандидат биологических наук, доцент  
Иркутский государственный университет

#### Information about the authors

**Yuriev Anatoliy Leonidovich**  
Candidate of Sciences (Biology),  
Associate Professor  
Irkutsk State University  
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,  
Russian Federation  
e-mail: yuriev@bk.ru

**Vokin Aleksey Innokentyevich**  
Candidate of Sciences (Biology),  
Associate Professor  
Irkutsk State University  
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,  
Russian Federation  
e-mail: vokin@bk.ru

**Batranin Dmitriy Aleksandrovitch**  
Lead Engineer  
Irkutsk State University  
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,  
Russian Federation  
e-mail: badmal3477@gmail.com

**Samusenok Vitaliy Petrovich**  
Candidate of Sciences (Biology),  
Associate Professor

Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1  
e-mail: samusenk@mail.ru

*Irkutsk State University  
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,  
Russian Federation  
e-mail: samusenk@mail.ru*

**Матвеев Аркадий Николаевич**  
доктор биологических наук, профессор,  
заведующий кафедрой  
Иркутский государственный университет  
Россия, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1  
e-mail: matvbaikal@mail.ru

**Matveev Arkadiy Nikolaevich**  
*Doctor of Sciences (Biology), Professor,  
Head of Chair  
Irkutsk State University  
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,  
Russian Federation  
e-mail: matvbaikal@mail.ru*

Статья поступила в редакцию **21.04.2025**; одобрена после рецензирования **08.07.2025**; принята к публикации **23.07.2025**  
Submitted **April, 21, 2025**; approved after reviewing **July, 08, 2025**; accepted for publication **July, 23, 2025**