

УДК 597.556.3.574.3

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ЩУКИ *ESOX LUCIUS* РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

© 2018 г. Ю. В. Герасимов*, М. Н. Иванова, А. Н. Свирская

Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область

* E-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 20.06.2016 г.

Проанализированы данные по распределению, размерной и возрастной структуре и росту щуки *Esox lucius*, собранные на Рыбинском водохранилище в 1953–2015 гг. Основными факторами, определяющими численность популяции щуки и обуславливающими динамику её структурных показателей, являются интенсивность промысла и изменения температурного режима водоёма. Начиная с середины 1990-х гг. под действием высокой промысловой нагрузки снизилась численность популяции щуки и изменилась её возрастная структура в сторону преобладания особей младших возрастных групп. Прогрев толщи воды Рыбинского водохранилища в 2000-е гг. в результате потепления климата повлиял на характер роста крупных особей. Соотношение мало- и многопозвонковых фенотипов сеголеток зависит от температуры воды в период эмбрионального развития. Среди крупных особей, предпочитающих глубоководные участки с более низкой температурой, около 50% имеют в осевом скелете 61–62 позвонка. Высказывается предположение о том, что при наблюдающемся потеплении климата и развитии икры щуки при более высокой температуре доля многопозвонковых особей может уменьшиться, что приведёт к снижению численности пополнения глубоководной части популяции.

Ключевые слова: щука *Esox lucius*, промысел, распределение, внутривидовая структура, размерный состав, рост, число позвонков, температура, потепление климата, Рыбинское водохранилище.

DOI: 10.7868/S0042875218010058

Щука *Esox lucius* широко распространена в пресных водах умеренных широт Евразии и Северной Америки. Этот вид лучше всего адаптирован к обитанию в мезоэвтрофных водоёмах (Берг, 1948; Попова, 1971; Никольский, 1980; Casselman, Lewis, 1996), но может успешно существовать в широких пределах колебаний многих экологических факторов и населяет разнообразные водоёмы, различающиеся по гидрологии, температурному режиму, минерализации, активной реакции воды, трофическому статусу. Щука хорошо выдерживает кислую реакцию среды и может жить в водоёмах с pH ~ 4, устойчива к низкому содержанию растворённого в воде кислорода, угнетение дыхания у взрослых особей наступает при концентрации 2–3 мг/л (Черфас, 1950; Алабастер, Ллойд, 1984). Есть данные, что щука в зимний период выживала при концентрации растворённого кислорода 0.9–2.7 мг/л (Moyle, Clothier, 1959), меньше 0.5 мг/л (Pierce et al., 2013) и даже при 0.04 мг/л (Casselman, 1978). Широкий температурный диапазон существования щуки. Верхняя летальная температура для неполовозрелых особей

в лабораторных условиях составляет 29.4°C (Casselman, 1978), в естественной среде – 30°C (Ridenhour, 1957), для сеголеток – 35°C (Голованов и др., 2012). Живая щука была обнаружена в мелководных озёрах при температуре 0.1 °C (Casselman, 1978).

По утверждению некоторых авторов (Casselman, Harvey, 1975; Grimm, 1983), указанные параметры среды могут быть факторами отбора. Так, по данным этих авторов, особи, которые погибали в условиях критически низких зимних уровней содержания растворённого кислорода, были наиболее крупными и отличались более быстрым ростом, чем выжившие. Тепловая устойчивость у щуки снижается с возрастом (McCauley, Huggins, 1979), летний прогрев воды выше 28°C ведёт к гибели крупных рыб, и это может стать фактором, лимитирующим численность крупных особей в популяции (Neumann et al., 1994).

Рыбинское водохранилище – мелководный водоём площадью 4550 км² со средней глубиной 5.6 м. Из факторов внешней среды в изучаемый

Таблица 1. Биологические показатели самых крупных самок щуки* *Esox lucius* в сравнимых выборках из Рыбинского водохранилища

Щука №	Год		Возраст, лет	Длина (SL), см	Масса, кг
	рождения	отлова			
1	1941	1953	11	106	11.7
2	1942	1953	10	104	10.5
3	1944	1953	8	99	10.3
4	1944	1953	8	99	10.0
5	1945	1954	9	98	9.4
6	1995	2005	10	103	12.0
7	1992	2005	13	129	10.5
8	2000	2012	11	100	11.6
9	2002	2012	9	90	8.9
10	2002	2012	10	98	10.0
11	2004	2015	10	89	8.7

Примечание. *У всех самок IV стадия зрелости гонад.

период (1953–2015 гг.) наибольшей изменчивостью характеризовалась температура воды. Анализ многолетних рядов температуры воды показал её устойчивый рост с 1976 г., наиболее интенсивным он был в 2000-е гг. (Литвинов, Законнова, 2014). За 30 лет наблюдений (1976–2005 гг.) средняя температура воды Рыбинского водохранилища повысилась на 3.1°C, при этом максимальная скорость повышения наблюдалась в июле – в среднем по 0.7–1.2°C за 10 лет (Литвинов, Рошупко, 2010). За климатическую норму гидрологами принят температурный режим в 1961–1990 гг. (Литвинов, Рошупко, 2010). В самые тёплые месяцы (июль–август) в Рыбинском водохранилище средние многолетние значения температуры толщи воды в 1950–1960-е гг. составляли 19.2–18. °C, в 1980–1990-е гг. – 20.0–18.7°C, а в 2000-е гг. они выросли до 21.7–19.8°C (Литвинов, Законнова, 2014).

Цель работы – изучить влияние температурных условий на внутривидовую структуру, пространственное распределение и рост щуки Рыбинского водохранилища в период потепления климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования динамики размерно-возрастного состава и распределения щуки Рыбинского водохранилища использованы данные научно-исследовательских неводных, траловых и сетных уловов в 1953–2015 гг. из архива лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН. В течение всего периода наблюдений рыб отлавливали однотипными ору-

диями лова: разноглубинный трал (горизонтальное раскрытие 18 м, вертикальное – 2.5 м, ячея в кутце 20 мм); разноглубинный мальковый трал (горизонтальное раскрытие 12 м, вертикальное 1.5 м, ячея в кутце 6 мм); невод (длина верхней подборы 40 м, ячея в кутце 10 мм), невод (длина верхней подборы 100 м, ячея в кутце 20 мм); ставные (жаберные) сети (шаг ячеи 12–70 мм).

Всего собрано и проанализировано 9870 экз. щуки. Отдельно изучали материалы, касающиеся крупных щук стандартной длиной (SL) ≥ 1 м и массой ≥ 9 кг, поскольку именно такие особи наименее устойчивы к неблагоприятным температурным условиям (Neumann et al., 1994; Иванова, Свирская, 2002, 2005). Сравнивали выборки, собранные в наиболее различающиеся по температурному режиму периоды: 1953–1955 гг. – 661 экз. с пятью крупными особями; 2004–2015 гг. – 591 экз. с шестью крупными особями (табл. 1); все крупные рыбы – самки. Первичная обработка всего собранного материала была проведена в соответствии с общепринятыми методиками (Правдин, 1966; Фортунатова, Попова, 1973). Возраст рыб определяли по чешуе. У крупных щук восстанавливали размеры для каждого года их жизни. Расчёты проводили по формуле, предложенной Эйнар Леа (Никольский, 1974. С. 209).

Для выяснения степени влияния температуры воды на жизнедеятельность щуки провели длительный эксперимент. Молодь (1000 экз.) из потомства одной пары производителей (этап развития III–IV по: Шамардина, 1957) посадили весной в выростной пруд ЭПБ “Сунога”, кормовая база которого состояла из планктона, личинок, куколок и имаго водных насекомых, а также личинок карповых рыб (Cyprinidae). Осенью выловили 40 выживших сеголеток и в сосудах с водой измерили стандартную длину (SL) и массу тела каждого из них. В течение последующих лет жизни (до достижения 10-летнего возраста) эту группу щук содержали в прудах: с весны до осени – в выростных и нагульных (глубина 1.0–1.5 м), зимой – в зимовальных (глубина 2.5–3.0 м). Корм (плотву *Rutilus rutilus*, окуня *Perca fluviatilis*, ерша *Gymnocephalus cernuus*, леща *Abramis brama*, густеру *Blicca bjoerkna*) регулярно отлавливали в водохранилище и подсаживали в пруды со щуками, следя за тем, чтобы концентрация его была достаточно высокой, а размерный состав соответствовал возрастным изменениям состава пищи хищника (Иванова, 1966). Дважды в год (весной и осенью) определяли длину и массу тела щук, предварительно обездвигив их с помощью анестетика (хинальдина).

В ходе эксперимента численность опытных щук сокращалась вследствие естественной смертности:

в течение первой зимы погибли 4 рыбы, в течение 2-го, 3-го и 4-го года жизни — соответственно 4, 5 и 1 экз.; в последующие годы, вплоть до 10-летнего возраста, отхода не было. Прудовые щуки созрели и в первый раз отнерестились в возрасте 3 года, затем они нерестились в возрасте 4, 5, 7 и 10 полных лет. Для биологического анализа и изучения структуры осевого скелета по методике, разработанной Яковлевым с соавторами (1981), изъяли 11 щук (в возрасте 6, 7, 8 и 10 лет — соответственно 5, 1, 1 и 4 экз.). Для сравнительного анализа изучили структуру осевого скелета 11 крупных щук в возрасте 7–11 лет, проживших всю жизнь в Рыбинском водохранилище (7 лет — 3 экз., 8 — 3 экз., 9–2 экз., 10–2 экз., 11–1 экз.).

Для определения окончательно предпочитаемой температуры (ОПТ) и критического термического максимума (КТМ) в 1986 г. провели эксперимент на двух группах сеголеток щуки. Группа 1 — потомство самки, выловленной весной из Рыбинского водохранилища и отнерестившейся 2 мая в садке на ЭПБ “Сунога”; развитие икры проходило при температуре $9.1 \pm 0.3^\circ\text{C}$. Группа 2 — потомство самки, прожившей всю жизнь в пруду, она отнерестилась 9 мая; её икра развивалась при более высокой температуре — $11.8 \pm 0.9^\circ\text{C}$. Эти две группы молоди содержали в отдельных прудах с рыбным кормом в течение лета. Осенью сеголеток перевезли в лабораторный корпус и рассадили по аквариумам, где со скоростью $2^\circ\text{C}/\text{сут}$. акклимировали к постоянной температуре 9°C . При данной температуре молодь щук содержали от 2 до 3 недель. Во время акклимации сеголеток кормили молодь карповых рыб (в основном леща и плотвы) один раз в сутки.

Для определения ОПТ сеголеток (по 5 экз.) помещали в специальный лоток из оргстекла ($400 \times 20 \times 20$ см), в котором постоянно поддерживали градиент температуры $6\text{--}7^\circ\text{C}/\text{м}$, т.е. в одном конце лотка температура была $3\text{--}5^\circ\text{C}$, а в другом — $30\text{--}31^\circ\text{C}$. В светлое время суток через каждые 2 ч регистрировали температуру нахождения каждой рыбы, затем вычисляли их среднесуточную предпочитаемую температуру. Когда среднесуточная температура на протяжении 3–5 сут. оставалась статистически постоянной, опыт прекращали, а её среднее значение за этот период принимали за ОПТ. Во время эксперимента щук продолжали кормить так же, как и при акклимации.

Для определения КТМ за 2 сут. до начала опыта щук переставали кормить, а затем по 10 экз. помещали в специальный аквариум ($40 \times 30 \times 30$ см) с температурой воды, равной акклимационной. Через 1 ч температуру в аквариуме начинали повышать со скоростью $5^\circ\text{C}/\text{ч}$. Температуру, при которой рыба переворачивалась на спину, считали летальной. Средняя летальная температура всех

рыб в данном опыте принималась за КТМ. Во время этого эксперимента щук не кормили.

По окончании опытов исследовали структуру осевого скелета двух групп сеголеток, эмбриональное развитие которых проходило при разной температуре.

Математическую обработку данных проводили с использованием стандартных статистических методов (Лакин, 1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика и характеристика промысловых уловов щуки. До образования Рыбинского водохранилища щука встречалась во всех водоёмах зоны затопления и составляла до 10% общего вылова (Кулемин, 1944). На начальном этапе существования Рыбинского водохранилища его обширные мелководья с остатками затопленного леса, под защитой которых развивались заросли водных макрофитов, обуславливали благоприятные условия для нереста и нагула молоди щуки, что способствовало появлению многочисленных поколений. Это привело к тому, что в 1950-е гг. щука обитала в прибрежной полосе практически по всему периметру озёрного плёса водоёма, в низовьях речных плёсов и в устьях притоков (рис. 1). В этот же период были зарегистрированы максимальные уловы щуки (рис. 1а), которые составляли более 21% общего промыслового вылова (Васнецов, 1950; Васильев, 1955). Разрушение остатков затопленного леса в 1960-х гг. привело к значительному сокращению площади нерестилищ и мест нагула молоди щуки, к уменьшению как численности этого вида в водоёме, так и его промысловых уловов. С другой стороны, разрушение остатков затопленного леса привело к увеличению доступности щуки для промысла, в результате чего произошло первое заметное омоложение популяции (рис. 1г). Второе выраженное омоложение наблюдалось в начале 2000-х гг., что тоже было связано со значительной промысловой нагрузкой на популяцию щуки в 1990-е гг. Щука была и до настоящего времени остаётся одним из основных объектов легального и нелегального промысла, а также популярным объектом любительского лова. Массовому отлову любителями подвергаются неполовозрелые особи с возраста 1+. Всё это приводит к тому, что динамика промысловых уловов щуки с первых лет существования водохранилища проявляет устойчивую тенденцию к снижению (рис. 1а), и в настоящее время этот вид занимает лишь 8-е место (2.3%) в промысле (Герасимов, Новиков, 2001; Герасимов и др., 2015а, 2015б).

В 1950-е гг. наиболее многочисленными в уловах были щуки в возрасте 4, 5 и 6 лет (средняя SL 44–56 см, масса 0.8–1.7 кг). Гораздо реже в сети

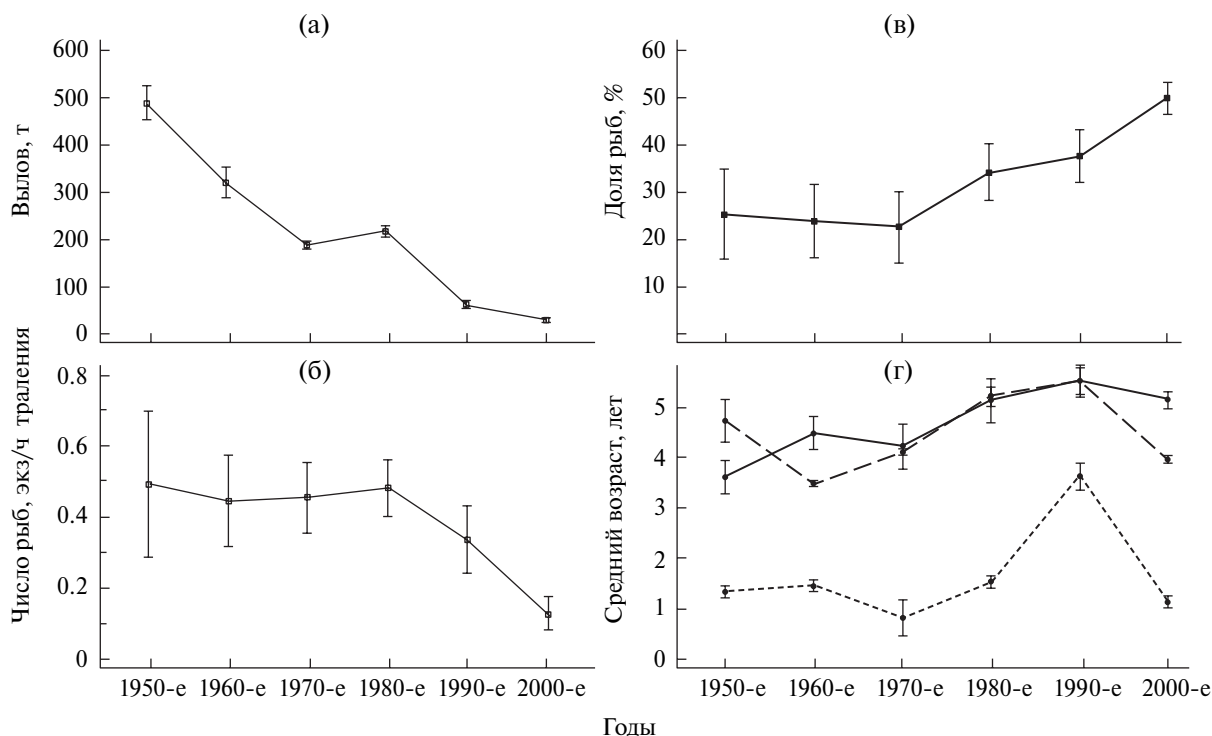


Рис. 1. Динамика и характеристика уловов щуки *Esox lucius* в Рыбинском водохранилище, средние значения по десятилетиям (•) и доверительные интервалы при $p < 0.05$ (I): а – промысловые уловы, б – учётные траловые уловы, в – доля особей $SL > 70$ см в уловах учётного трала; г – средний возраст щук в уловах учётного трала (—), ставных сетей (---) и неводов (---).

и трал попадались рыбы старше 8 лет (рис. 2). Среди них единично встречались очень крупные экземпляры в возрасте 10–12 лет, SL 90–100 см и массой 10–12 кг (Пермитин, 1959). В 2000-е гг. основу уловов стали составлять возрастные группы 3, 4 и 5 лет (SL 41–53 см, масса 0.7–1.5 кг). При этом доля шести- и семигодовалых рыб умень-

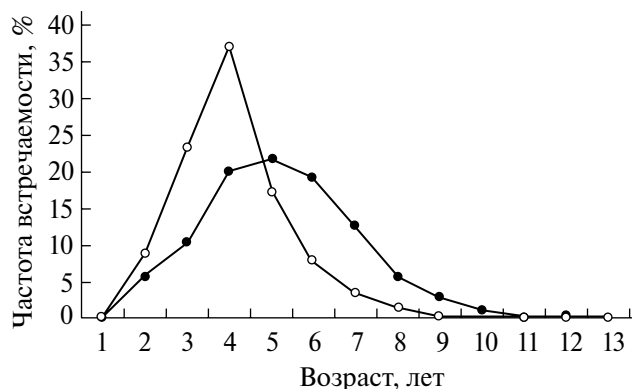


Рис. 2. Возрастной состав уловов щуки *Esox lucius* Рыбинского водохранилища в разные периоды: (•) – 1953–1955 (по: Пермитин, 1959); (○) – 2004–2015 гг.

шилась по сравнению с 1953–1955 гг. соответственно в 2.4 и 3.6 раза. Щуки-гиганты тоже встречались реже.

Таким образом, за 60 лет наблюдений произошли существенные изменения в возрастной структуре уловов щуки, появились признаки омоложения её популяции. Однако подобные изменения практически не отразились на закономерностях пространственного распределения хищника.

Распределение разных размерных групп щуки в Рыбинском водохранилище определённым образом зависит от температуры (Иванова, Свирская, 2005б). Весной основная масса особей всех размеров встречается на мелководных участках побережья – в зоне временного затопления, где расположены нерестилища щуки. Глубины в таких зонах варьируют от 1.0–1.5 до 3–4 м.

Самые мелкие щуки (SL 10–30 см) с весны до конца лета обитают в прибрежной зоне в диапазоне глубин 1–4 м (рис. 3а), а осенью концентрируются на глубине 3–4 м. Впервые созревающие особи (SL 30–40 см) весной встречаются преимущественно в прибрежных участках: на самом мелководье и на глубине до 3–4 м (рис. 3б). В июне–августе они держатся в основном на глубинах 10 (68%) и 3–4 м (28%). В начале осени

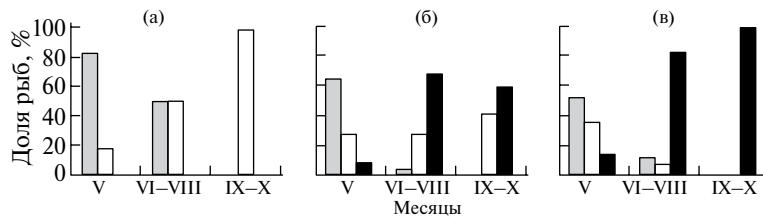


Рис. 3. Сезонное распределение разных размерных групп щуки *Esox lucius* по глубинам в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища: а – SL 10–30 см, б – SL 30–40 см, в – SL 40–70 см; глубины: (■) – 1.0–1.5, (□) – 3–4, (■) – > 10 м.

с понижением температуры воды часть особей перемещается с мелководья и глубоководных участков на глубину 3–4 м, где интенсивно откармливаются подростшей за лето молодь разных видов рыб.

Высокая концентрация кормовых объектов на мелководье создаёт благоприятные условия для откорма половозрелых хищников (Иванова, 1959, 1966). Несмотря на это, крупные особи (SL 40–70 см) там долго не задерживаются из-за быстрого прогрева воды (в июне до $18.4^{\circ}C$, в июле – до $19^{\circ}C$) и в конце мая – начале июня уходят на участки водохранилища с глубинами >10 м, где температура в это время не превышает $14^{\circ}C$ (рис. 3в). При перемещении на русловые участки щуки выбирают кратчайшее расстояние от нерестилищ в прибрежье к местам нагула. Они не совершают миграций на удалённые от берега участки и не перемещаются на значительные расстояния вдоль русел. Наиболее часто щука попадает в трал в местах, где затопленные русла рек Волга, Молога и Шексна проходят близко от берега (рис. 4а). В Главном плёсе водохранилища на русловых участках Шексны, расположенных вдали от берегов, щуки в траловых уловах не встречаются. Нет их и в русле Шексны в приплотинном участке Главного плёса, где в прибрежье практически отсутствуют места, пригодные для нереста щуки. В открытой части водохранилища при учётных тралениях вдоль русел затопленных рек за всё время проведения съёмок (с начала 1950-х гг.) щука отмечалась в уловах стабильно и относительно часто. В глубоководных районах щуки предпочитают участки на склоне русел и прирусловой поймы с глубинами > 10 м (рис. 4б). В тралы щука попадает при выходе на склоны русла или в пелагиаль русловых участков, где охотится в скоплениях рыб.

Различия в пространственном распределении рассматриваемых размерных групп щуки Рыбинского водохранилища в летний период обуславливают неодинаковую их доступность для разных орудий лова. Мелкие щуки (SL 10–30 см), обитающие на прибрежных мелководьях, наиболее доступны для облова закидными неводами. Крупные щуки (SL 40–70 см), предпочитающие участки

с глубинами > 10 м на пойме и руслах затопленных рек, встречаются в уловах исследовательского трала. Наиболее широкий размерный диапазон наблюдается в уловах сетями, которые устанавливаются на затопленной пойме с глубинами от 4 до 10 м. Это подтверждается различиями в частоте встречаемости щук разного размера в исследовательских неводных, сетных и траловых уловах (рис. 5). В неводных уловах встречаются особи SL 10–70 см, основу составляют рыбы SL 20–45 см; в траловых уловах – соответственно SL 30–100 и 40–55 см; в сетных уловах – SL 15–100 и 40–55 см.

Многолетние данные по уловам показывают, что начиная с 1990-х гг. численность щук в трале снижается (рис. 1б), при этом увеличиваются доля крупных особей (рис. 1в) и средний возраст рыб в улове (рис. 1г); тогда как в сетных и неводных уловах, напротив, наблюдается значительное омоложение.

Влияние температурного режима на темп роста щуки. В Рыбинском водохранилище в годы климатической нормы (1950-е гг.) линейный рост щуки достигал наибольшей интенсивности на первом году жизни, в последующие годы наблюдалось его замедление (Пермитин, 1959). В отличие от основной массы особей у крупных рыб в возрасте 3–4 года было отмечено ускорение темпа линейного роста. В течение первых пяти лет величины их приростов были ниже среднего показателя у щук из исследовательских уловов, и только у 6-годовиков они становились достоверно выше ($p < 0.05$) (рис. 6а). У отдельных особей (№ 1, 3, 4) значения абсолютных приростов в это время даже превышали таковые за первый год жизни (табл. 2). Начинались и заканчивались периоды интенсивного роста рыб в разное время и длились у трёх щук (№ 1, 3, 4) по 3 года, а у щуки № 5 – 4 года. Так, крупная особь № 1 наиболее быстро росла с 6-го по 8-й год жизни, № 3 – с 5-го по 7-й, № 4 – с 4-го по 6-й, № 5 – с 5-го по 8-й. В последующие годы у всех этих хищников наблюдалось замедление линейного роста. Из группы крупных щук 1950-х гг. выделяется особь № 2, которая интенсивно росла только в течение первых 5 лет жизни;

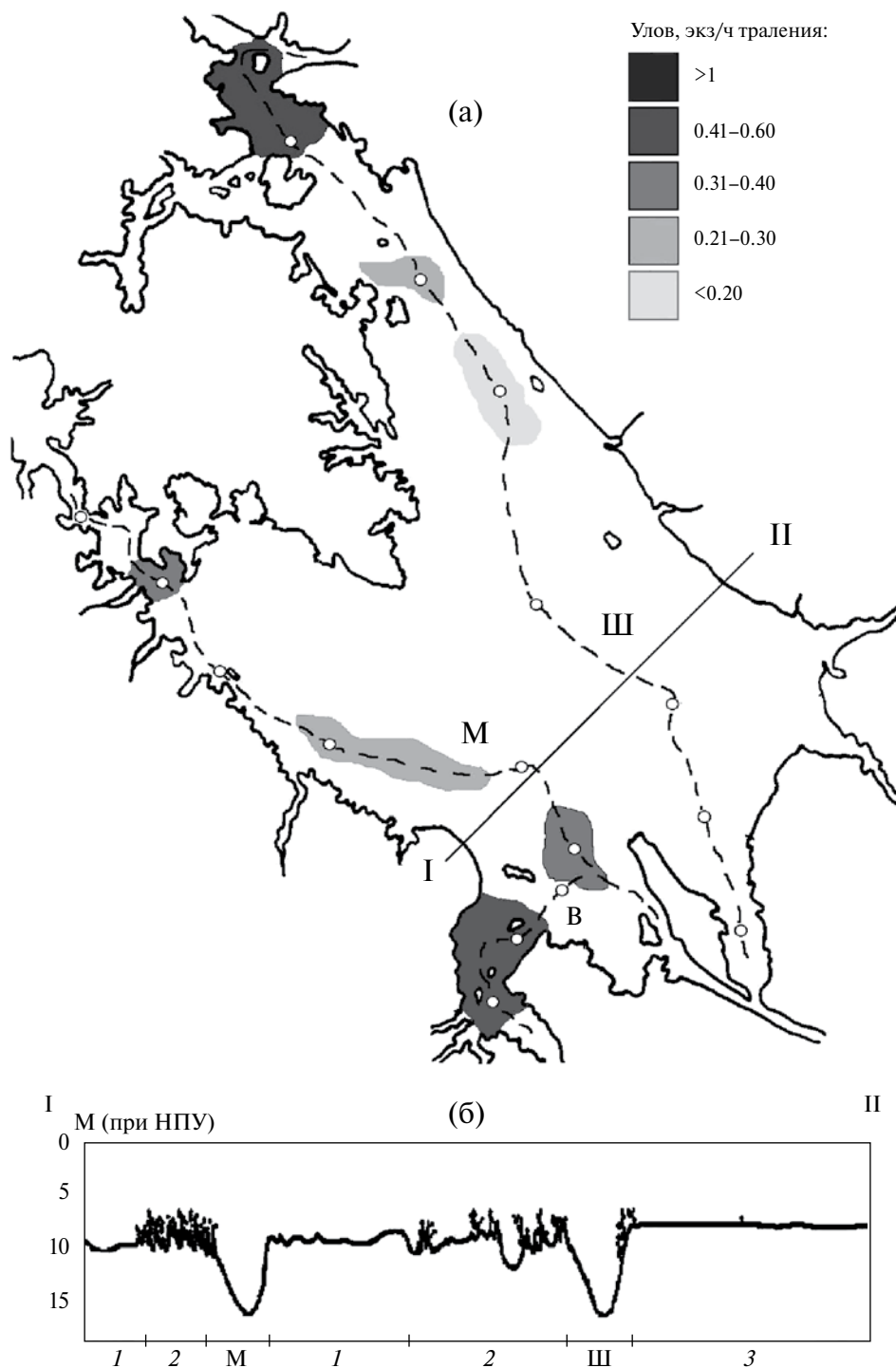


Рис. 4. Распределение крупных особей щуки *Esox lucius* в Рыбинском водохранилище, по данным уловов учётным тралом (а), и поперечный разрез через центральный плёс водохранилища – I–II, репродукция с экрана эхолота (б): (---) – русла затопленных водохранилищем рек Волга (В), Молога (М) и Шексна (Ш); (о) – станции контрольных тралений; 1, 2 – пойменные участки соответственно глубиной 8–10 м и с остатками затопленного леса, 3 – мелководная пойма глубиной < 8 м.

с 6-го по 10-й год жизни по характеру роста она не отличалась от других особей.

Потепление климата в 2000-е гг. значительно повлияло на характер роста крупных щук.

В течение первых 5 лет жизни разброс в размерах тела отдельных особей увеличился (рис. 6б), но, как и в годы климатической нормы, их темп роста до 5-го года уступал среднему показателю у щук из

исследовательских уловов. Основным отличием от 1950-х гг. является отсутствие достоверных отличий индивидуальных кривых роста крупных щук старше 5-летнего возраста от среднего показателя роста щук из исследовательских уловов (рис. 6б). Единственным исключением была щука № 7, которая уже с первого года лидировала по темпу роста и в 13-летнем возрасте достигла *SL* 129 см. В течение длительного жизненного цикла её длина максимально увеличивалась на 2-м, 4–5-м, 7-м и 10-м годах жизни; но в отличие от крупных щук 1950-х гг. у неё периоды быстрого роста были кратковременными и чередовались с годами его замедления (табл. 2). Подобная закономерность прослеживалась у всех крупных щук в 2000-х гг. Так, у щук № 8 и 11 увеличения скорости линейного роста были отмечены на 2-м и 3-м годах, у № 9 – только на 2-м, у № 6 – на 5-м и 7-м, а у № 10 – на 5-м и 8-м.

Влияние температуры на темп роста взрослых особей щуки подтверждают и эксперименты, проведённые в прудах. Весной на нерестилище в Рыбинском водохранилище была выловлена крупная самка (возраст 9 лет, *SL* 81 см, масса 5.5 кг (взвешена после нереста)). В последующие 5 лет жизни её содержали в пруду при избытке рыбного корма; каждую весну измеряли её длину и массу, предварительно обездвигив с помощью хиналь-

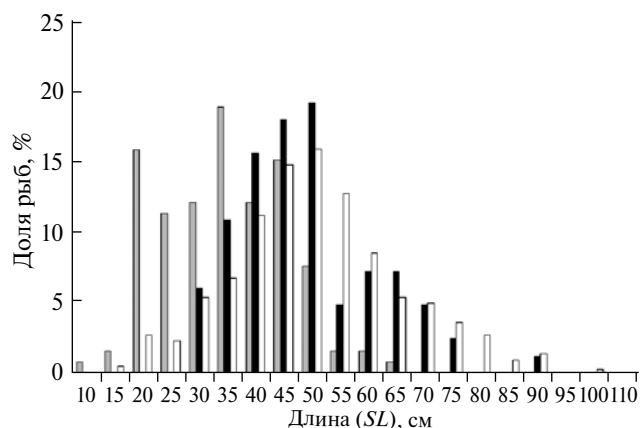


Рис. 5. Размерный состав щуки *Esox lucius* в уловах неводом (■), тралом (■) и сетями (□) в Рыбинском водохранилище в 1953–2015 гг.

дина. За весь период наблюдений её длина не изменилась, т.е. через 5 лет после поимки она составляла те же 81 см; при этом масса тела в разные годы варьировала в пределах 3.5–5.5 кг. За время содержания в пруду самка отнерестила всего один раз, в возрасте 14 лет, её потомство было малочисленным. Следовательно, у взрослой половозрелой щуки при смене водохранилищных условий обитания на прудовые полностью прекратился рост, нарушилась регулярность нереста.

Таблица 2. Годовые приросты длины (ΔSL) крупных особей (№ 1–11) щуки *Esox lucius* в Рыбинском водохранилище в 1950-е и 2000-е гг., по расчисленным данным

Возраст, годы	ΔSL , см										
	1950-е					2000-е					
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 11
1	12.9	14.9	13.9	15.0	13.9	14.9	17.6	15.1	17.4	13.1	9.0
2	9.6	10.3	8.6	6.2	9.7	7.4	16.7	14.0	11.9	9.8	11.7
3	12.1	11.9	12.1	8.3	6.4	6.5	7.5	15.1	6.5	9.8	10.8
4	9.4	11.2	8.1	17.9	7.4	8.3	12.0	9.3	8.7	7.6	6.3
5	6.3	14.4	18.8	18.6	13.0	13.0	14.9	4.6	8.6	11.9	9.0
6	13.5	8.5	14.0	13.0	10.2	8.4	8.3	7.0	4.4	5.5	6.2
7	14.3	5.9	10.7	8.3	13.6	18.8	12.1	5.8	9.7	9.8	5.4
8	10.3	9.1	9.8	6.5	10.1	8.1	3.7	8.2	9.8	12.0	7.2
9	6.6	6.5	–	–	9.6	7.4	6.5	5.8	7.6	7.6	8.1
10	5.7	9.0	–	–	–	6.5	10.2	4.6	–	6.5	9.0
11	4.3	–	–	–	–	–	5.6	5.9	–	–	–
12	–	–	–	–	–	–	7.4	–	–	–	–
13	–	–	–	–	–	–	3.7	–	–	–	–
Средние для 1–4-годовиков	11.0 ± 1.5					11.1 ± 1.5					
Средние для 5–8-годовиков	11.4 ± 1.7					8.8 ± 1.5*					

Примечание. *Отличия от 1950-х гг. по критерию Манна–Уитни достоверны при $p < 0.05$; номера щук см. в табл. 1.

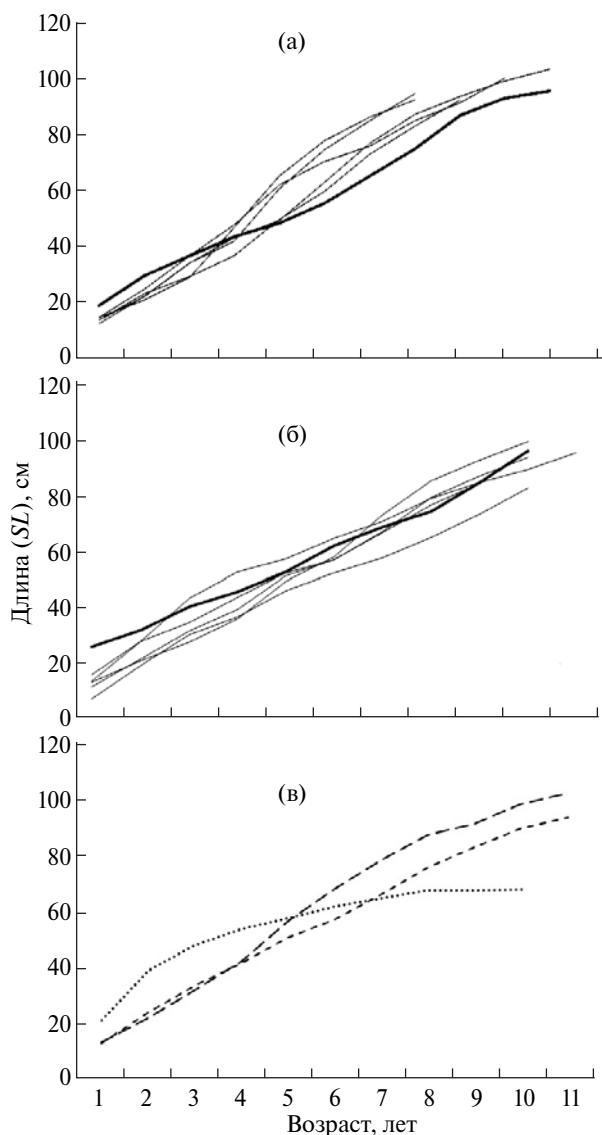


Рис. 6. Линейный рост щуки *Esox lucius* Рыбинского водохранилища в разные периоды: а – индивидуальные кривые роста крупных щук № 1–5 (—) и кривая роста выборки рыб из исследовательских уловов (—) в 1950-е гг.; б – то же крупных щук № 6–11 и рыб из уловов в 2000-е гг.; в – осреднённые кривые роста крупных щук № 1–5 (—), № 6–11 (---) и в пруду (···). Щуки № 1–11 и из пруда – расчисленные данные, номера рыб см. в табл. 1; рыбы из исследовательских уловов – данные непосредственных измерений (а – по: Пермитин, 1959; б – архив лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН).

Сходным образом реагировали на подобные условия выращивания особи щуки, прожившие всю свою жизнь в прудах (с момента вылупления до 10-летнего возраста). В течение первых пяти лет жизни они росли в длину намного быстрее, чем особи того же возраста из водохранилища, но в возрасте 6 лет (SL 60 см) линейный рост у них прекратился (рис. 6в); масса тела также ста-

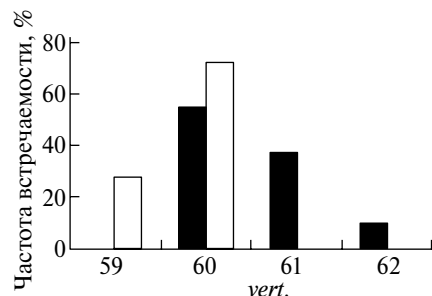


Рис. 7. Число позвонков (*vert.*) в осевом скелете особей щуки *Esox lucius* из разных мест обитания: (■) – Рыбинское водохранилище, возраст 7–11 лет, 11 экз.; (□) – пруды, возраст 6–10 лет, 11 экз.

билизировалась (на уровне 3 кг, с небольшими колебаниями в отдельные годы). Несмотря на остановку роста, рыбы не погибли, дважды отнерестились (в возрасте 7 и 10 лет), однако численность их потомства была низкой. В возрасте 10 полных лет прудовые щуки имели SL 69.5 ± 0.7 (69.0–71.5) см и массу 3.2 ± 0.3 (2.6–4.2) кг, т.е. их конечные размеры соответствовали таковым у 7-годовалых рыб из Рыбинского водохранилища.

На рост рыб оказывает влияние множество факторов – обеспеченность пищей, температура, гидрологический режим водоёма и другие (Попова, 1971; Фортунатова, Попова, 1973; Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001). Выращивая щук в экспериментальных прудах при постоянном обилии корма, размерный состав которого соответствовал возрастным изменениям состава пищи хищников (Иванова, 1966), мы сократили до минимума воздействие кормового фактора на их рост. Однако вследствие малой глубины и небольшой площади прудов в них сформировался температурный режим, не характерный для водоёмов средней полосы, в которой расположено Рыбинское водохранилище. В летний период вода в прудах прогревалась сильнее, чем в мелководной зоне водохранилища (табл. 3). Температура воды в прудах в июне была на 4.7, в июле – на 3.5, в августе – на 2.9°C выше, чем на глубоководных участках Рыбинского водохранилища, которые являются основным местом обитания взрослой щуки в летний сезон (рис. 3). В отдельные дни вода в прудах прогревалась до 25–30°C; число дней с температурой $\geq 2^\circ\text{C}$ варьировало от 25 до 59, составляя в среднем 44 ± 3 сут. При высокой температуре (от 20–25°C и выше) взрослые хищники питаются слабо или вообще перестают принимать пищу (Попова, 1971; Фортунатова, Попова, 1973; Casselman, 1978; Neumann et al., 1994). Таким образом, из-за высокой температуры воды в мелководных прудах происходило сокращение периода откорма щук

Таблица 3. Среднемесячная температура воды в прудах ЭПБ “Сунога” и Рыбинском водохранилище, °С (по данным Государственного водного кадастра, 1986).

Месяц	Пруды (глубина 1.0–1.5 м)	Рыбинское водохранилище:	
		прибрежье (глубина ≤ 2 м)	русло рек (глубина ≥ 10 м)
I	0.7	–	1.6
II	0.5	–	1.8
III	0.6	–	2.6
IV	3.6	1.6	7.3
V	14.1	12.2	11.9
VI	18.7	18.4	14.0
VII	21.0	19.0	17.5
VIII	18.6	17.8	15.7
IX	11.8	9.5	8.6
X	5.8	3.8	2.6
XI	1.9	–	0.4
XII	0.9	–	0.9

Таблица 4. Соотношение особей с разным числом позвонков в группах сеголеток щуки *Esox lucius*, эмбриональное развитие которых проходило при разной температуре воды, %

Группа	Температура инкубации икры, °С	Число позвонков					<i>n</i>
		57–59	60	61	62	<i>M</i>	
1	9.1 ± 0.3	–	–	66.7	33.3	61.33 ± 0.13**	15
2	11.8 ± 0.9	6.7	66.7	26.6	–	60.20 ± 0.15	15
3	9.6 ± 0.5	3.5	10.0	60.4	26.1	61.06 ± 0.07**	111
4	12.0 ± 0.2	10.9	55.0	32.4	1.7	60.22 ± 0.05	238

Примечание. *M* – среднее значение; *n* (здесь и в табл. 5) – число особей, экз.; **различия между “холодным” и “тёплым” вариантами достоверны по критерию Стьюдента при $p < 0.001$; группы 3 и 4 – по данным Ивановой и Свирской (2000, 2002).

примерно на 1/3 вегетационного периода (до 120 ± 4 против 164 ± 2 сут.).

Структура осевого скелета щук из разных мест обитания. В Рыбинском водохранилище среди крупных щук (возраст 7–11 лет) доминировали особи с 60 позвонками (54.5%); доля рыб с 61 и 62 позвонками составляла соответственно 36.4 и 9.1% (рис. 7). В прудах до такого возраста (6–10 лет) дожили щуки, в осевом скелете которых было 60 (72.7%) и 59 позвонков (27.3%). Сравнимые выборки достоверно различались по общему числу позвонков в позвоночнике: в водохранилище – 60.55 ± 0.21 , в прудах – 59.73 ± 0.14 ($p < 0.01$).

Две опытные группы сеголеток (1 и 2), эмбриональное развитие которых проходило при разной температуре (9.1 ± 0.3 и $11.8 \pm 0.9^\circ\text{C}$), различались по числу позвонков (табл. 4). У особей группы 1 в среднем на один позвонок больше, чем у особей из группы 2 (61.3 против 60.2). Группа 1 состояла

исключительно из многопозвонковых особей (61 и 62 позвонка), тогда как в группе 2 большинство рыб (73.4%) относились к категории малопозвонковых (57–60). Эти данные согласуются с опубликованными ранее результатами сравнения двух групп сеголеток щуки, полученными при инкубации икры при температуре 9.6 ± 0.5 и $12.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$ (Иванова, Свирская, 2000, 2002). Среднее число позвонков у молоди в “холодном” варианте (табл. 4, группа 3) также было больше, чем в “тёплом” (группа 4) – 61.1 против 60.2 (χ^2 , $p < 0.001$). В группе 3 доминировали многопозвонковые особи (61 и 62 позвонка – 86.5%), а в группе 4 – малопозвонковые (57–60 позвонков – 65.9%). Таким образом, соотношение в популяции мало- и многопозвонковых фенотипов зависит от температуры воды в течение эмбрионального развития щуки.

Критический термический максимум и окончательно предпочитаемая температура у сеголеток

Таблица 5. Окончательно предпочитаемая температура (ОПТ) и критический термический максимум (КТМ) у двух групп сеголеток щуки *Esox lucius*, полученных в результате инкубации икры при разной температуре

Группа	Температура инкубации икры, °С	Длина (SL), мм	Масса, г	ОПТ, °С	КТМ, °С	n
1	9.1 ± 0.3	157.6 ± 2.7	29.8 ± 1.8	24.1 ± 0.3	30.6 ± 0.3*	5
		222.8 ± 4.2	104.1 ± 6.6			10
2	11.8 ± 0.9	147.8 ± 3.0	25.8 ± 2.3	24.8 ± 0.2	31.5 ± 0.1	5
		225.0 ± 7.6	101.6 ± 10.8			10

Примечание. *Различия между “холодным” и “тёплым” вариантами достоверны по критерию Стьюдента при $p < 0.05$.

щуки группы 1, эмбриональное развитие которых проходило в более холодной воде, были ниже, чем у особей группы 2, полученных в результате инкубации икры при более высокой температуре (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

За 60-летний период исследования популяция щуки Рыбинского водохранилища претерпела существенные изменения. Её численность по сравнению с первыми годами после его залития уменьшилась с 15–21% (Васильев, 1955) до 2.3% в 2000-е гг. (Герасимов, Новиков, 2001); изменилось соотношение возрастных групп: сократилась доля щук 6–7-летнего возраста в 2.4–3.6 раза. В 2000-е гг. основу уловов стали составлять 3, 4 и 5-летние особи. Отмечено омоложение всей популяции. Реже стали встречаться в уловах щуки-гиганты $SL \geq 100$ см. Так, в 1950-е гг. за два года было выловлено пять крупных рыб (табл. 1), тогда в 2000-е гг. — всего 6 особей за 10 лет наблюдений.

В водоёмах разного типа щука использует в качестве объектов питания широкий спектр рыб-жертв и занимает биотоп прибрежных зарослей высшей водной растительности, в которых этот хищник-засадчик наиболее эффективно охотится (Берг, 1948; Попова, 1971; Diana et al., 1977; Никольский, 1980; Charman, Mackay, 1984a; Cook, Bergersen, 1988; Груздева, 1996; Атлас ..., 2003). Существует также множество работ, в которых показано, что распределение щуки не обязательно связано с зоной распространения водных макрофитов. В них утверждается, что в тех водоёмах, где у неё в течение летних месяцев есть возможность выбора местообитания, крупные особи предпочитают более глубокие зоны водоёма, где температура ниже, чем на мелководьях (Воронин, 1973; Charman, Mackay, 1984b; Neumann et al., 1994; Casselman, Lewis, 1996; Diana, 1996; Иванова, Свирская, 2005б; Pierce et al., 2013).

Щука активно питается в температурном диапазоне 8–20°C (Попова, 1971; Фортунатова,

Попова, 1973; Casselman, 1978; Neumann et al., 1994). При температуре выше 20°C её пищевая активность резко падает. У неполовозрелых особей оптимальный для роста диапазон температуры составляет 19–20°C (Casselman, 1978), у половозрелых — 8–18°C (Neumann et al., 1994), а избираемый интервал температуры для крупных щук — 16–18°C (Pierce et al., 2013). Верхняя летальная температура для неполовозрелых щук составляет 29.4°C (Casselman, 1978). Тепловая устойчивость снижается с возрастом (McCauley, Huggins, 1979), поэтому крупные особи могут погибать и при более низкой температуре (Neumann et al., 1994).

В среднеазиатских водоёмах, где вегетационный период длится 10 мес. (с марта по декабрь), из-за слишком высокой летней температуры (>25°C) время откорма щуки сдвигается на март–апрель и октябрь–декабрь, когда температура опускается ниже 20°C (Максунов, 1956; Ерещенко, 1959, цит. по: Попова, 1971). В этих водоёмах щука характеризуется очень низким темпом роста. В мелководных озёрах на востоке Южной Дакоты при температуре воды 20–25°C и периодическом прогреве до 30°C резко увеличивается естественная смертность крупных щук (Neumann et al., 1994).

В Рыбинском водохранилище за исследуемый период (1953–2015 гг.) существенно изменился температурный режим (Литвинов, Рошупко, 2010). В 2000-е гг. в связи с потеплением климата в регионе летом температура значительно превысила норму 1950–1960-х гг.: средние месячные значения в июле и августе составили соответственно 21.7 и 19.8°C (Литвинов, Законова, 2014), т.е. были выше оптимальных для роста щуки (Casselman, 1978; Neumann et al., 1994). В некоторые годы в июле максимальная температура поверхностного слоя воды превышала 25°C, придонные слои прогревались до 22°C. Усугублялось это тем, что длительный вертикальный температурный градиент в летний период в водохранилище не формируется, поскольку при небольшой глубине и большой площади водного зеркала происходит постоянное

ветровое перемешивание всей водной толщи. Наиболее глубокими участками водохранилища, где температура может быть на несколько градусов ниже, являются русла затопленных рек с глубинами 14–16 м (Бакастов, 1960), но и здесь в 2000-е гг. температура у дна в наиболее жаркие периоды часто превышала 20°C, в частности, в августе 2010 г. достигала 26°C.

В Рыбинском водохранилище мелкие щуки большую часть вегетационного периода держатся в прибрежной зоне на глубине до 3–4 м. Крупные рыбы обитают на глубоководных (≥ 10 м) участках русел бывших рек и прирусловой поймы (Герасимов и др., 2015б). В течение первых лет жизни щука характеризуется высоким темпом линейного роста. Постепенно он снижается, тогда как интенсивный весовой рост сохраняется до конца жизни (Пермитин, 1959). В характере роста щук-долгожителей в 1950-е и 2000-е гг. выявлены некоторые отличия. В годы климатической нормы период интенсивного линейного роста у крупных особей начинался с 3–4 лет и продолжался 3–4 года подряд (табл. 2). В течение первых пяти лет жизни их длина была меньше среднего показателя у щук из исследовательских уловов, и только у 6-годовиков размеры становились достоверно выше ($p < 0.05$) (рис. 6а). В 2000-е гг. у рыб-гигантов чётко выраженные периоды интенсивного линейного роста отсутствовали, годы быстрого роста у них чередовались с годами замедления (табл. 2). Как и в 1950-е гг., в течение первой половины жизни они росли медленнее, чем основная масса рыб в водоёме. Однако по достижении 6-летнего возраста достоверные различия между размерами крупных щук и особей из исследовательских уловов отсутствовали ($p = 0.86$) (рис. 6б). Средние годовые приросты длины особей в возрасте 5–8 лет из выборки 2000-х гг. достоверно ниже, чем у одновозрастных особей в 1950-х гг. (табл. 2). Вероятно, выход крупных рыб на русловые участки из-за более значительного прогрева толщи воды уже не способствовал столь значительному ускорению их роста, как это было в 1950-е гг.

Эксперименты в прудах подтверждают негативное воздействие высокой температуры на интенсивность питания и темп роста щуки. В мелководных, сильно прогреваемых летом, небольших по площади прудах (в отдельные дни до 25–30°C и более), где щуки были лишены возможности выбора зоны с оптимальным температурным режимом, у самок в возрасте 6 лет и старше не только приостановился линейный и весовой рост и сократился период откорма, но и появились пропуски нереста, уменьшилась плодовитость (Иванова, Свирская, 2005а, 2005б).

Следовательно, уход крупных щук с мелководий Рыбинского водохранилища на более глубокие

участки – это элемент терморегуляторного поведения, обусловленного выбором рыбами местообитаний с более низкой температурой, чем на мелководьях при чрезмерном прогреве воды (Headrick, Carline, 1993; Neumann et al., 1994; Иванова, Свирская, 2005а, 2005б).

Исследованные нами крупные щуки, дожившие до старости, в течение первых пяти лет жизни росли медленнее, чем рыбы из исследовательских уловов (рис. 6а, 6б). Это позволяет предположить, что щуки, которые могут достигнуть крупных размеров, возможно, и в раннем возрасте тоже плохо переносят высокую температуру, что негативно сказывается на их темпе роста. Очевидно, что эффективное терморегуляторное поведение, выявленное у щук старше 5 лет, у молодых особей обнаружить невозможно, во-первых, из-за того, что за пределами зоны зарослей возрастает опасность быть съеденными более крупными хищниками, а во-вторых, из-за отсутствия вне зарослей достаточного количества жертв доступных размеров (Pierce et al., 2013). Например, в двух мелководных озёрах Онтарио мелкие половозрелые щуки обычно ловятся в густых зарослях водных макрофитов, тогда как крупные особи чаще встречаются среди более редкой растительности (Casselmann, Lewis, 1996). Точно такая же связь выявлена между размерами щуки и плотностью водных растений в небольшом (27 га) шведском озере (Eklov, 1997). Автор предположил, что мелкая щука предпочитает более густую растительность, чтобы избежать каннибализма со стороны более крупных особей. При длине более 40 см щуки уже менее доступны для крупных хищников и питаются более крупными жертвами, что способствует их выходу на русловые участки водохранилища с более комфортным температурным режимом.

Относительно стабильными и высокими были траловые уловы щуки до 1990-х гг. (рис. 1б), после чего началось их достоверное снижение. Возможной причиной этого могла стать резко возросшая в 1990-е гг. интенсивность легального и нелегального промысла, обусловившая общее снижение численности популяции щуки (рис. 1а) (Герасимов и др., 2015б). Однако снижение траловых уловов щуки сопровождалось увеличением в них доли крупных особей $SL > 70$ см (рис. 1в) и старше 5 лет (рис. 1г), что противоречит тенденциям изменения этих показателей при современном селективном сетном лове, который направлен на отлов наиболее ценных в коммерческом отношении крупных особей. Так, в это же время на более доступных для промысла прибрежных и пойменных местообитаниях снижение уловов щуки сопровождается резким омоложением облавливаемой популяции (рис. 1г, 2). Кроме того, рыбы, избирающие участки на склоне русел и прирусловой

поймы с глубинами > 10 м, менее доступны для промысла. Поскольку промысловые тралщики на Рыбинском водохранилище отсутствуют, а лов промысловыми сетями на участках прирусловой поймы ограничен из-за остатков древесной растительности (рис. 4б), перемещение на участки, доступные для интенсивного промысла, у этих особей наблюдается в мае, когда в водохранилище вводится весенний запрет на вылов. Следовательно, щуки, обитающие на глубинах > 8 м, менее доступны для промысла, чем живущие в прибрежье и на пойме с меньшими глубинами, где древесные остатки не сохранились из-за воздействия волн и подвижек льда при осенне-зимнем понижении уровня водохранилища.

Одним из основных факторов снижения численности крупных щук в водоёме является получивший широкое распространение на водохранилище в 2000-е гг. троллинг — способ любительского лова, который эффективно используется для массового отлова щук на русловых и прирусловых участках с глубинами 8 м и более. Но троллинг также не может быть причиной “старения” щук в исследовательских траловых уловах, поскольку не имеет выраженной размерной селективности (Троллинг на Днепре, 2010).

Проведённые нами исследования показывают, что основной причиной изменения размерной и возрастной структуры глубоководной части популяции щуки в 2000-е гг. является повышение температуры воды в водохранилище, обусловленное климатическими изменениями. Относительно низкий темп роста крупных щук до 5-годовалого возраста по сравнению со средним показателем роста рыб из исследовательских уловов предполагает наличие у них не только изменения температурного предпочтения с возрастом, но и внутривидовой дифференциации по отношению к температуре, которая проявляется уже в первые годы жизни. Ранее было установлено, что общее число позвонков у сеголеток щуки Рыбинского водохранилища варьирует от 57 до 62 (Иванова, Свирская, 2000, 2002). На молоди рыб (*Clupeidae*, *Salmonidae* и *Cyprinidae*) показано, что при пониженной температуре воды в период эмбрионального развития в потомстве повышается численность многопозвонковых особей, а при высокой — малопозвонковых (Orzka, 1962; Garside, 1966; Татарко, 1968; Галкина, 1969; Лапин и др., 1969; Кожара и др., 1996; Павлов, Шадрин, 1998). Аналогичная закономерность была обнаружена и у молоди щуки (Иванова, Свирская, 2000, 2002). Среди исследованных нами крупных щук около половины особей (45.5%) имеют в осевом скелете 61 и 62 позвонка (рис. 7). У сеголеток со средним числом позвонков 61.33 ± 0.13 (инкубация икры в холодной воде) показатели ОПТ и КТМ ниже,

чем у особей со средним числом позвонков 60.20 ± 0.15 (инкубация икры в тёплой воде) (табл. 4, 5). Полученные данные позволяют предположить, что низкий темп роста особей с большим числом позвонков в условиях прогреваемых мелководий обусловлен их более низкой, чем у малопозвонковых особей, температурной устойчивостью.

Рыбы с 60 позвонками, составляющие значительную долю среди крупных щук и среди двух групп молоди (инкубация в холодной и в тёплой воде), очевидно, являются особями, имеющими среднюю реакцию на температуру среды, и их численность поддерживается стабилизирующим отбором. Дизруптивному отбору по данному признаку в условиях мелководного водоёма, которым является Рыбинское водохранилище, препятствует крайне изменчивый температурный режим, который по всей водной толще в значительной степени зависит от регионального климата в конкретный год. Поэтому численность крайних вариантов, и в первую очередь многопозвонкового (61—62), может лимитироваться, особенно в последние десятилетия на фоне значительного потепления климата.

У щуки Рыбинского водохранилища растянутый нерест, который может длиться с апреля по май. За этот период температура на нерестилищах меняется от 7.5 до 14.0°C. По некоторым данным (Современное состояние ..., 1997), нерест щуки из-за позднего наполнения водохранилища до отметки, когда заливаются растительные субстраты, часто сдвигается на более поздние сроки и проходит при более высокой температуре воды. До 2000-х гг., когда средние значения температуры в мае составляли в разные годы 8.0—8.8°C, это заметно не влияло на структуру глубоководной части популяции щуки. В 2000-е гг., когда среднемесячная температура мая повысилась до 10.6°C, подобные сдвиги во времени нереста могут привести к ежегодному доминированию малопозвонковых особей в пополнении популяции щуки Рыбинского водохранилища. Очевидно также, что в результате снижения доли многопозвонковых особей может произойти снижение численности пополнения глубоководной части популяции щуки.

Таким образом, анализ многолетних данных (1953—2015 гг.) по размерной и возрастной структуре, распределению и росту щуки Рыбинского водохранилища показал, что основными факторами, определяющими численность популяции щуки и обуславливающими динамику её структурных показателей, являются интенсивность промысла и изменения температурного режима водоёма.

Работа проведена при поддержке программ Президиума РАН “Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка

состояния и фундаментальные основы мониторинга” и “Влияние антропогенного регулирования уровня режима водохранилищ и температуры на динамику численности рыб различной экологии”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алабастр Дж., Ллойд Р.* 1984. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 344 с.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 379 с.
- Бакастов С.С.* 1960. Некоторые данные по донным температурам Рыбинского водохранилища в подледный период // Биология водохр. Бюл. № 8–9. С. 62–66.
- Берг Л.С.* 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 467 с.
- Васильев Л.И.* 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Тр. биол. станции. Борок. Вып. 2. С. 142–168.
- Васнецов В.В.* 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища // Там же. Вып. 1. С. 203–205.
- Воронин Ф.Н.* 1973. О двух экологических формах обыкновенной щуки // Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин: Изд-во Ин-та зоологии и ботаники АН ЭССР. С. 116–119.
- Галкина Л.А.* 1969. Изменчивость числа миомеров у личинок сельдей в естественных и экспериментальных условиях // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 11. С. 1672–1686.
- Герасимов Ю.В., Новиков Д.А.* 2001. Ихтиомасса и распределение рыб в Рыбинском водохранилище // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. С. 194–202.
- Герасимов Ю.В., Бражник С.Ю., Васюра Л.Е.* 2015а. Динамика уловов // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филлигрань. С. 126–145.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 2015б. Щука // Там же. С. 184–197.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С.* 2012. Сравнительный анализ окончательно избираемой и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Тр. КарНЦ РАН. Сер. эксперим. биология. № 2. С. 70–75.
- Государственный водный кадастр. 1986. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т. 1. Вып. 23. Обнинск: Изд-во ВНИИГМИ–МЦД. 239 с.
- Груздева М.А.* 1996. Фенетическое разнообразие щук Евразии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 17 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю.* 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Иванова М.Н.* 1959. О питании щуки Рыбинского водохранилища // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутр. вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 311–316.
- Иванова М.Н.* 1966. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГПИ, 17 с.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 2000. Число позвонков и некоторые биологические показатели молоди щуки *Esox lucius* // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 606–613.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 2002. Изменчивость числа позвонков, длины и массы тела сеголеток щуки *Esox lucius* в зависимости от условий обитания родителей // Там же. Т. 42. № 4. С. 503–511.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 2005а. Рост мелких и крупных сеголеток щуки *Esox lucius* в последующие годы жизни в мелководных прудах // Там же. Т. 45. № 3. С. 380–388.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 2005б. Влияние температурного режима на особенности распределения и роста щуки *Esox lucius* L. в Рыбинском водохранилище // Матер. Междунар. конф. “Поведение рыб”. М.: Акворос. С. 185–189.
- Кожжара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н.* 1996. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 179–194.
- Кулемин А.А.* 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна р. Волга в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища // Уч. зап. Ярослав. пед. ин-та. Вып. 2. С. 64–100.
- Лакин Г.Ф.* 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 293 с.
- Лалин Ю.Е., Бельмаков В.С., Степаненко А.В.* 1969. О связи количества сегментов у беломорской сельди с температурным режимом инкубации // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 5. С. 949–951.
- Литвинов А.С., Законнова А.В.* 2014. Экологические условия в Рыбинском водохранилище при потеплении климата // Географ. вестн. № 2(29). С. 41–45.
- Литвинов А.С., Рошупко В.Ф.* 2010. Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Метеорология и гидрология. № 7. С. 65–75.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.* 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В.* 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 367 с.
- Никольский Г.В.* 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 184 с.
- Павлов Д.А., Шадрин А.М.* 1998. Формирование изменчивости числа миомеров и позвонков в раннем онтогенезе беломорской сельди *Clupea pallasii marisabli* под влиянием температуры // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 241–251.

- Пермитин И.Е. 1959. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. № 2 (5). С. 148–158.
- Попова О.А. 1971. Биологические показатели щуки и окуни в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 102–152.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. 1997. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 232 с.
- Татарко К.И. 1968. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 3. С. 425–439.
- Троллинг на Днепре. 2010. (<http://infofishing.ru/page,2,70-trolling-na-dnepre.html>)
- Фортунатова К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 298 с.
- Черфас Б.И. 1950. Рыбоводство в естественных водоемах. М.: Пищепромиздат, 528 с.
- Шамардина И.П. 1957. Этапы развития щуки // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 16. С. 237–298.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98–101.
- Casselmann J.M. 1978. Effects of environmental factors on growth, survival, activity, and exploitation of northern pike // Amer. Fish. Soc. Spec. Publ. V. 11. P. 114–128.
- Casselmann J.M., Harvey H.H. 1975. Selective fish mortality resulting from low winter oxygen // Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. V. 19. P. 2418–2429.
- Casselmann J.M., Lewis C.A. 1996. Habitat requirements of northern pike (*Esox lucius*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 3. Suppl. 1. P. 161–174.
- Chapman C.A., Mackay W.C. 1984a. Direct observation of habitat utilization by northern pike // Copeia. № 1. P. 255–258.
- Chapman C.A., Mackay W.C. 1984b. Versatility in habitat use by a top aquatic predator, *Esox Lucius* // J. Fish Biol. V. 25. P. 109–115.
- Cook M.F., Bergersen E.P. 1988. Movements, habitat selection, and activity periods of northern pike in Eleven Mile Reservoir, Colorado // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 117. P. 495–502.
- Diana J.S. 1996. Energetics // Pike: biology and exploitation / Ed. Craig J.F. London: Chapman and Hall. P. 103–124.
- Diana J.S., Mackay W.C., Ehrman M. 1977. Movements and habitat preference of northern pike (*Esox lucius*) in Lac Ste. Anne, Alberta // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 106. P. 560–565.
- Eklov P. 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. P. 1520–1531.
- Garside E.D. 1966. Development rate and vertebral number in salmonids // J. Fish. Res. Board Can. V. 23. № 10. P. 1537–1551.
- Grimm M.P. 1983. Regulation of biomass of small (< 41 cm) northern pike (*Esox lucius* L.), with special reference to the contribution of individuals stocked as fingerlings // Aquacult. Res. V. 14. P. 115–134.
- Headrick M.R., Carlisle R.F. 1993. Restricted summer habitat and growth of northern pike in two southern Ohio impoundments // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 122. P. 228–236.
- McCauley R.W., Huggins N.W. 1979. Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preference of fish // Amer. Zool. V. 19. P. 267–271.
- Moyle J.B., Clothier W.D. 1959. Effects of management and winter oxygen levels on the fish population of a prairie lake // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 88. P. 178–185.
- Neumann R.M., Willis D.W., Sammons S.M. 1994. Seasonal growth of northern pike (*Esox lucius*) in a South Dakota glacial lake // J. Freshwat. Ecol. V. 9. № 3. P. 191–196.
- Orzka J. 1962. The influence of temperature on the development of meristic characters of the skeleton in Salmonidae. Pt. I. Temperature-controlled variations of the number of vertebrae in *Salmo irideus* Gibb. // Zool. Polon. V. 12. № 3. P. 307–340.
- Pierce R.B., Carlson A.J., Carlson B.M., Staples D.F. 2013. Depths and thermal habitat used by large versus small northern pike in three Minnesota lakes // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 142. P. 1629–1639.
- Ridenhour R.L. 1957. Northern pike, *Esox lucius* L., population of Clear Lake, Iowa // Iowa State Coll. J. V. 32. P. 1–18.