

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологических проблем Севера
Дальневосточного отделения Российской академии наук

На правах рукописи



Грунин Сергей Иванович

**БИОЛОГИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ ЩУКИ *ESOX LUCIUS L.*
СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

03.02.06 – ихтиология

Диссертация
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
И.А. Черешнев,
доктор биологических наук

Научный руководитель:
А.В. Шестаков,
кандидат биологических наук

Магадан
2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Общая характеристика работы	3
Глава 1. Материал и методы	10
Глава 2. Краткая физико-географическая характеристика районов исследований	20
2.1. <i>Реки</i>	23
2.2. <i>Озёра</i>	29
Глава 3. Распространение	32
Глава 4. Размерная и возрастная структура	36
Глава 5. Линейный и весовой рост	56
5.1. <i>Изменчивость роста на Северо-Востоке России</i>	56
5.2. <i>Размерная изменчивость внешнеморфологических признаков сеголетков щуки</i>	82
Глава 6. Репродуктивная биология	87
6.1. <i>Соотношение полов</i>	87
6.2. <i>Половое созревание</i>	90
6.3. <i>Нерест</i>	93
6.4. <i>Плодовитость</i>	97
Глава 7. Питание	104
Глава 8. Динамика биологических показателей в условиях промысла разной интенсивности	121
Глава 9. Хозяйственное значение	132
Выводы	139
Список литературы	141

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758 является типичным представителем бореального равнинного фаунистического комплекса и широко распространена в пресных водоёмах Евразии и Североамериканского континента (Берг, 1948; Жизнь животных..., 1971; Попова, 2002; Промысловые рыбы..., 2006; McPhail, 1970; Scott, 1973; Crossman, 1980; Nelson, 1984). В то же время, занимая столь обширный ареал, щука обитает не по всей акватории водоёма, а предпочитает участки рек с замедленным течением или прибрежную зону озёр и водохранилищ, поросшую водной растительностью. В составе ихтиоценоза любого водоёма щука играет роль облигатного хищника-ихтиофага, тем самым оказывая существенное влияние на окружающее её сообщество видов рыб. Кроме этого, в большинстве акваторий щука достигает высокой численности и, как правило, является ценным объектом любительского и промышленного рыболовства.

Вполне закономерно, что щука становилась объектом исследований, направленных на получение данных по фенотипической изменчивости и морфологии, различным аспектам биологии и экологии, влиянию разнообразных факторов среды обитания на биологические показатели, а также хозяйственному значению вида. Например, достаточно подробные исследования биологии (возраст, рост, особенности размножения, питание) и промыслового значения щуки в разные годы были проведены в реках: Обь-Иртышского бассейна (Ефимова, 1949; Копориков, 1997; Экология рыб..., 2006; Госькова, 2007), Колыма (Новиков, 1966, 1972; Кириллов, 1972, 2002; Биология реки..., 2007; Пресноводные рыбы..., 2008), Волга (Попова, 1965; Орлова, 1976, 1986), Днепр (Гейна, 2014); в крупных озёрах: Ильмень (Иванников, 1992), Ладожском (Мохов, 1971), Водлозеро (Петрова, 2006), Сартлан (Зайцев, 2007), Лача (Биология щуки..., 1980), Плещеевом (Кулемин,

1971), а также в озёрах Забайкалья (Скрябин, 1977; Карасёв, 1987) и водохранилищах: Камское (Зиновьев, 1965), Цимлянское (Доманевский, 1958), Усть-Илимское (Купчинская, 1985), Вилуйское (Кириллов, 1979, 1989; Суханова, 1979), водохранилищах Казахстана (Крайнюк, 2012, 2014). Отдельно стоит упомянуть работы по щуке Рыбинского водохранилища – одного из крупнейших на северо-западе России. Проводимые здесь исследования были посвящены изучению биологии и экологии вида с момента основания водохранилища за более чем 70-летний период наблюдений (Рыбы Рыбинского..., 2015). Кроме этого, были рассмотрена изменчивость линейного роста, особенности питания и морфометрии молоди щуки (Макковеева, 1965; Иванова, 1982, 1983, 1991, 1995, 2000, 2004, 2005, 2013). Также необходимо отметить работы по экологии щуки из водоёмов чернобыльского следа на примере Киевского водохранилища, р. Тетерев и оз. Глубокое (Состояние репродуктивных..., 2006; Полякова, 2007).

Большое количество исследований посвящено детальному изучению отдельных сторон биологии и экологии щуки. Прежде всего, можно назвать публикацию В.Д. Спановской и Л.Н. Солониновой (Спановская, 1983), в которой приводятся сведения об изменчивости показателей плодовитости щуки в пределах ареала. Особенности развития щуки при подготовке эмбрионов к выклеву, а также их морфо-физиологическое состояние в процессе вылупления подробно описаны Н.В. Котляревской (1969). Характер морфологической изменчивости щуки в пределах ареала рассмотрен М.А. Груздевой (1996). И.И. Терешенков (1972) в своей работе приводит сведения о смене зубов у щуки и отмечает, что последнее не оказывает влияния на интенсивность питания хищника. Интересна сводка Е.А. Цепкина (1986), в которой приводятся максимальные размеры щуки из различных водоёмов ареала по палеонтологическим сведениям. Кроме этого, некоторые работы направлены на изучение биологических показателей щуки, находящейся под влиянием

различных экологических условий. Например, в работе О.А. Поповой (1971) рассмотрены закономерности изменения темпа роста, созревания и плодовитости в зависимости от типа водоёма и его географического расположения. В изменяющихся экологических условиях во время формирования Каховского водохранилища В.Н. Сычёвой (1965) обнаружены изменения в половых железах щуки. Закономерности колебания численности щуки в процессе формирования водоёма были рассмотрены на примере Куйбышевского водохранилища (Кузнецов, 1980).

Среди имеющихся работ зарубежных исследователей необходимо отметить крупные сводки, содержащие сведения о распространении, экологии и биологии щуки в водоёмах Канады (McPhail, 1970; Scott, 1973), Аляски (McPhail, 1970), Северной Америки (Crossman, 1980). Имеются также публикации по отдельным аспектам биологии и экологии щуки в водоёмах Европы (Dominguez, 1996, 2000; Roche, 1999; Some biological..., 2005; Hubenova, 2007; Nillson, 2014). В других работах приведены сведения по влиянию различных факторов среды обитания на биологические показатели щуки (Lenhardt, 2002; Northern pike..., 2004; Growth of..., 2005; Winfield, 2008), взаимоотношениям с другими видами (Berg, 1997; Søndergaard, 1997; Predation risk..., 2005), а также генетическим исследованиям изолированных популяций вида (Temporal changes..., 2009) и молекулярным и морфологическим связям между видами рода *Esox* (Morphological and..., 2004).

В водоёмах Северо-Востока России щука, вследствие сложного рельефа региона, распространена мозаично, однако в бассейнах крупных рек (Индибирка, Колыма, Анадырь, Пенжина) региона она обычна (Новиков, 1966; Кириллов, 1972, 2002; Токранов, 2004; Черешнев, 2008). В то же время, изученность щуки в разных водоёмах крайне неодинакова, а сведения по её биологии и распространению в основном представлены в сводках по ихтиофауне крупных водоёмов. В первую очередь, это работы, посвящённые

изучению пресноводных рыб бассейна р. Колыма и Индигирка (Новиков, 1966, 1972; Кириллов, 1972, 2002, 2005) и Анадырского бассейна (Сокольников, 1910; Агапов, 1941; Постников, 1965; Биоресурсы внутренних..., 1999; Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008). Из исследований, проведённых на р. Анадырь следует также упомянуть изучение питания щуки в среднем (Хохлов, 2006) и нижнем течении (Шилин, 1986). Публикации по биологии щуки из других водоёмов Северо-Востока России практически отсутствуют. Имеется всего лишь несколько работ по щуке р. Пенжина и Таловка, в которых дается краткая характеристика её биологии (Войтович, 1986) и паразитофауны (Коновалов, 1967). В последнее десятилетие автором и сотрудниками лаборатории ихтиологии Института биологических проблем Севера были проведены исследования, связанные с изучением размерной и возрастной структуры, особенностей роста и размножения, питания и хозяйственного значения вида в р. Анадырь, которые легли в основу настоящей работы (Грунин, 2003, 2005, 2009а, 2011, 2014; Шестаков, 2013, 2015).

В связи с этим представляется актуальным анализ и обобщение новых сведений о различных аспектах биологии обыкновенной щуки из водоёмов Северо-Востока России.

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы заключалась в изучении биологии обыкновенной щуки *Esox lucius* L. в водоёмах Северо-Востока России.

В задачи исследования входило:

- изучить состояние и динамику биологических показателей щуки: размерно-возрастная и половая структура, линейный и весовой рост, созревание и плодовитость;
- проанализировать влияние биотических и абиотических факторов на показатели роста щуки;

- определить видовой состав кормовых объектов и выяснить особенности питания щуки;
- проследить изменения биологических показателей щуки под влиянием антропогенного фактора;
- дать оценку хозяйственного использования щуки и рекомендации по рациональному ведению промысла.

Научная новизна. Впервые на многолетнем материале проведён анализ данных по биологии обыкновенной щуки из водоёмов Северо-Востока России. Даны, по возможности, полные сведения о размерно-возрастной и половой структуре щуки, её питания и особенностях репродуктивной биологии. На примере щуки р. Анадырь показано влияние отдельных факторов среды обитания на параметры линейного роста особей в условиях лососёвой экосистемы. Рассмотрены отдельные биологические показатели щуки р. Анадырь за более чем 40-летний период наблюдений и описана их изменчивость под влиянием антропогенного фактора.

Основное положение, выносимое на защиту.

- Обыкновенная щука на Северо-Востоке России характеризуется большим возрастным составом, вариабельностью показателей роста и сроков полового созревания, а также пищевой пластичностью. Специфическим фактором, оказывающим влияние на рост щуки, может выступать численность тихоокеанского лосося, заходящего в водоём на нерест.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Представленные результаты исследования позволяют уточнить представления о биологии щуки на Северо-Востоке России и дополнить знания о виде в пределах ареала. Материалы диссертации, опубликованные в открытой печати, могут быть использованы в высших учебных заведениях при чтении спецкурсов по ихтиологии и аквакультуре. Полученная в ходе написания работы информация по биологии обыкновенной щуки используется ЧФ

«ТИНРО-Центр» при оценке состояния запаса и разработке прогнозов вылова вида в бассейне р. Анадырь. Кроме этого, наши данные могут быть использованы при подготовке «Правил рыболовства...», научного обоснования определения промысловой меры щуки и выработке обоснованных с биологической точки зрения рекомендаций по рациональному использованию её запасов.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность и обоснованность представленных в работе научных положений и выводов определяются репрезентативностью выборок, сходными условиями сбора материала и использованием рекомендованных и общепринятых методов ихтиологических исследований.

Основные положения диссертационной работы представлены на: Конференции «Чтения памяти профессора Владимира Яковлевича Леванидова» (Владивосток, 2003, 2005); Научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2004, 2005); Дальневосточной региональной конференции, посвящённой памяти А.П. Васьковского и в честь его 95-летия «Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России» (Магадан, 2006); Научной конференции аспирантов, соискателей и молодых исследователей «Идеи, гипотезы, поиск...» (Магадан, 2007, 2010); X Съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, 2009); Всероссийской конференции с международным участием «Проблемы разнообразия и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2009); Первых Международных Беккеревских чтениях (Волгоград, 2010); Международном симпозиуме «Фундаментальные и прикладные проблемы науки» (Москва, 2013); Межрегиональной конференции молодых учёных «Научная молодёжь – Северо-Востоку России» (Магадан, 2014).

Публикации. Основные научные положения, изложенные в диссертации и выносимые на защиту, опубликованы в 17 работах, в том числе 5 в изданиях, включенных в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий ВАК при Министерстве образования и науки Российской Федерации.

Личный вклад автора. При непосредственном участии автора в период с 2002 по 2013 гг. проведён сбор ихтиологического материала по обыкновенной щуке в районе Марковской впадины (среднее течение р. Анадырь, р. Майн, оз. Майорское). Камеральная обработка собранного материала (включая архивные материалы по виду лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН) осуществлена автором. Анализ, теоретическое обобщение полученных данных, подготовка публикаций, формулирование положений и выводов выполнены автором.

Структура и объём работы. Диссертационная работа изложена на 165 страницах и содержит 39 таблиц и 22 рисунка. Рукопись состоит из общей характеристики работы, девяти глав, выводов и списка литературы, включающего 229 источника, из которых 33 – на иностранном языке.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность чл.-корр. РАН д.б.н. И.А. Черешневу, оказавшему существенное влияние на формирование моего научного мировоззрения. Особая признательность к.б.н. А.В. Шестакову за неоценимую помощь при сборе материала и консультации на всех этапах выполнения работы. Автор признателен д.б.н. В.П. Никишину и к.б.н. Н.А. Булаховой за ценные советы и замечания, возникшие во время прочтения рукописи и в ходе обсуждения результатов работы. Отдельная благодарность жителям пос. Марково (Чукотский автономный округ) С.Р. Халтаеву, Р.Э. Гунченко и С.С. Липухину за всестороннюю помощь, оказанную во время сбора материала.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы был положен материал, собранный автором в период с 2002 по 2013 гг. на территории Марковской впадины (среднее течение р. Анадырь – 2001 экз., р. Майн – 75 экз. и оз. Майоровское – 72 экз.). Также были изучены сборы по щуке из внутренних водоёмов Северо-Востока России разных лет (1970-1993 гг.), хранящиеся в фондах лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН (Рисунок 1.1, 1.2, Таблица 1.1). Кроме того, материал по щуке среднего течения р. Колыма (р. Буюнда) был любезно предоставлен С.И. Жарниковым (ФГУП «Охотскрыбвод») и С.П. Пустовойтом (ИБПС ДВО РАН), а также из р. Великая (сборы 2009 г.) Ю.Н. Хохловым (ЧФ «ТИНРО-Центр»). Весь материал был собран в мае-сентябре, в период открытой воды.

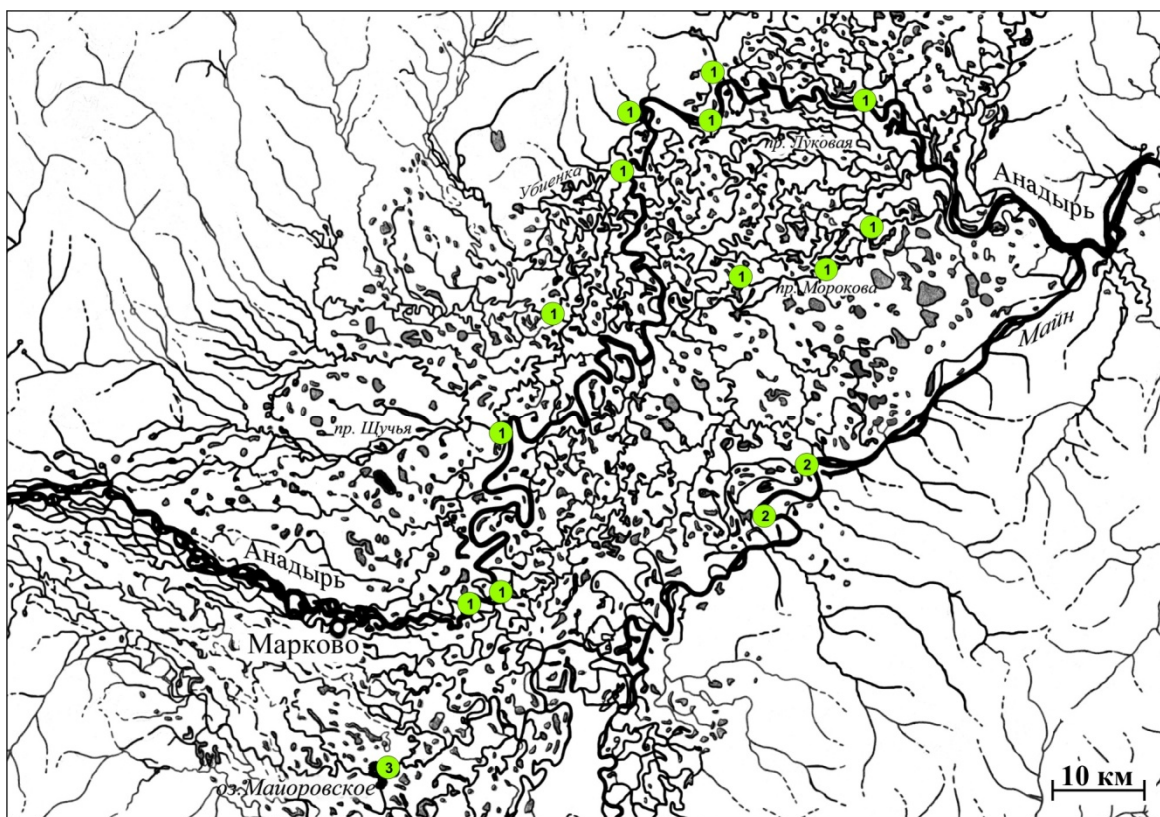


Рисунок 1.1 – Карта-схема Марковской впадины, где проводился сбор материала: 1 – среднее течение р. Анадырь, 2 – р. Майн, 3 – оз. Майоровское

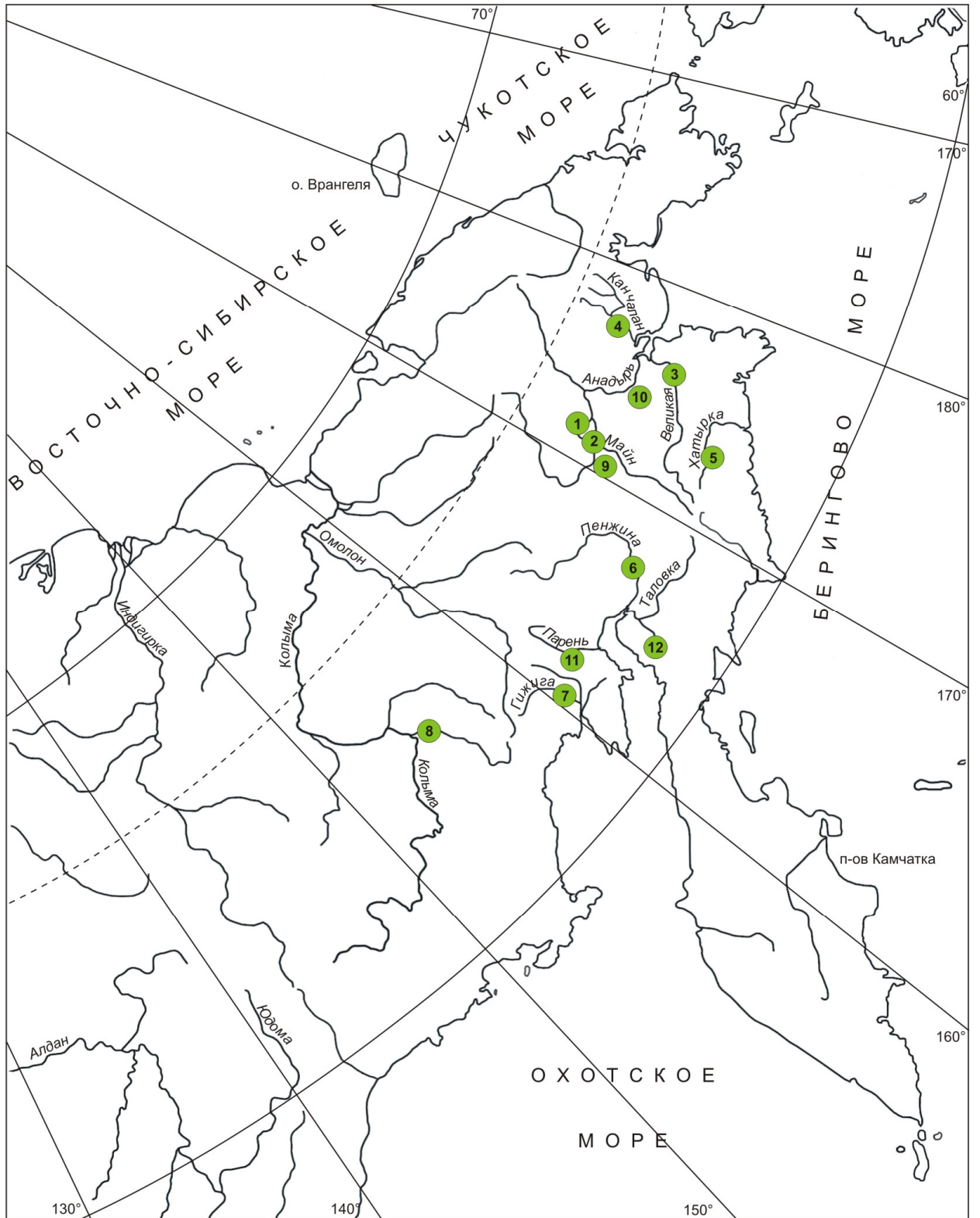


Рисунок 1.2 – Общая карта-схема района исследований. Цифрами обозначены места сбора материала: 1 – р. Анадырь, 2 – р. Майн, 3 – р. Великая, 4 – р. Канчалан, 5 – р. Хатырка, 6 – р. Пенжина, 7 – р. Гижига, 8 – р. Колыма, 9 – оз. Майоровское, 10 – оз. Красное, 11 – оз. Пареньское, 12 – оз. Таловское

Таблица 1.1 – Общий объём изученного материала по биологии щуки Северо-Востока России (экз.)

Водоём	Полный биологический анализ (ПБА)	Определение возраста	Обратное расчисление линейного роста	Плодовитость	Питание
р. Анадырь	3025 (197)	3010	205	245	1710
р. Майн	303	300			
р. Великая	268	268			268
р. Канчалан	166	166			166
р. Хатырка	44	44			
р. Пенжина	46	46			
р. Гижига	88	88			
р. Колыма	169	169			
оз. Майоровское	196	196			
оз. Красное	68	67		10	68
оз. Пареньское	100	100			100
оз. Таловское	256 (33)	241			
Всего:	4729 (230)	4527	205	255	2315

Примечание: в скобках указано количество сеголетков щуки (0+ лет) в данной выборке.

Взрослых особей отлавливали преимущественно ставными сетями с шагом ячеи от 35 до 70 мм и крючковой снастью. Сеголетков щуки ловили мальковым неводом длиной 15 м и высотой 1,5-2,0 м, изготовленным из дели с ячейей 4 мм. Значительная часть материала была собрана при помощи различных орудий лова, что позволило снизить селективность лова.

Полный биологический анализ щук выполнен на свежельовленном материале (исключение составляли сеголетки щуки, которые были зафиксированы в 70%^{-ом} спирте и обработаны в камеральных условиях) в соответствии с общепринятыми в отечественной ихтиологии методами (Правдин, 1966). С точностью до 0,5 см измеряли длину тела до конца средних лучей хвостового плавника (L_{sm}), полную массу тела (Q) и без внутренностей

(q) – с точностью до 10 г. Пол пойманных рыб определяли визуально; стадию зрелости половых продуктов оценивали по шестибальной шкале (Сакун, 1968). Возраст пойманных рыб определяли по чешуе, взятой выше боковой линии тела под спинным плавником с левого бока рыбы. Чешую просматривали с использованием стереоскопического микроскопа МБС-9 на увеличении 8×2 . Для повышения точности определения возраста, чешую фотографировали с помощью фотонасадки ДСМ-300 а полученное изображение просматривали при помощи ScorePhoto 3.0 – программы для анализа изображений.

Плодовитость щуки определяли на фиксированных в 4%^{-ом} формалине гонадах на стадии их зрелости не ниже III-IV. Сбор гонад проводили осенью (сентябрь) и весной (конец мая) перед началом нереста. При определении индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) использовали весовой метод (Суворов, 1940). Относительную плодовитость (ОП) вычисляли путем деления показателя ИАП на показатель массы тела без внутренностей (Спановская, 1976).

При изучении показателей линейного и весового роста применяли типовые методики (Мина, 1976; Дгебуадзе, 2001). Удельная (или мгновенная) скорость роста (C) вычислена по формуле Шмальгаузена-Броди (Чугунова, 1952; Сметанин, 1982):

$$C = \frac{\lg l_n - \lg l_0}{0,4343 \times (t_n - t_0)}$$

где l_n – размер рыбы в конечный момент времени t_n , l_0 – размер рыбы в начальный момент времени t_0 .

Для описания зависимости «длина-масса» применяли уравнение степенной функции (Винберг, 1966):

$$Q = aL^b$$

где Q – масса, L – длина, a и b коэффициенты.

Линейный и весовой рост описывали при помощи уравнения Берталанфи (Мина, 1976; Рикер, 1979):

$$L_t = L_\infty \times (1 - e^{-k(t-t_0)}) \text{ и } W_t = W_\infty \times (1 - e^{-k(t-t_0)})^b$$

где L_∞ и W_∞ – асимптотическая длина и масса тела соответственно, k – коэффициент замедления роста (коэффициент роста Броуди), t_0 – теоретический возраст в котором рыба имела бы нулевую длину (массу), если бы всегда росла согласно уравнению, b – коэффициент функциональной регрессии (коэффициент из степенной зависимости «длина-масса»). Подробное обоснование применения уравнения Берталанфи такого вида для весового роста приведено в работе Р. Бивертонна (Beverton, 1994).

Ретроспективный анализ линейного роста проведен методом прямой пропорциональности (Чугунова, 1952), для чего были отобраны особи до 5+ лет, не достигших половой зрелости. Измерение диаметра чешуи и годовых колец осуществляли по переднему диагональному радиусу при помощи стереоскопического микроскопа МБС-9 с цифровой фотонасадкой DCM 300 и программы для анализа изображений ScopePhoto 3.0.

Изучение питания было проведено на примере щуки среднего течения р. Анадырь, выловленной в 2002-2013 гг. Исследование осуществляли в полевых условиях, руководствуясь методиками, изложенными в специальной литературе (Фортунатова, 1973; Методическое пособие..., 1974). Обнаруженные в желудке объекты питания были, по возможности, определены до вида. Помимо этого, также была определена степень переваренности обнаруженных объектов. Определение проводили по пятибальной шкале В.И. Чучукало (2006):

I^a Свежезаглоченная пища. Степень разрушения – 0%.

I^b Чешуя заглоченных рыб слегка затронута перевариванием, но плотно сидит на теле рыбы. Степень разрушения – 2-3%.

I^b Чешуя переварена на 1/3-1/2 поверхности тела. Наружные покровы слегка нарушены. Степень разрушения – 4-6%.

II^a Наружные покровы заметно переварены. Грудные плавники рыб целы, брюшко начинает перевариваться, разрушением затронуты мышцы тела, кожа переварена на половине поверхности тела. Степень разрушения – 7-9%.

II^b Грудные плавники рыб немного переварены, брюшко сильно повреждено. Наружные покровы рыб полупереварены. Степень разрушения – 9-12%.

II^b Грудные плавники рыб и наружные покровы переварены полностью хвостовой плавник слегка переварен. Степень разрушения – 12-15%.

III^a Хвостовой плавник полупереварен, одна из брюшных стенок может отсутствовать, часть внутренностей переварена. Степень разрушения – 16-25%.

III^b Хвостовой плавник у рыб разрушен, кости головы еще целые. Брюшные стенки тела и внутренности также сильно разрушены. Степень разрушения – 26-35%.

III^b Кости головы рыб сильно разрушены, но еще соединены с позвоночником в одно целое. Брюшные стенки тела и внутренности отсутствуют. Степень разрушения – 36-50%.

IV^a Тушки рыб с остатками костей черепа на позвоночнике. Чешуя еще сохраняет свою форму. Степень разрушения 51-60%.

IV^b Тушки рыб без головы, чешуя истончена и сильно скручена. Степень разрушения – 61-68%.

IV^b Рыбы представлены большими кусками позвоночника с остатками мышц. Степень разрушения – 69-75%.

V^a Тела позвонков рыб без остистых отростков. Степень разрушения 76-95%.

V^b Следы пищи, аморфная масса, слизь. Степень разрушения – 96-100%.

Биотопическая изменчивость спектра питания щуки была рассмотрена на примере рыб, пойманных на двух участках поймы среднего течения р. Анадырь (Рисунок 1.3). На первом участке рыб отлавливали в русловой части реки р.

Анадырь или старицах, прилегающих непосредственно к ней. Второй участок представляет собой пойменную зону Марковской впадины. Щук здесь ловили в многочисленных протоках, соединяющих основное русло р. Анадырь и пойменные озёра.

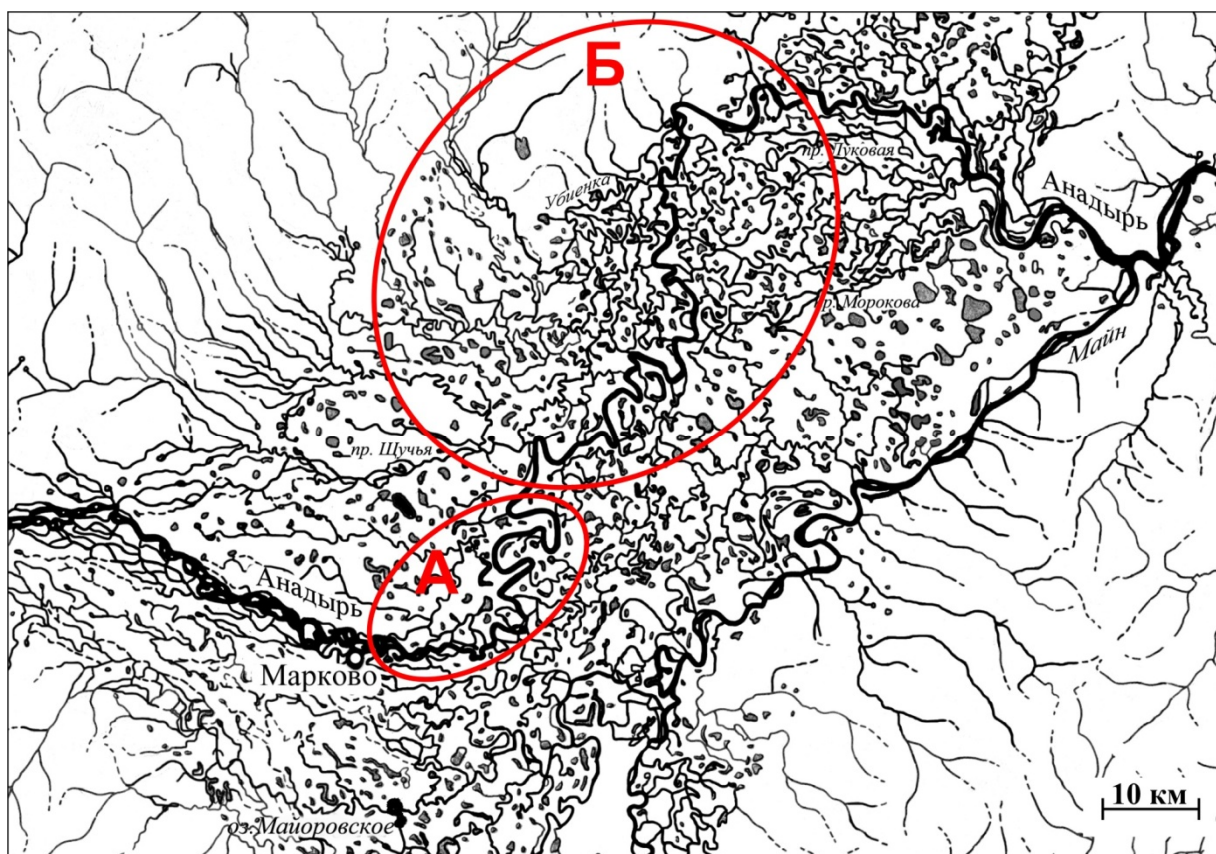


Рисунок 1.3 – Расположение первого (А) и второго (Б) участков среднего течения р. Анадырь

Для изучения сезонной изменчивости рациона щуки были взяты особи с длиной тела не менее 60 см (для нивелирования возможного влияния размерно-возрастной изменчивости питания). Оценка размерной изменчивости питания щуки была проведена на примере трёх групп. В первую группу вошли особи с длиной тела менее 30 см, во второй группе размерный ряд включал рыб от 30 до 60 см, третья группа была представлена крупной, более 60 см в длину, щукой.

Для изучения размерной изменчивости внешнеморфологических признаков сеголетков щуки у каждого экземпляра были измерены длина тела до конца чешуйного покрова l и полная масса тела Q , а также выполнен ряд морфометрических промеров по схеме, рекомендованной И.Ф. Правдиным (1966) для представителей семейства *Esocidae*. В нашей работе для морфометрических признаков были приняты следующие обозначения: ao – длина рыла; o – диаметр глаза; po – длина заглазничного отдела; lm – высота головы; lmd – длина нижней челюсти; c – длина головы; H – наибольшая высота тела; h – наименьшая высота тела; lca – длина хвостового стебля; lD , – длина оснований спинного плавника; lA – длина основания анального плавника; hD , – высота спинного плавника; hA – высота анального плавника; lP , – длина грудного плавника; lV – длина брюшного плавника; lC_1 – длина верхней лопасти хвостового плавника; lC_2 – длина нижней лопасти хвостового плавника; aD – антедорсальное расстояние; rD – постдорсальное расстояние; $P-V$, – пектровентральное расстояние; $V-A$ – вентроанальное расстояние; n – число исследованных рыб, экз. Все значения исследуемых морфометрических признаков вычисляли в процентах от длины тела рыб (l). Достоверность различий морфометрических показателей у рыб разных размерных групп определяли с помощью критерия Стьюдента.

Вычисление величины промыслового запаса щуки было проведено по методу Бойко, принятому в ФГБНУ «ТИНРО-Центр», согласно которому расчеты (в том числе определение коэффициента общей смертности) проводятся по данным одного года (Планирование, организация..., 2005). Пошаговое описание метода приводится ниже:

1. Величина годового вылова C (кг) определяется по материалам официальной статистики и с учетом собственных данных о вылове.

2. По данным материалов контрольных уловов определяются возрастной состав и процентное соотношение возрастных групп. Годовой улов, принятый за 100 %, выражается в процентах улова каждой возрастной группы:

$$C = 100\% = \sum C_x\% + \dots + C_n\%$$

3. Далее производится вычисление годового улова по каждой возрастной группе в весовых единицах:

$$C(\text{кг}) = \sum C_x(\text{кг}) + \dots + C_n(\text{кг})$$

4. По общепринятым методикам определяется средняя масса для каждой возрастной группы:

$$P_{\text{ср.}x}(\text{кг}), \dots, P_{\text{ср.}n}(\text{кг})$$

5. Рассчитывается численность каждой возрастной группы в годовом улове:

$$C(\text{экз.}) = \sum \frac{C_x(\text{кг})}{P_{\text{ср.}x}(\text{кг})} + \dots + \frac{C_n(\text{кг})}{P_{\text{ср.}n}(\text{кг})}$$

6. Мгновенный коэффициент промысловой смертности F для каждой возрастной группы рассчитывается по формуле:

$$F = \frac{C_n\%}{100}$$

7. Мгновенный коэффициент естественной смертности M определяется по формуле (используется эмпирическая зависимость между M и возрастом массового полового созревания t_n (Тюрин, 1972; Рикер, 1979)):

$$M = \frac{1,521}{t_n} \times 0,720 - 0,155$$

8. Мгновенный коэффициент общей смертности (коэффициент убыли) Z для каждой возрастной группы рассчитывается по формуле:

$$Z = F + M$$

9. Годовой (или сезонный) коэффициент общей смертности A для каждой возрастной группы рассчитывается по формуле:

$$A = ln - e^{-z}$$

10. Коэффициент эксплуатации (коэффициент лова) u для каждой возрастной группы рассчитывается по формуле:

$$u = F \times \frac{A}{Z}$$

11. Численность рыб в возрастных классах (экз.) N рассчитывается по формуле:

$$N = \frac{C}{u}$$

12. Численность рыб во всей популяции (экз.) рассчитывается путём суммирования численности рыб всех возрастных классов.

13. Численность рыб промыслового запаса определяется путём суммирования численности объекта во всех возрастных классах, относящихся к половозрелым рыбам.

14. Величина промыслового запаса в весовых единицах определяется путём суммирования всех произведений величин численности рыб всех возрастных классов, относящихся к половозрелым рыбам, на среднюю массу для каждой возрастной группы.

Также, в работе были использованы сведения по вылову щуки в Анадырском бассейне за период 1948-2009 гг., предоставленные Ю.Н. Хохловым (ЧФ «ТИНРО-Центр») и данные гидропоста пос. Марково (среднее течение р. Анадырь) по уровню и температуре воды за 1988-2013 гг.

Для проведения математического и статистического анализа данных и визуализации результатов использовали соответствующую литературу (Плохинский, 1967; Лакин, 1973) с использованием программ Microsoft Excel 2007 и GraphPad Prism 5.0.

Глава 2. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Северо-Восток России занимает обширную площадь к востоку от условной границы, проводимой по водоразделу между реками Яна и Индигирка, которая ограничена побережьем Берингова моря на востоке, побережьем Северного Ледовитого океана на севере и Охотским морем на юго-востоке (Коржуев, 1982а; Позвоночные животные..., 1996; Лососевидные рыбы..., 2002). Значительная часть территории находится в пределах зон субполярного и арктического климата, лишь южная часть – в зоне умеренного климата. Спецификой района является почти повсеместное распространение многолетней мерзлоты, мощность которой достигает 400-500 м при глубине наибольшего оттаивания в песчаных и супесчаных грунтах от 2 до 4 м (Ахназаров, 1970; Коржуев, 1982а).

В рельефе рассматриваемого региона преобладают горные сооружения, на отдельных участках уступающие место низменностям. Нагорья, составляющие основу рельефа, расположены на отметках 400-800 м над уровнем моря (Шило, 1970; Черешнев, 1996). Над нагорьями поднимаются многочисленные хребты, местами формирующие системы горных цепей. Низменности и равнины обычно имеют отметки менее 200 м, иногда до 250 м над уровнем моря и занимают, как правило, окраинное положение, примыкая к морским заливам. Примерами таких низменностей могут выступать обширная Анадырская низменность, довольно крупная Ванкаремская и несколько других небольших приморских низменностей Чукотского полуострова; Пенжинская низменность и Парапольский дол у Пенжинской губы; на северном побережье Охотского моря – Гижигинская, Ямская и Тауйская низменности. Обширная Колымская низменность в рассматриваемом регионе занимает лишь небольшие

участки в бассейне р. Колыма. На Камчатке выделяют Центрально-Камчатскую и Западно-Камчатскую низменности (Шило, 1970).

Главный водораздел между речными системами Полярного и Тихоокеанского бассейнов в западной части региона проходит в относительной близости от береговой линии Охотского моря, в восточной части он расположен ближе к побережью Чукотского моря (Шило, 1970).

Речная сеть Северо-Востока России характеризуется значительным морфологическим разнообразием. Выделяют долины горных и равнинных рек. Преобладают горные водотоки, отличающиеся большой разветвленностью, сложным рисунком, значительной глубиной врезания. Реки равнинного типа приурочены к низменностям и, как правило, слабо разветвляются. Некоторые крупные реки (к примеру, реки Анадырь и Колыма) имеют смешанный характер: в верховьях они относятся к типичным горным, а в нижнем течении – к равнинным (Шило, 1970; Коржув, 1982б).

Озёра в гидрографической сети региона играют меньшую роль. Горные районы ими сравнительно бедны, изредка встречаются ледниковые озёра (Джека Лондона и Мамонтай) и метеоритные (Эльгыгытгын). Низменности, напротив, богаты озёрами термокарстового и старичного происхождения, которые характеризуются малой глубиной и небольшими размерами (Шило, 1970; Кириллов, 1972).

Формирование климата на Северо-Востоке России происходит в условиях сравнительно высоких широт и резких контрастов подстилающей поверхности в системе суша-океан. Здесь проявляется общая закономерность увеличения суровости природы на восточных окраинах континентов в северном полушарии. На климатические условия (распределение температуры, осадков, ветра, метелей, снежного покрова) большое влияние оказывает рельеф. Такое сочетание природных факторов приводит к формированию климата с очень холодной, продолжительной, многоснежной зимой и коротким вегетационным

периодом с летними заморозками и неравномерным увлажнением (Клюкин, 1970). По продолжительности сезонов года выделяют 4 основных района. Первый район занимает почти всю Камчатку без её северных и высокогорных территорий. Климат, умеренный при влажном прохладном лете и холодной снежной зиме. Среднегодовое количество осадков превышает 500 мм (за исключением северо-западного побережья полуострова) и достигает 900 мм на юго-востоке.

Второй район занимает прибрежную полосу материкового побережья Охотского моря, а также побережье Берингова моря к югу от Анадырского лимана. Район в значительной степени совпадает с муссонной зоной умеренного климата и характеризуется влажным дождливым летом и холодной зимой. Количество осадков также велико и составляет 700-900 мм.

Третий район занимает большую часть Северо-Востока и в основном лежит в субарктическом поясе. Здесь представлен климат тундры и лесотундры и наиболее суровый вариант климата хвойных лесов. Количество осадков в основном от 300 до 500 мм в год, на востоке Чукотки до 700 мм.

Четвертый район занимает побережье полярных морей, горные районы на северо-востоке Чукотки, почти весь Чукотский п-ов. Характеризуется крайне суровым климатом арктической пустыни и арктической тундры. Осадков в западной части выпадает до 300 мм, а на востоке Чукотского п-ова и в горах – до 500 мм (Клюкин, 1970).

Северо-Восток России характеризуется суровыми условиями термического режима: зимой низкими температурами и длительным морозным периодом, летом – коротким безморозным периодом с невысокими температурами. Средняя температура января на большей части рассматриваемой территории не превышает -20°C ; в бассейнах Яны, Колымы, Индигирки не выше -36°C , абсолютные минимумы почти всюду ниже -50°C . Период устойчивых морозов длится с начала октября до первой половины мая

(Клюкин, 1970). Летом средняя температура наиболее теплого месяца находится в пределах от +4°C (в северных прибрежных районах) до +12...+16°C (район бассейнов Колымы, Индигирки, Яны), в отдельные дни температура воздуха может достигать +30°C. Безморозный период длится 50-80 дней (в приморских районах Камчатки и Охотского побережья – 90-120 дней).

Реки и озёра, в которых был проведен сбор материала, отличаются друг от друга географическим местоположением и характером окружающего их ландшафта, что накладывает отпечаток на гидрологические и климатические условия рассматриваемого водоёма (Рисунок 1.1).

2.1. Реки

Анадырь является самой крупной рекой Анадырского бассейна и, в целом, Чукотки, текущей с запада на восток, ее длина составляет 1150 км, площадь бассейна – 191 тыс. км². Исток располагается на высоте 520 м, на границе Илirianейского кряжа и Анадырского плоскогорья. В верхнем течении Анадырь имеет характер горной реки и протекает в неширокой долине (1,5-3,0 км), скорость течения на этом участке составляет 1,5-2,5 м/с (Коржуев, 1982б; Головин, 1997). Здесь он принимает несколько притоков – Мечкерева, Большой Пеледон, Яблон, Еропол, Травка, Балаганчик и др. Среднее течение Анадыря приходится на Марковскую впадину, занимающую пространство между Щучьим хребтом на севере, Русскими горами и Алганским кряжем на юге. Данная местность уникальна для центральных районов Чукотки по климатическим и геокриологическим условиям (Водно-болотные угодья России, 2001; Пресноводные рыбы..., 2001). На данном этапе Анадырь приобретает характер равнинной реки и имеет вид густой сети меандрирующих протоков, затонов, озёрных котловин и стариц. Скорость течения в русле снижается до 0,8-1,2 м/с. Из крупных притоков, впадающих на рассматриваемом участке русла можно выделить реки Майн и Мамолина.

Общая протяженность Майна составляет 475 км, площадь водосбора – 32,8 тыс. км². Исток реки расположен в северной части Парапольского дола на высоте 354 м над уровнем моря (Пресноводные рыбы..., 2001). От истоков до устья долина Майна заболочена, русло, петляя, образует множество рукавов, стариц, всевозможных проточек.

При выходе из Марковской впадины долина реки Анадырь резко сужается (до 1 км), ограниченная склонами Усть-Бельских гор, и затем после впадения крупного левого притока – р. Белая – вновь распадается на множество рукавов. В нижнем течении Анадырь полноводен, ширина русла достигает 3-4 км. Он проходит по Анадырской низменности, где принимает последний крупный приток – р. Танюрер и впадает в залив Онемен Анадырского лимана.

В Анадырский лиман также впадают и другие реки Анадырского бассейна – Канчалан, текущий с севера на юг и Великая – с юго-запада на северо-восток. По протяженности и площади водосбора Канчалан (426 км и 20,6 тыс. км²) уступает Великой (556 км и 31 тыс. км²). Обе реки в верхнем течении имеют горный характер, в нижнем – равнинный, с множеством проток и мелких озёр.

Основными источниками питания рек Чукотки являются снеговые, дождевые и подземные воды, доля которых в водном балансе рек изменяется в отдельные годы и сезоны. В частности, доля снегового питания р. Анадырь превышает 50% и вместе с дождевым составляет около 90%. Вклад подземного питания составляет около 11%, что связано с распространением многолетней мерзлоты и промерзанием большинства подземных рек (Иогансон, 1970). Реки Анадырского бассейна также характеризуются неравномерным распределением годового стока. Максимальный сток (57%) наблюдается в июне, во время весеннего половодья, минимальный (0,2%) – в феврале-апреле. Также нередки дождевые паводки, которые приходятся на конец августа – начало сентября,

при которых расход воды, может быть, сопоставим с таковым в весеннее половодье.

Воды рассматриваемых рек отличаются мягкостью, слабой минерализацией и относятся к гидрокарбонатному типу (в ионном составе преобладают HCO^{3+} и Ca^{2+}); химический состав воды тесно связан с сезонными гидрологическими изменениями. Наименьшая минерализация наблюдается в период весеннего половодья – 112 мг/л. В период летней межени показатель увеличивается до 190 мг/л, но затем вновь снижается под влиянием осенних дождевых паводков. Малое содержание веществ в воде объясняется слабой растворимостью солей в связи с многолетней мерзлотой (Иогансон, 1970).

Ледостав на реках Анадырского бассейна наступает в октябре-ноябре и продолжается 220-250 дней, толщина льда достигает 140 см (Иогансон, 1970). В тёплое время года среднемесячная температура воды только в июле и августе поднимается выше $+10^{\circ}\text{C}$. Во время ледохода (конец мая) по данным гидропоста пос. Марково (среднее течение р. Анадырь) температура воды не поднимается выше $+3,5^{\circ}\text{C}$, в июне температура воды варьирует от $+1,3$ до $+12,2^{\circ}\text{C}$, в июле достигает $+13,9^{\circ}\text{C}$, в августе – $+13,8^{\circ}\text{C}$. С конца августа температура воды резко снижается и к началу октября достигает минимальных значений. На больших участках рек верхний слой прогревается несколько сильнее, чем придонный, а у берегов температура воды на 2-4 градуса выше, чем на середине потока (Иогансон, 1970).

Практически весь бассейн р. Анадырь расположен в зоне резко континентального климата с очень морозной и продолжительной зимой (средняя температура января ниже -32°C) и теплым, но коротким летом (средняя температура июля $+13,4$, максимум – $+34^{\circ}\text{C}$). Низовья рек Анадырского бассейна находятся под влиянием зоны умеренно-континентального и морского климата с достаточно морозной зимой (средняя температура января выше -32°C) и коротким пасмурным летом

(среднеиюльская температура +10,5°C) (Клюкин, 1970; Пресноводные рыбы..., 2001).

Территория рек Анадырского бассейна находится в пределах двух ландшафтных зон: тайги (с подзонами лесотундры и северной тайги) и тундры (с подзонами типичных тундр и южных кустарниковых тундр). Верховья Анадыря расположены в пределах подзоны северной тайги с густыми лиственничными и тополево-чозениевыми лесами. Среднее течение рек Анадырь и Майн находятся в пределах подзоны лесотундры, где наряду с тундровыми глеевыми, торфянисто- и торфяно-глеевыми почвами широко развиты тундровые дерновые и оподзоленные почвы, при этом мощность почвенного профиля может достигать 70 см. В строении растительного покрова принимают участие мхи, лишайники, кустарнички, осоки, пушицы, кустарники (березка Миддендорфа, кустарниковая ольха, кедровый стланик), и разнотравье. Древесная растительность (чозении, тополя, плосколистная береза) приурочена к долинам крупных рек (Ландшафты суши, 1997).

Зона тундр охватывает долину Канчалана, а также низовья Анадыря и Великой. В ней повсеместно распространены осоково-пушицевые кочкарные тундры с обилием озёр и сфагновых болот. В верховьях реки Канчалан изредка можно встретить рощицы из чозении и тополя, а также древовидной березы плосколистной. Почвенный покров представлен тундровыми глеевыми, торфянисто- и торфяно-глеевыми, дерново-глеевыми почвами (Ландшафты суши, 1997).

Хатырка – одна из самых крупных рек на южном склоне Корякского нагорья. Длина русла около 150 км, в низовьях ширина долины реки достигает 15-20 км, ширина русла до 300-600 м. Площадь водосбора составляет 14,5 тыс. км². Глубина реки в створе одноименного поселка составляет от 1,5 до 5-6 м, причем она часто меняется после штормов. Впадает в мелководную лагуну Берингова моря. Скорость течения летом равна 2,5 м/с, зимой – около 0,1 м/с.

Питание реки преимущественно снеговое. Ледостав, как и на других водоемах Чукотки, наступает в конце октября и продолжается до конца мая. Температурный режим водотока также сходен с реками Анадырского бассейна.

В целом территория бассейна Хатырки подвержена влиянию муссонного климата с холодной зимой (средняя температура января выше -32°C) и дождливым прохладным летом (температура в июле в среднем $+10^{\circ}\text{C}$, максимум $+27^{\circ}\text{C}$) (Клюкин, 1970). Корякский ландшафтный район входит в подзону лесотундры, с широко развитыми тундровыми дерновыми и оподзоленными почвами. Вертикальная поясность выражена незначительно. Вниз по склону горные куртинные тундры сменяются южными кустарниковыми тундрами из кедрового и ольхового стлаников. Характерной особенностью Корякского нагорья служат обширные наледные участки речных долин, почти полностью лишенные растительности (Ландшафты суши, 1997).

Река Пенжина берет начало в районе Колымского нагорья и впадает в Пенжинскую губу Охотского моря. Длина русла составляет 713 км, площадь бассейна – 73,5 тыс. км². Верхнее течение реки имеет горный характер, русло имеет уклон не более 1,0-1,5 м/км и проходит в узких долинах с крутыми склонами. В среднем и нижнем течении река выходит на равнину где, петляя, образует многочисленные рукава, озерца, старицы. Большую часть питания река получает от подземных вод и таяния снега. Роль грунтового питания повышается в маловодные годы, а снегового, наоборот, в многоводные. Ледостав продолжается с ноября до середины-конца мая (Нечаева, 1966). Климат в большей степени континентальный и отличается суровой многоснежной зимой, которая длится около 7 месяцев. Температура воздуха в среднем около -30°C , в отдельные годы понижается до -64°C . Лето короткое, дождливое и продолжается около 2 месяцев, средняя температура в этот период выше $+10^{\circ}\text{C}$, но иногда бывают жаркие дни, когда термометр показывает и выше $+30^{\circ}\text{C}$. В год выпадает в среднем 300-400 мм осадков. (Кацыка, 1966).

Гижига берет начало на Яблоневоm хребте, течет на юго-восток и впадает в Гижигинскую губу в северной части Охотского моря. Питание преимущественно дождевое, в связи с чем, более высокие паводки характерны осенью. Среднемесячные летние температуры воды варьируют в сравнительно небольших пределах – от $+6,1^{\circ}\text{C}$ (в июне) до $+10,6^{\circ}\text{C}$ (в августе). Максимальный прогрев отмечен в конце июля, когда температура воды составила $+15,8^{\circ}\text{C}$ (Иогансон, 1970).

Колыма является крупнейшей рекой на Северо-Востоке России, её длина составляет 2600 км, а площадь бассейна – 665 тыс. км². Более 50% его площади находятся на отметках от 500 до 2000 м над уровнем моря и выше (Кириллов, 1972). По гидрологическим характеристикам выделяют верхнее (от истока до устья р. Буонда), среднее (до устья р. Ясачная), нижнее (до пос. Черский) течения и дельту Колымы (Кириллов, 1972). Река берёт начало от слияния рек Кулу и Аян-Юрях. Верховье Колымы характеризуется сложной разветвлённой сетью, и имеет характер горной реки. Русло пролегает в узкой и глубокой долине. В районе верхнего течения в 1980 г. у пос. Синегорье (в 1984 км от устья) река была перекрыта плотиной Колымской ГЭС. Таким образом, было зарегулировано более 12% стока реки (Кириллов, 2002). В среднем течении русло выходит на широкую долину и приобретает равнинный характер. Основные притоки на данном участке: справа — Буонда, Балыгычан, Сугой, Коркодон; слева — Сеймчан. В нижнем течении на протяжении 1150 км река протекает по Колымской низменности, левый берег низменный, изобилующий озёрами, правый — местами гористый. Русло извилисто и разбивается на рукава. Наиболее крупные притоки: Поповка, Ясачная, Ожогина, Седедема — слева: Берёзовка, Омолон, Анюй — справа (Иогансон, 1970). При впадении в Восточно-Сибирское море Колыма образует дельту площадью до 13 тыс. км² (Кириллов, 2002). Питание реки смешанное: снеговое (47%), дождевое (42%) и подземное (11%). Почти весь сток (более 98%) проходит в тёплый период года,

при этом его большая часть приходится на весну. Вскрытие реки и весеннее половодье начинается во второй декаде мая и продолжается 30-50 дней, подъем уровней воды достигает 16 м. В течение тёплого времени года в бассейне нередко наблюдаются 6-8 дождевых паводков. Наибольшие по величине паводки приходятся на июль-август, когда в горах выпадает максимум осадков. Температура воды редко превышает $+10^{\circ}\text{C}$, наибольшего прогревания речная вода достигает во второй половине июля (максимум составил $+21,7^{\circ}\text{C}$). Ледостав наступает в середине (северные районы реки) – последних числах (южные районы) октября (Иогансон, 1970).

Район верхнего и среднего течения р. Колыма находится в зоне климата хвойных лесов, для которого характерны достаточное увлажнение, умеренно тёплое лето, снежная зима и значительная жёсткость погоды. Нижнее течение реки подвержено влиянию зоны климата тундры и лесотундры, которая отличается избыточным увлажнением, холодным летом и снежной зимой. По термическим условиям зимы климат в районе бассейна р. Колыма резко континентальный при средней температуре января ниже -32°C (Клюкин, 1970).

2.2. Озёра

Озеро Майоровское расположено в верхнем течении р. Мамолина, в районе Марковской впадины (среднее течение Анадыря). Озеро термокарстового типа, длиной 4 км, шириной 1,3 км и глубиной до 4 м. Вода насыщена гуминовыми кислотами и имеет темный цвет. Вследствие своей мелководности и большой площади зеркала водоёма, происходит полное перемешивание водных слоёв в течение периода открытой воды (Томирдиаро, 1970). В связи с этим наблюдается безградиентное распределение температур по глубине и отмечена зависимость температуры воды от температуры окружающего воздуха. Ледовый покров ложится в середине-конце октября, вскрытие водоёма происходит немного позже, чем в среднем течении р.

Анадырь – в начале-середине июня. Окружающий ландшафт, как и климатические условия, сходен с таковым среднего течения р. Анадырь.

Озеро Красное находится на правом берегу Анадыря, в его нижнем течении и занимает небольшую впадину, образовавшуюся перед пересечением Анадырем хребта Рарыткин. С запада озеро ограничено поднятиями Чикаевских гор (280-390 м), а с востока – отрогами (350-420 м) хребта Рарыткин. Озеро пойменного старичного типа и является фрагментом старого русла р. Анадырь (Постников, 1965). Длина и ширина озера составляет 35 км и 15 км соответственно, глубина – до 4 метров. Площадь водного зеркала 458 км². Двумя протоками озеро соединяется с р. Анадырь. Восточные берега озера крутые, а северные и южные – пологие и низменные. Питание водоёма происходит за счет талых и дождевых вод. Вода мутная, содержит много органических веществ и по существу не отличается от вод Анадыря. Температурный режим оз. Красное сходен с таковым термокарстовых озёр (Томирдиаро, 1970).

Акватория озера расположена в подзоне кустарниковых тундр на её северо-восточном пределе. Территории по берегам озера делятся на горные участки и низменные, занятые своеобразным комплексом мелких озёр и проток, размывающих высокую террасу (3 м) с песчано-глинистыми отложениями. Для горных участков характерны невысокие холмы и поднятия с комбинациями кедровостланиковых зарослей, кустарничковых мохово-лишайниковых тундр и ольховников. Небольшие речки, питающие озеро, не имеют развитой поймы. Большая часть проток сильно меандрируют, характерны отшнуровавшиеся старицы и крупные просадки песчано-глинистой террасы с озёрами (Ландшафты суши, 1997).

Озеро Таловское расположено на территории Парапольского дола. Одно из самых крупных озёр в северо-западной части Камчатского полуострова. Располагается в истоках р. Куюл, основного притока р. Таловка, впадающий с

востока в Пенжинскую губу Охотского моря. Достигает 20 км в длину, достаточно мелководное (до 2,5 м), площадь водного зеркала составляет 44 км². Озеро термокарстового типа и, благодаря перемешиванию ветрами водной массы, летом хорошо прогревается. Вода преимущественно прозрачная, отмечено низкое содержание гуминовых кислот. Питание озера снего-дождевое. Водоём расположен в зоне континентального климата. Зима начинается с середины октября и продолжается до конца апреля. Температура февраля (как самого холодного месяца) составляет $-17...-20^{\circ}\text{C}$. Средняя температура в июле составляет $+14^{\circ}\text{C}$ (может достигать $+30...+32^{\circ}\text{C}$). В году 100 дней со среднесуточной температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$, безморозный период составляет 62 дня. Среднегодовое количество осадков в рассматриваемом районе составляет 500-600 мм. Вскрытие водоёма, как правило, происходит в начале июня, ледостав начинается в конце октября. В окружающем ландшафте преобладает тундровая растительность, много зарослей кедрового стланика (Водно-болотные..., 1998).

Озеро Пареньское расположено на материковом побережье Охотского моря, к западу от Пенжинской губы, в бассейне р. Парень. Озеро средних размеров (8 км в длину и 7 км в ширину) и в силу своего ледникового происхождения достаточно глубоководное (до 43 м). Вода слабо минерализована и обладает исключительной прозрачностью (Томирдиаро, 1970). Вследствие глубоководности, в озере отмечено формирование прямой температурной стратификации и расслоение водной массы на две температурные зоны – эпилимнион и гиполимнион, разделённые слоем температурного скачка. Водоём покрывается льдом в начале ноября и освобождается от него в начале июня. Климат в районе озера – умеренно континентальный с морозной зимой (средняя температура января выше -32°C).

Глава 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Обыкновенная щука – один из наиболее широко распространённых пресноводных видов рыб Северного полушария. Её обширный ареал охватывает пресные водоёмы Европы (за исключением большей части полуостровов Средиземноморского побережья, Северной Англии и Западной Норвегии), Западной и Восточной Сибири. Вид отсутствует на о-ве Новая Земля, севере Ямала и Таймыре, в бассейне р. Амур и на о. Сахалин. На Североамериканском континенте щука встречается в речных бассейнах Атлантики, Северного Ледовитого и Тихого океанов, Великих Озер и Миссисипи; от Лабрадора до Аляски и к югу до Пенсильвании, Миссури и Небраски (Берг, 1948; Никольский, 1971; Попова, 2002; Промысловые рыбы..., 2006; McPhail, 1970; Scott, 1973; Crossman, 1980; Page, 1991; Temporal changes..., 2009). Во второй половине XX столетия, в результате акклиматизации, щука появилась в водоёмах п-ова Крым и северо-западной части Испании (Десямуре, 1964; Dominguez, 1996). В водоёмах Северо-Востока России щука распространена неравномерно. На арктическом побережье её ареал ограничен реками Колымо-Индибирской низменности, она отсутствует в водоёмах Восточной Чукотки, но обычна в реках Анадырского бассейна (Анадырь, Канчалан, Великая) и Пенжинской губы (Таловка, Пенжина, Парень) и в р. Туманская (Рисунок 3.1). Среди рек восточного побережья Корякского нагорья щука присутствует только в р. Хатырка, а также в некоторых реках, впадающих в северную часть Карагинского залива Берингова моря (Вывенка, Тымлат). На материковом побережье Охотского моря встречается в р. Гижига и Охота и с большим разрывом ареала – в озёрах верховьев охотской группы рек (Агапов, 1941; Остроумов, 1964; Кириллов, 1972; Черешнев, 1996, 2001, 2008; Позвоночные животные..., 1996; Каталог позвоночных..., 2000; Токранов, 2004).

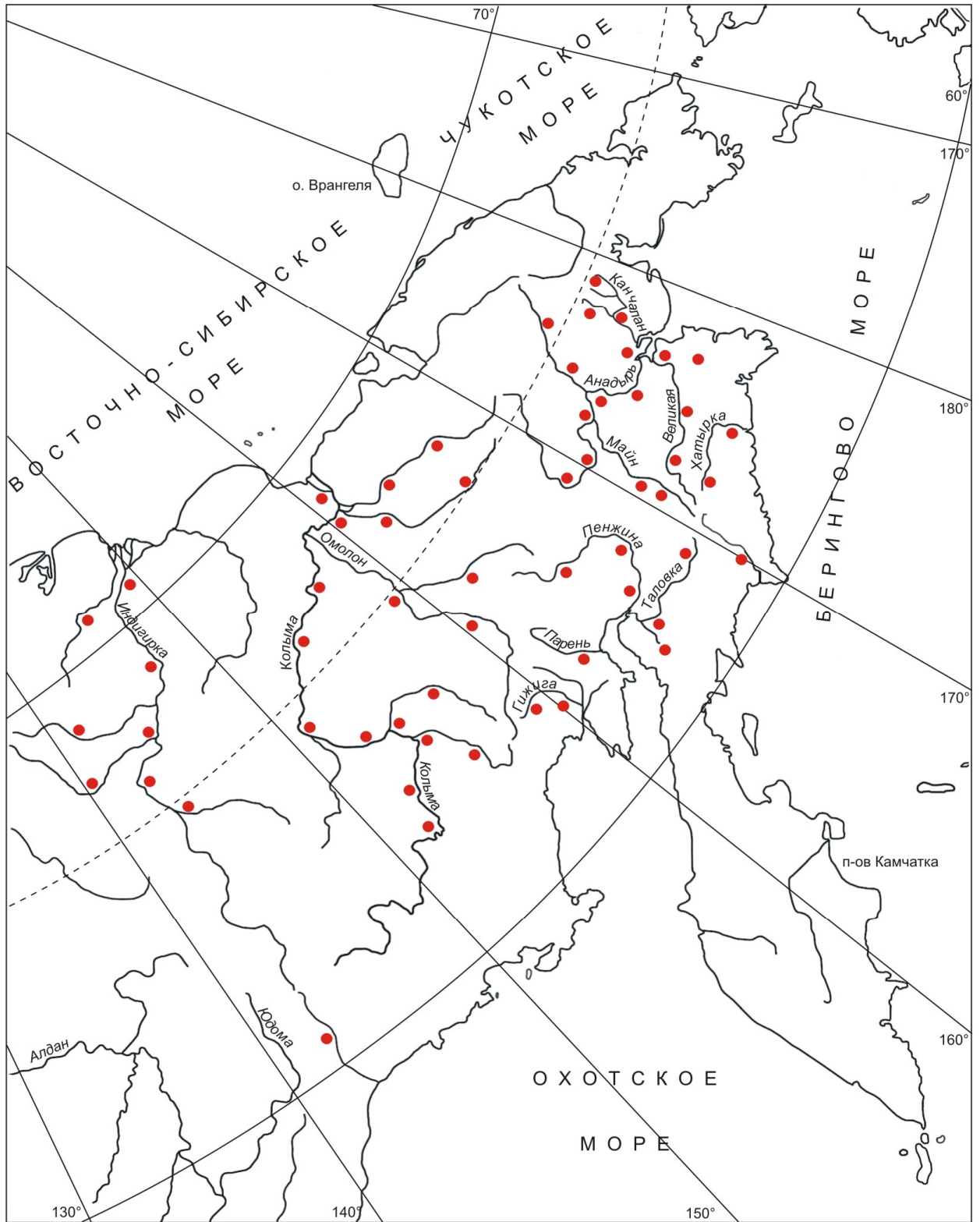


Рисунок 3.1 – Распространение щуки в водоёмах Северо-Востока России

На протяжении всего ареала щука обычно избегает быстрого течения и предпочитает спокойные участки рек, многочисленные старицы, пойменные протоки и озёра. В речных бассейнах Северо-Востока, удовлетворяющим её условиям, места обитания обычно располагаются в среднем и нижнем течении крупных рек, где русло, зачастую петляя, образует густую сеть меандрирующих протоков и соединяющихся между собой пойменных озёр. В подобных участках водотока численность щуки может достигать очень высоких значений.

На Чукотке примерами типичных для щуки местами обитания выступают водоёмы Марковской впадины (среднее течение р. Анадырь) и Анадырской низменности (оз. Красное, нижние участки рек Анадырь, Канчалан и Великая); на северо-западе Камчатки – оз. Таловское; среднее и нижнее (Колымская низменность) течение р. Колыма и её основных притоков – в центральных районах Северо-Востока России.

Как правило, в занимаемом щукой биотопе проходит весь жизненный цикл вида. Она не совершает значительных нерестовых миграций, её кормовые угодья обычно расположены недалеко от мест нереста и зимовки. Все это способствует малоподвижному, оседлому образу жизни (Кириллов, 1972; Вышегородцев, 2000; Черешнев, 2008). Об оседлости вида также может свидетельствовать факт медленного восстановления численности отдельных локальных популяций после прекращения многолетнего промысла в этом районе. С другой стороны, несмотря на свой оседлый образ жизни, в пределах своей территории щука передвигается достаточно активно. По-видимому, это связано с изменениями времени года, гидрологических условий, содержания кислорода и главным образом с перемещениями предполагаемой добычи. Например, в осеннее время с началом сезонных паводков щука массово смещается к устьям многочисленных ручьёв, мелких речек и протоков, соединяющих пойменные озёра с рекой, где усиленно питается мигрирующими из озёр на нерест или зимовку сиговыми и другими рыбами. Кроме того, в

среднем течении Анадыря часть щук проходит вверх по течению, вслед за поднимающимися на нерест ряпушкой и другими сига́ми. Щук, в желудках которых были обнаружены сига́, ловили осенью в районе пос. Марково в тех местах, где она весной и летом не встречается, и могла быть обнаружена только в 20-30 км ниже по течению, в пойме Марковской впадины (Черешнев, 2008; собственные наблюдения).

Подобный образ жизни и отсутствие продолжительных миграций, а также медленное восстановление численности после интенсивного промысла могут указывать на то, что стадо крупной реки, вероятно, состоит из локальных популяций конкретных местообитаний щуки (Кириллов, 1972). Аналогичное мнение высказывал также И.А. Черешнев (1992, 1996), отмечая наличие морфологических и биологических различий между отдельными популяциями щуки даже из близкорасположенных, но различающихся своими гидрологическими и трофическими условиями водоёмов. Например, он отмечал, что щука из рек Анадырь, Пенжина и Хатырка отличается от щуки Колымо-Индигирского междуречья, и в то же время анадырская и пенжинская популяции более близки друг к другу, чем каждая из них к хатырской (Черешнев, 1992). В нашей работе мы придерживаемся мнения И.А. Черешнева о популяционной структуре щуки на Северо-Востоке России, суть которой заключается в том, что в крупном водоёме или его притоке присутствует своя группировка вида.

Глава 4. РАЗМЕРНАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА

В р. Анадырь (район Марковской впадины) в разные годы наблюдений средние и предельные размеры тела щуки в уловах варьировали в очень широких пределах (Таблица 4.1). Объединённая выборка 70^{-x} годов прошлого столетия включала рыб с длиной тела от 42,8 до 119,0 см, в среднем 75,5 см. Колебания массы тела щук проходили в диапазоне от 0,55 до 9,25 кг, а среднее значение показателя по выборке составило 3,28 кг. В дальнейшем, сводные уловы 1984-1985 гг. показали статистически значимое ($p < 0,001$) уменьшение средних размеров пойманных рыб на фоне слабого снижения максимальных значений параметров тела: средняя длина тела снизилась до 59,5 (колебания от 28,0 до 113,0) см, а средняя масса – до 1,80 кг, при разбросе показателя от 0,17 до 9,00 кг (Грунин, 2005а, 2014). Иными словами, несмотря на уменьшение средних размеров тела рыб в выборке, в уловах продолжали изредка встречаться особо крупные щуки.

Анализ размерной структуры уловов из р. Анадырь в 1993 г. показал улучшение состояния популяции в отношении размеров модальной группировки. Несмотря на продолжающуюся с конца 70^{-x} годов тенденцию уменьшения предельных размеров тела, средние показатели длины и массы рыб в выборке всё же увеличились по сравнению с результатами наблюдений в предыдущем десятилетии (различия достоверны при $p < 0,01$). Так, средняя длина тела пойманных щук составила 61,8 см, при варьировании параметра от 43,2 до 90,0 см, аналогичная картина отмечена в отношении массы – 1,99 (0,64-6,80) кг (Грунин, 2014). В последние годы (начиная с 2002 г.) наблюдается постепенное увеличение как средних, так и максимальных значений размеров тела рыб в уловах, приближаясь к аналогичным показателям выборки 70^{-x} годов прошлого столетия. Так, в объединённой выборке 2002-2013 гг. колебания

длины тела составили от 22,5 до 111,5 (в среднем 66,8) см, массы тела – от 0,06 до 10,36 (в среднем 2,51) кг (Грунин, 2005а, 2014).

Таблица 4.1 – Пределы варьирования и средние значения размерно-весовых показателей щуки в уловах из Марковской впадины

Место сбора, период лова	Длина тела, см	Масса тела, кг	Экз.
р. Анадырь, 1971-1977 гг.	42,8-119,0 (75,5±0,9)	0,55-9,25 (3,28±0,12)	215
р. Анадырь, 1984-1985 гг.	28,0-113,0 (59,5±0,6)	0,17-9,00 (1,80±0,07)	379
р. Анадырь, 1993 г.	43,2-90,0 (61,8±0,6)	0,64-6,80 (1,99±0,07)	233
р. Анадырь, 2002-2013 гг.	22,5-111,5 (66,8±0,3)	0,06-10,36 (2,51±0,03)	2001
р. Майн, 1970 г.	55,0-108,0 (77,8±2,5)	1,20-9,25 (3,48±0,37)	23
р. Майн, 1984-1987 гг.	43,2-102,0 (63,9±0,8)	0,57-8,73 (2,17±0,12)	135
р. Майн, 1994 г.	48,0-71,0 (58,1±0,7)	0,84-2,63 (1,46±0,05)	64
р. Майн, 2008-2010 гг.	56,0-120,0 (79,3±1,8)	1,30-12,25 (4,14±0,29)	75
оз. Майоровское, 1976 г.	42,7-99,6 (70,9±1,2)	0,90-6,08 (2,49±0,13)	61
оз. Майоровское, 1987 г.	29,0-81,0 (64,1±1,2)	0,20-4,25 (2,13±0,09)	63
оз. Майоровское, 2008 г.	40,5-81,5 (63,9±1,0)	0,58-3,94 (1,94±0,09)	72

Примечание: Даны пределы варьирования показателя, в скобках – средняя арифметическая параметра и её ошибка.

Сходная картина изменений размерного состава с течением времени отмечена в сборах из других водоёмов Марковской впадины – р. Майн и оз. Майоровское. Анализ уловов щуки из р. Майн в 1970 г. показал высокие предельные и средние размеры тела, которые сопоставимы с аналогичными данными по выборке из р. Анадырь 70^х годов (Таблица 4.1). Длина пойманных майнских щук достигала 108,0 см, масса – 9,25 кг, при средних значениях по выборке 77,8 см и 3,48 кг. В последующие годы мониторинга, отмечены статистически значимые (при $p < 0,001$) негативные изменения в размерной структуре. В уловах 1984-1987 гг. в Майне средние (максимальные) показатели длины и массы рыб снизились до 63,9 (102,0) см и 2,17 (8,73) кг (Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008). В сборах 1994 г. динамика не изменилась – средние (предельные) размеры пойманных особей составляли 58,1 (71,0) см и 1,46 (2,63) кг. В последние годы (как и в уловах тех же лет из р. Анадырь) в р.

Майн вновь были отмечены случаи поимки рекордных по размерам щук: отдельные особи достигали 120,0 см и 12,25 кг. Средние значения длины и массы тела рыб в целом по выборке 2008-2010 гг. также выросли и составили 79,3 см и 4,14 кг соответственно (что с высокой степенью достоверности больше аналогичных показателей по объединённой выборке 2002-2013 гг. из р. Анадырь).

Предельные и средние размеры щуки из оз. Майоровское (сбор 1976 г.) несколько ниже (различия достоверны при $p < 0,05$), чем в реках Анадырь и Майн в этот же период наблюдений (Таблица 4.1). Длина пойманных рыб варьировала от 42,7 до 99,6 см (в среднем – 70,9 см), масса тела – от 0,90 до 6,08 кг (в среднем – 2,49 кг). Уловы 1987 г. показали снижение показателей размерной структуры выборки: длина щук колебалась от 29,0 до 81,0 см, масса – от 0,20 до 4,25 кг (Таблица 4.1). Средние показатели размеров тела по выборке, по сравнению с ранее полученными данными из этого водоёма, снизились до 64,1 см и 2,13 кг. В 2008 г. уловы из оз. Майоровское показали, что предельные и средние значения размеров тела по выборке, по сравнению с данными за 1987 г. практически не изменились (Таблица 4.1). Максимальные размеры тела майоровских щук, пойманных в 2008 г. составляли 81,5 см и 3,94 кг, а в среднем по выборке – 63,9 см и 1,94 кг (Грунин, 2009б).

Как показывает анализ взятых в 1986 г. выборок щуки из других рассматриваемых нами крупных водотоков и озёр Анадырского бассейна (реки Канчалан и Великая, а также оз. Красное) размерный состав уловов существенно отличается (различия по длине и массе статистически значимы при $p < 0,01$) при сравнении с аналогичными данными по выборкам тех же лет из водоёмов акватории Марковской впадины. Так, средние размеры тела канчаланской щуки из выборки 1986 г. составили 56,9 см и 1,46 кг, при варьировании длины от 40,2 до 91,5 см и массы – от 0,50 до 5,80 кг (Таблица 4.2). Сходный размерный состав отмечен в выборке из р. Великая в того же

(1986) года. Длина выловленных здесь щук не превышала 87,0 см, а масса была не более 4,90 кг (Таблица 4.2). Средние размеры рыб в выборке составили 55,9 см и 1,48 кг (Грунин, 2003). Уловы последних лет на р. Великая (сборы в 2009 г.) показали снижение размерно-весовых характеристик пойманных рыб. В этот период времени длина щук изменялась от 36,0 до 73,5 см, в среднем составила 55,9 см, масса тела – от 0,09 до 4,90 кг, в среднем – 1,48 кг. Выборка из оз. Красное за 1986 г. включала рыб с длиной тела от 16,7 до 79,2 см, среднее значение показателя по выборке составило 47,9 см; масса тела изменялась от 0,03 до 3,96 кг, в среднем – 0,94 кг, (Таблица 4.2) (Грунин, 2003). Сопоставляя полученные данные по размерной структуре уловов 80^{-х} годов из водоёмов Анадырского бассейна, можно сказать, что красненская щука отличается наименьшими размерами тела.

Таблица 4.2 – Пределы варьирования и средние значения размерно-весовых показателей щуки в уловах из некоторых водоёмов Анадырского бассейна

Место сбора, год лова	Длина тела, см	Масса тела, кг	Экз.
р. Канчалан, 1986 г.	40,2-91,5 (56,9±0,6)	0,50-5,80 (1,46±0,06)	166
р. Великая, 1986 г.	23,5-87,0 (55,9±0,9)	0,09-4,90 (1,48±0,07)	203
р. Великая, 2009 г.	36,0-73,5 (53,5±0,8)	0,51-3,42 (1,23±0,06)	65
оз. Красное, 1986 г.	16,7-79,2 (47,9±1,6)	0,03-3,96 (0,94±0,10)	68

Примечание: Даны пределы варьирования показателя, в скобках – средняя арифметическая параметра и её ошибка.

В р. Хатырка (басс. Берингова моря) щука отмечена с длиной тела от 46,5 до 78,5 см и массой от 0,94 до 3,90 кг, а средние размеры тела в улове составили 61,9 см и 1,99 кг соответственно (Таблица 4.3). Сопоставляя данные уловов из р. Хатырка и из водоёмов рек Анадырского бассейна в те же годы наблюдений, можно отметить, что предельные размеры тела хатырской щуки уступают последним. В то же время, средние по выборке значения длины и массы тела щуки р. Хатырка сопоставимы с аналогичными показателями уловов из среднего течения р. Анадырь и других водоёмов Марковской

впадины и достоверно больше (при $p < 0,001$) при сравнении с выборками из рек Канчалан и Великая, а также оз. Красное. С другой стороны, подобные сходства и различия могут быть обусловлены малым объёмом (44 экземпляра) исследуемой выборки р. Хатырка.

В реках Охотского моря – Пенжина и Гижига, а также озёрах Пареньское и Таловское в 70-90^х годах прошлого столетия были собраны относительно небольшие по объёму разовые пробы материала. Щука, пойманная в р. Пенжина имела длину тела от 29,0 до 84,0 см (среднее значение показателя по выборке составило 52,8 см) и массу от 0,18 до 4,70 кг (среднее значение показателя – 1,51 кг) (Таблица 4.3). Уловы щуки в р. Гижига показали, что размеры пойманных рыб варьировали в достаточно широких пределах: длина тела колебалась от 22,1 до 93,0 см, масса тела – от 0,09 до 5,20 кг. Однако, несмотря на бóльший размерный ряд, по сравнению с пенжинской популяцией, средние размеры тела гижигинской популяции несколько меньше (хотя достоверность различий не подтверждена): среднее значение длины тела по выборке составило 48,6 см, а массы тела – 1,17 кг (Грунин, 2003).

Таблица 4.3 – Пределы варьирования и средние значения размерно-весовых показателей щуки из выборок других водоёмов Северо-Востока России

Место сбора, год лова	Длина тела, см	Масса тела, кг	Экз.
р. Хатырка, 1987 г.	46,5-78,5 (61,9±0,9)	0,94-3,90 (1,99±0,11)	44
р. Пенжина, 1975 г.	29,0-84,0 (52,8±2,0)	0,18-4,70 (1,51±0,18)	46
р. Гижига, 1983 г.	22,1-93,0 (48,6±1,2)	0,09-5,20 (1,17±0,08)	88
р. Колыма, 2004 г.	24,3-90,0 (51,3±0,9)	0,11-5,20 (1,13±0,06)	169
оз. Таловское, 1990 г.	26,4-111,0 (65,6±1,1)	0,18-12,30 (2,59±0,14)	223
оз. Пареньское, 1985 г.	23,3-61,7 (49,6±0,7)	0,14-2,00 (1,09±0,03)	100

Примечание: Даны пределы варьирования показателя, в скобках – средняя арифметическая параметра и её ошибка.

Различия в размерном составе уловов наблюдаются и в популяциях щуки из озёр бассейна Охотского моря. Уловы в 1990 г. из оз. Таловское были

представлены щукой, длина тела которых варьировала от 26,4 до 111,0 см и в среднем по выборке составила 65,6 см. Масса тела таловской щуки колебалась от 0,18 до 12,30 кг, при среднем значении параметра – 2,59 кг (Таблица 4.3). В отличие от таловской щуки, пареньская была мельче, её размеры тела варьировали от 23,3 до 61,7 (в среднем 49,6) см, масса тела колебалась от 0,14 до 2,00 (в среднем 1,09) кг (Грунин, 2003).

Сравнительный анализ уловов щуки из водоёмов бассейна Охотского моря показал, что популяция оз. Таловское выделяется на фоне остальных трёх выборок, благодаря сильной вариабельности показателей длины и массы тела пойманных рыб, а также высоким средним значениям размеров тела в выборке. Кроме того, размерная структура таловской выборки имеет схожий характер с показателями уловов из Марковской впадины.

По данным А.Ф. Кириллова (2002) в начале 90^{-х} годов прошлого столетия в среднем течении р. Колыма ловилась щука с длиной тела до конца чешуйного покрова не более 61,0 см и массы – 1,90 кг. Сборы из р. Буюнда (бассейн средней Колымы) в 2004 г. были представлены особями длиной 24,3-90,0 см, масса – 0,11-5,20 кг; в среднем по выборке, данные показатели, соответственно, составили 51,3 см и 1,13 кг (Таблица 4.3).

Возрастная структура уловов щуки в среднем течении р. Анадырь, как и их размерный состав, варьирует в разные годы наблюдений. Необходимо отметить, что изменение заключалось не только в количестве входящих групп, но и в возрасте модальной группировки каждой из выборок (Рисунок 4.1). Так, выборка 1971-1977 гг. были представлены особями 4+...18+ лет, доминирующее положение занимали рыбы в возрасте 8+...10+ лет (51,9%) (Грунин, 2005а, 2014). Сборы 80^{-х} годов прошлого столетия, по сравнению с предыдущими и последующими годами наблюдений, насчитывали самое большое количество возрастных групп – 18 и максимально возможный возраст рыб – 21+ лет (Рисунок 4.1).

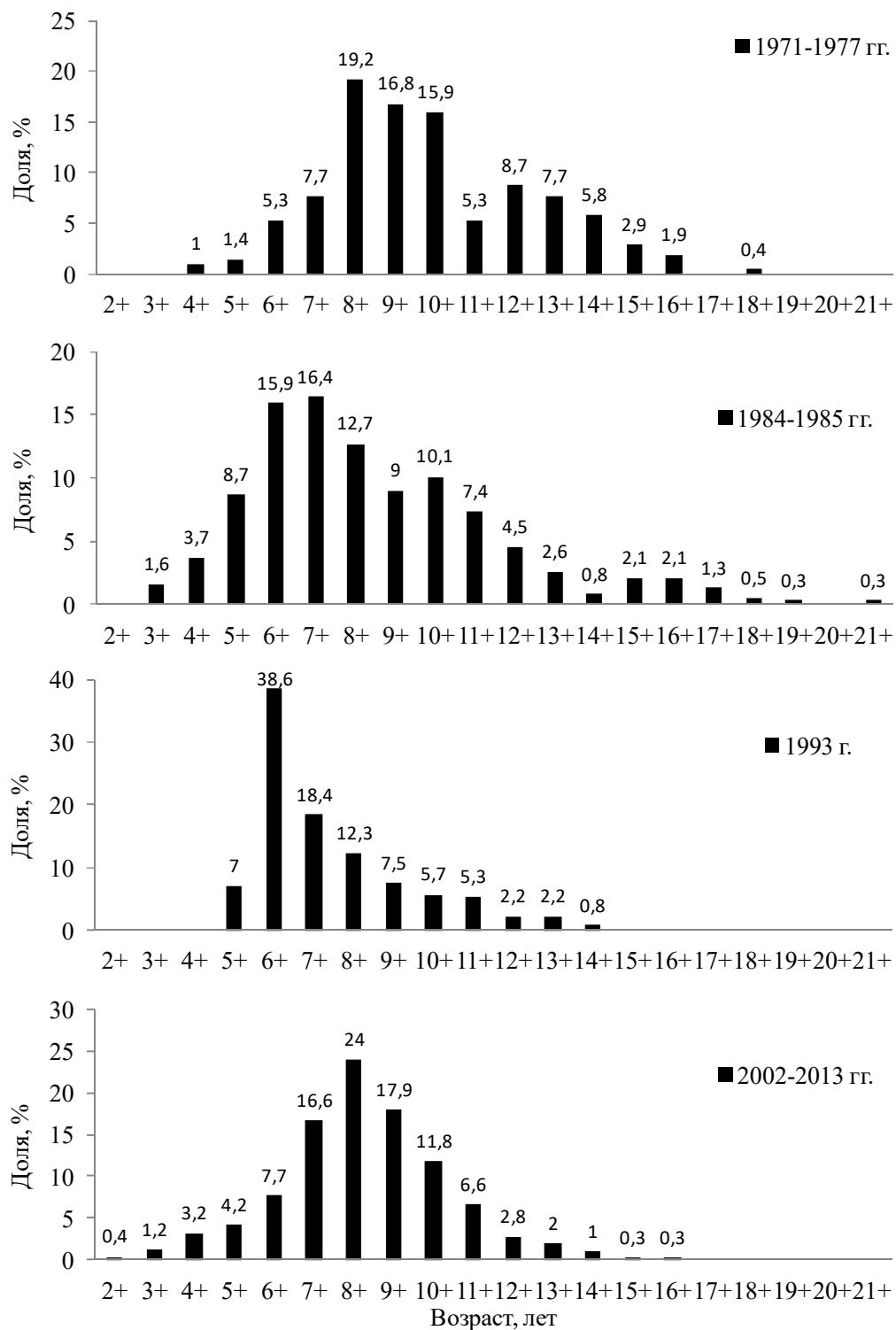


Рисунок 4.1 – Возрастной состав уловов щуки в среднем течении р. Анадырь

Однако, несмотря на это, возраст значительной части пойманных рыб укладывался в диапазон 6+...8+ лет (45,0%). С начала 90^{-х} годов картина изменилась за счет выпадения рыб старшего возраста. В основном, в уловах в

этот период преобладали особи 6+...7+ лет, доля которых составила 57,0%, при варьировании возраста от 5+ до 14+ лет (Грунин, 2005а, 2014).

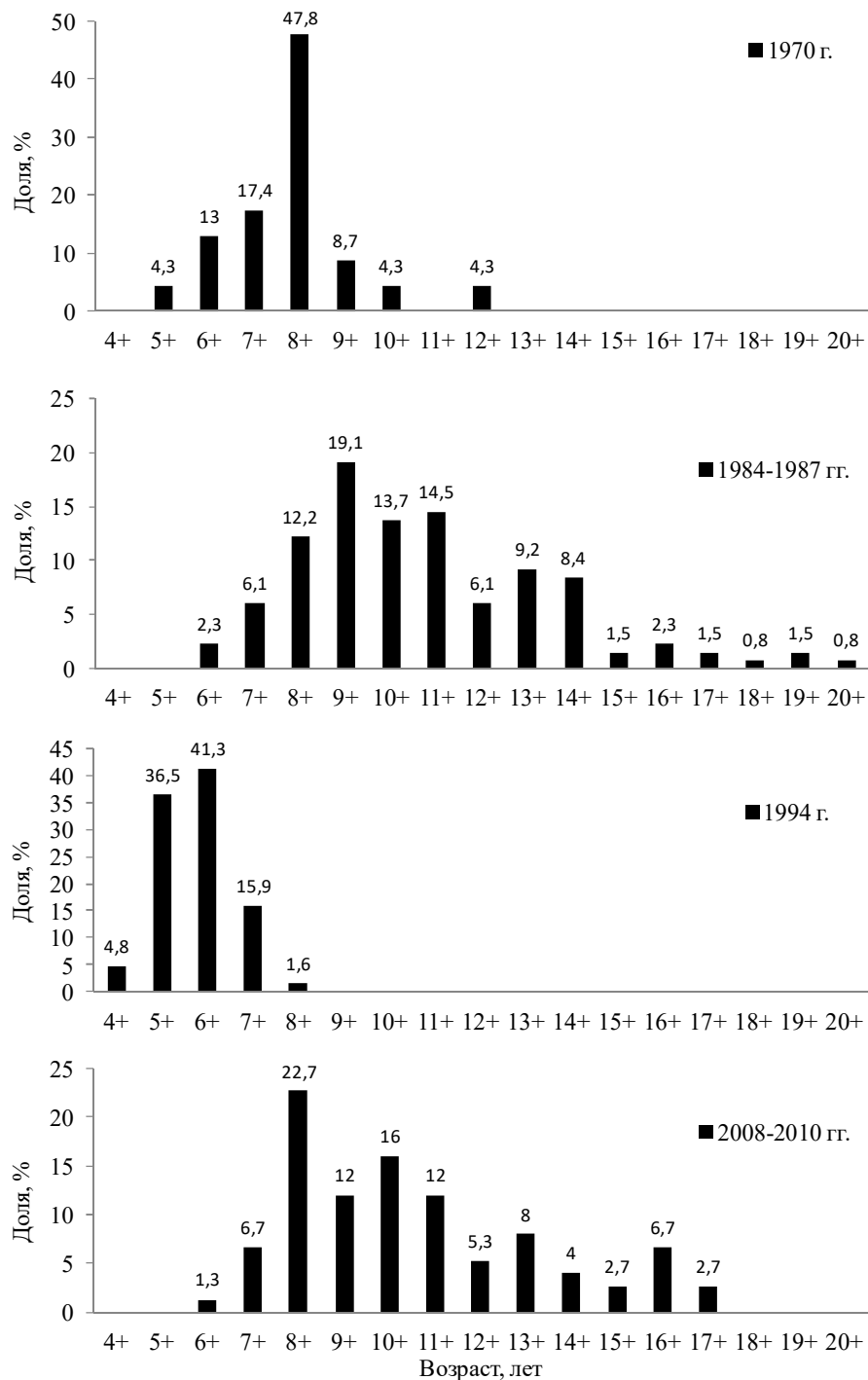


Рисунок 4.2 – Возрастной состав уловов щуки в р. Майн

При изучении объединённой выборки щуки за последние (2002-2013 гг.) годы из рассматриваемого района нами отмечено увеличение предельного возраста (до 16+), а также среднего возраста большинства (58,5%) пойманных рыб – 7+...9+ лет по сравнению со сборами 1993 г. (Грунин, 2014).

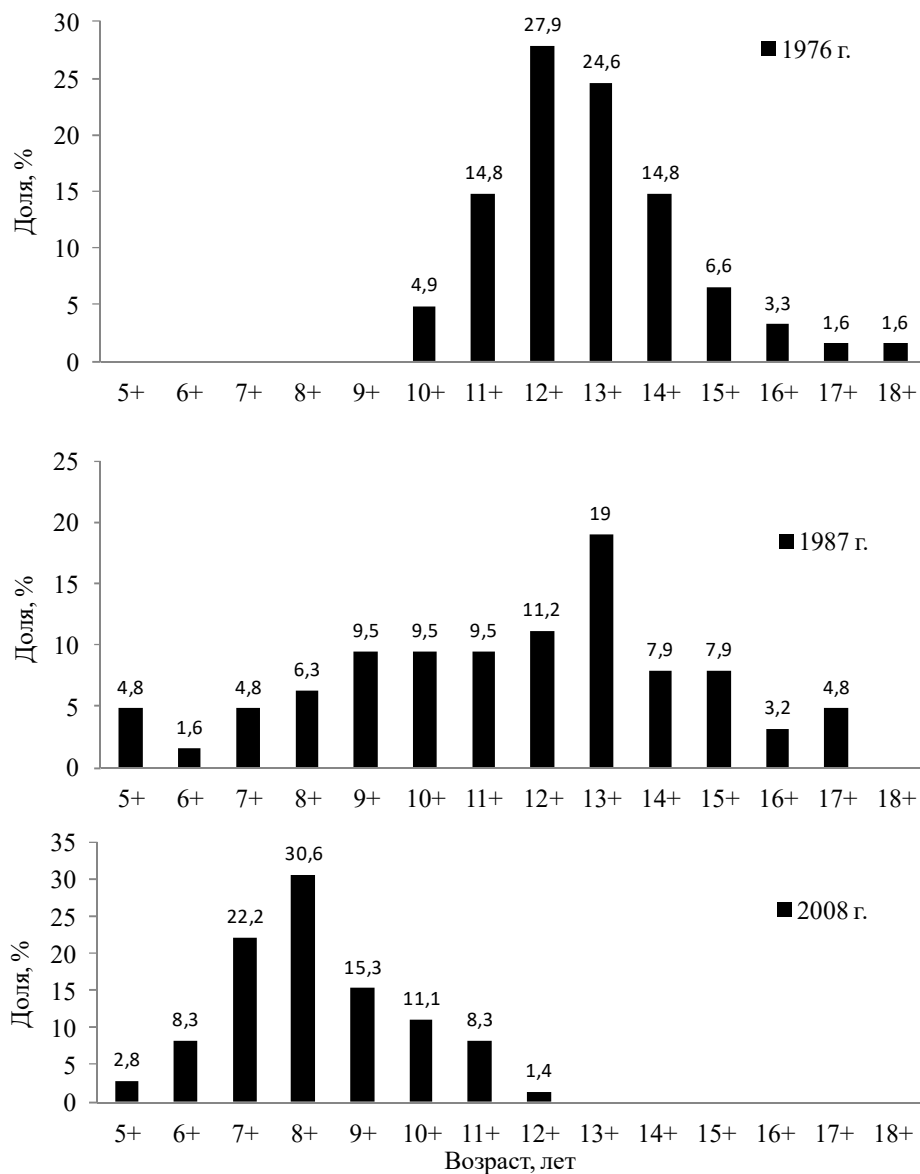


Рисунок 4.3 – Возрастной состав уловов щуки в оз. Майоровское

Анализ уловов щуки из р. Майн в 1970 г. показал, что предельный возраст рыб в уловах составил 12+ лет, но для большинства (78,2%) возраст не превышал 6+...8+ лет (Рисунок 4.2). Значительная часть пойманных в 1980^х

годах майнских рыб была в возрасте 9+...11+ лет (47,3%), всего в выборке отмечено 15 возрастных групп – от 6+ до 20+ лет. В первой половине 90^х годов прошлого столетия возрастной состав вылова значительно сократился и предельный возраст щуки не превышал 8+ лет. При этом выборка из р. Майн состояла всего из 5 возрастных групп, и преобладали рыбы 5+...6+ лет (77,8%) (Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008). В 2000^е годы (как и в выборке из среднего течения р. Анадырь тех же лет) в р. Майн преимущественно ловилась щука 8+...11+ лет, при разбросе возрастных групп от 6+ до 17+ лет (Рисунок 4.2).

Несмотря на то, что предельные и средние размеры щуки из оз. Майоровское (сбор 1976 г.) были несколько ниже аналогичных показателей из выборок междуречья Анадыря и Майна тех лет, возрастной состав был представлен преимущественно старшевозрастными особями (Рисунок 4.3). При наличии среди пойманных рыб возрастных групп от 10+ до 18+ лет, значительную часть улова (82,1%) представляла группировка 11+...14+ лет. В 1987 г., по сравнению с предыдущим периодом, возраст пойманных в озере рыб, составляющих основу вылова, снизился до 9+...13+ лет (58,7%), а всего было отмечено 13 возрастных групп – от 5+ до 17+ лет (Рисунок 4.3). В выборке 2008 г. из оз. Майоровское отмечено снижение возраста рыб, которые образуют основу вылова (Рисунок 4.3). Всего в уловах насчитывалось 8 возрастных групп, но наиболее часто встречались рыбы 5+...7+ лет, доля которых составила около 42% (Грунин, 2009б). По-видимому, отмеченное омоложение доминирующей группировки и уменьшение предельного возраста рыб в выборке произошло не вследствие влияния каких-либо негативных факторов среды, а в силу селективности орудий лова. Об отсутствии ухудшения состояния группировки щуки оз. Майоровское косвенно свидетельствует и размерная структура уловов, которая практически не изменилась по сравнению с выборкой 1987 г.

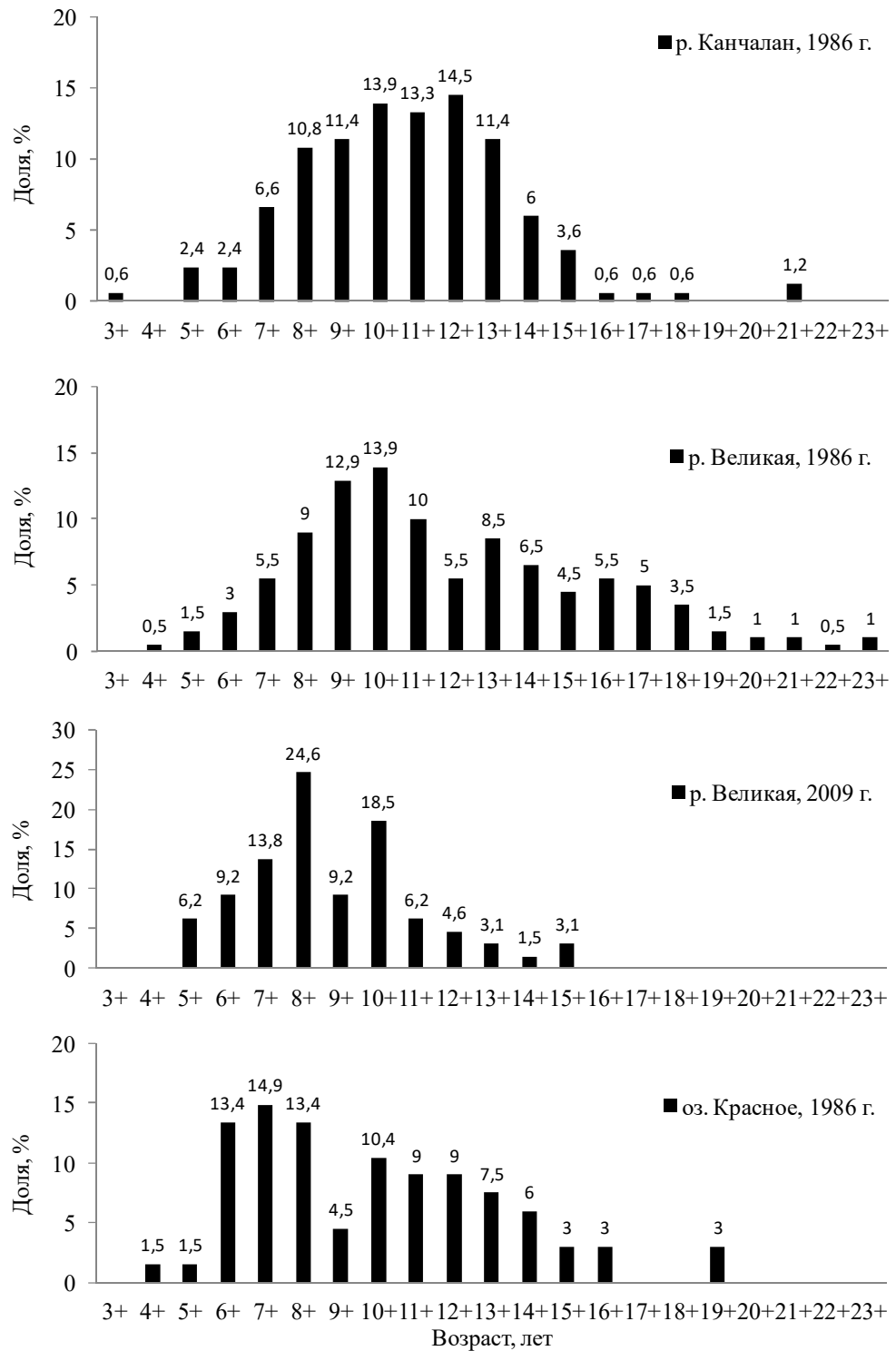


Рисунок 4.4 – Возрастной состав уловов щуки из водоёмов Анадырского бассейна

Анализ возрастного состава уловов щуки собранных в 1986 г. из рек Канчалан и Великая, а также оз. Красное показал существенное отличие в

сравнении с аналогичными данными по выборкам тех же лет из водоёмов акватории Марковской впадины. Вылов из р. Канчалан включал 16 возрастных групп – от 3+ до 21+ лет (при отсутствии 4+, 19+ и 20+) (Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008). Распределение рыб по возрасту в выборке плавное, без резко выраженного преобладания отдельных групп, но с некоторой натяжкой можно вычленить модальную группировку, в состав которой входят рыбы 10+...12+ лет (41,7%) (Рисунок 4.4).

Возрастная структура уловов щуки в р. Великая по сравнению со сборами из прочих водоёмов Северо-Востока России отличается наибольшим количеством возрастных групп, а также максимальным возрастом рыб (Рисунок 4.4). Распределение особей по возрастным группам, также как и в уловах канчаланской щуки в аналогичный период наблюдений, равномерное. Всего в выборке было отмечено 20 групп, возраст пойманной щуки колебался от 4+ до 23+ лет, в уловах чаще встречались особи 9+...11+ лет (36,8%) (Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008). Сборы 2009 г. на р. Великая показали уменьшение количества возрастных групп и снижение максимального возраста рыб. В целом по выборке, возраст особей варьировал от 5+ до 15+ лет, но более 66% пойманных рыб имели 7+...10+ лет. Выборка из оз. Красное за 1986 г. включала рыб в возрасте 3+...15+ и 19+ лет. Всего в уловах встречались представители 14 возрастных групп, при этом около 42% от общего числа пойманных особей занимала группировка 5+...7+-летних щук (Рисунок 4.4).

В р. Хатырка основу вылова составили рыбы от 7+ до 9+ лет (65,8%), всего в рассматриваемой выборке представлено 8 возрастных групп – 5+...12+ лет (Рисунок 4.5). В реках Охотского моря – Пенжина и Гижига, а также озёрах Пареньское и Таловское в 70-90^x годах прошлого столетия были собраны относительно небольшие по объёму разовые пробы материала (Рисунок 4.5).

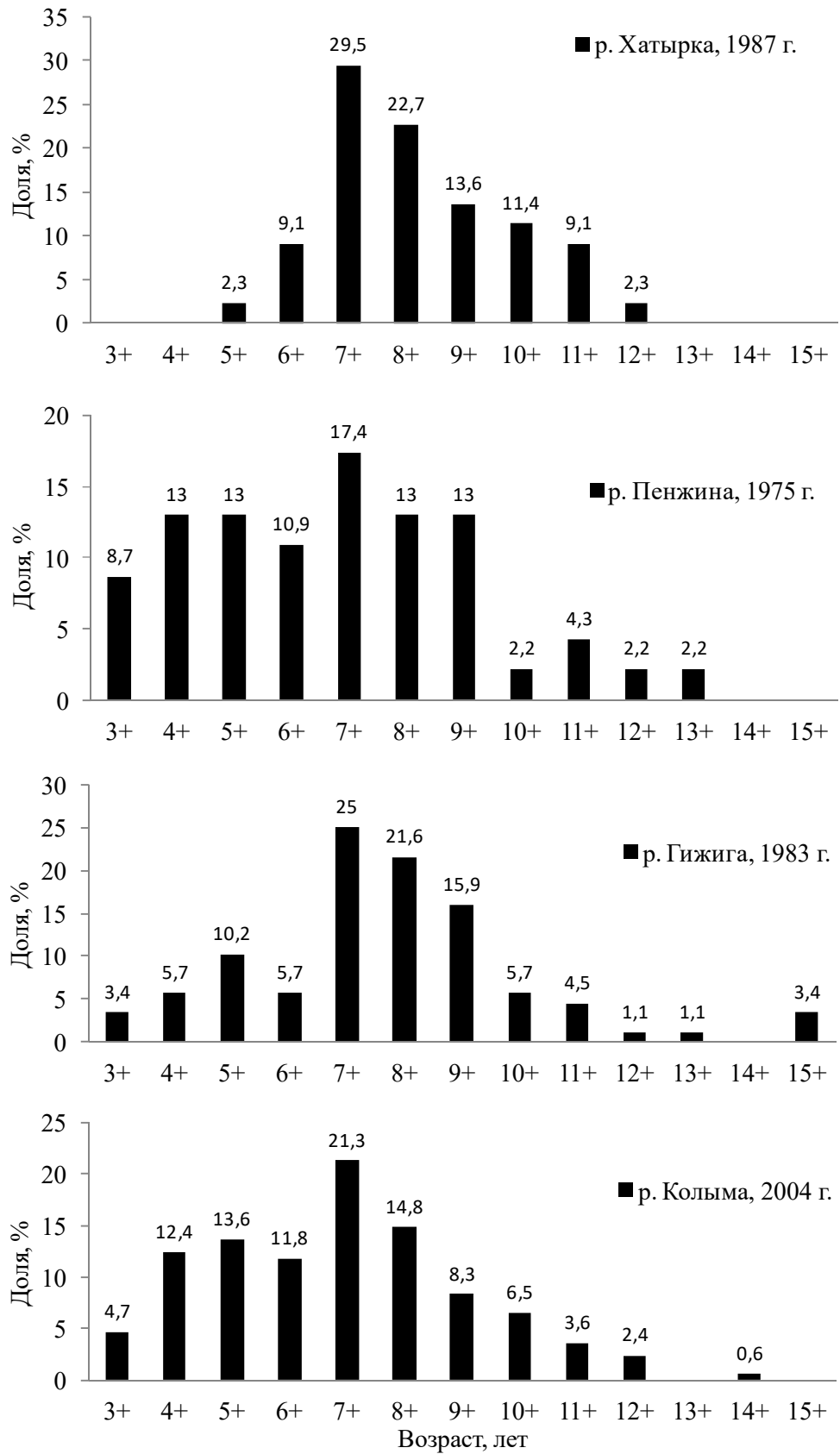


Рисунок 4.5 – Возрастной состав уловов щуки из рек Северо-Востока России

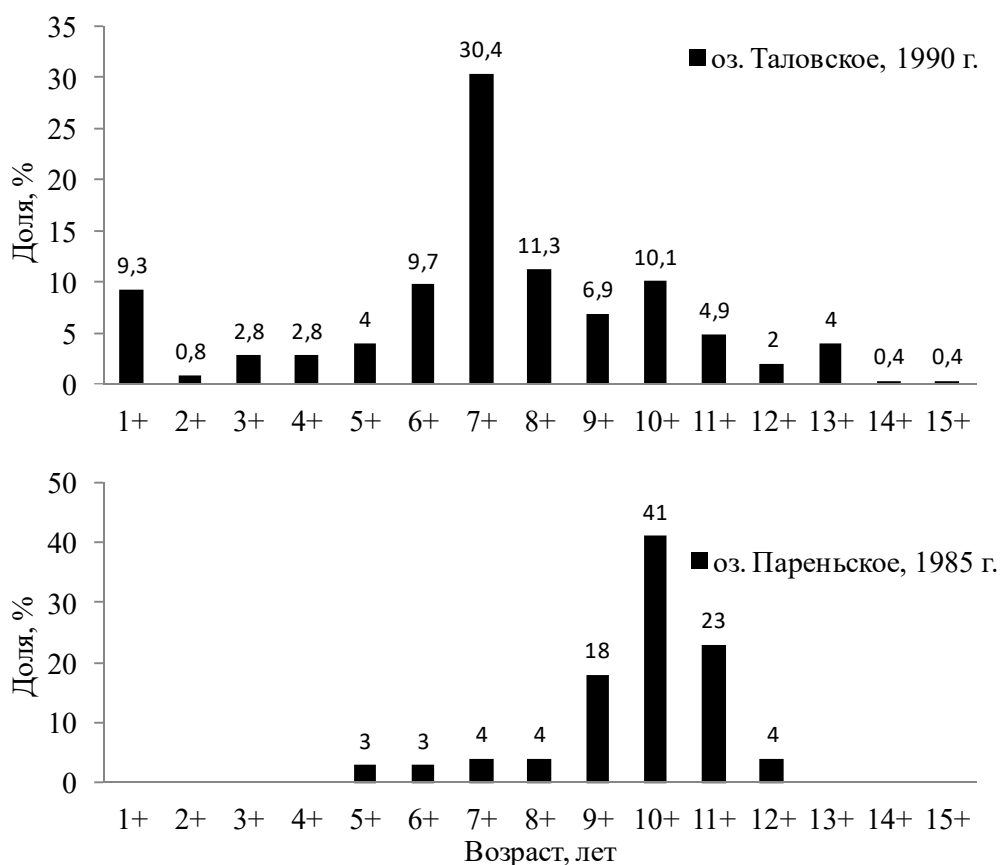


Рисунок 4.6 – Возрастной состав уловов щуки из озёр Северо-Востока России

Щука, пойманная в р. Пенжина была в возрасте от 3+ до 13+ лет (всего 11 возрастных групп). Из-за небольшого числа пойманных особей (всего 46 экз.) преобладающую группировку по возрасту вычленить было сложно: рыбы 7+ лет составляют 17,4%, возрастные группы 4+, 5+, 8+ и 9+ лет – по 13,0% (Рисунок 4.5). Уловы щуки в р. Гижига, в отличие от пенжинской выборки, большего объёма и включают 88 экземпляров, однако, диапазон возрастных групп и возраст большинства рыб обеих рек в целом совпадают. Гижигинская выборка представлена 12 возрастными группами – 3+...13+ и 15+ лет, основу популяции (62,5%) составили особи 7+...9+ лет (Рисунок 4.5) (Грунин, 2003).

Разница в возрастной структуре уловов отмечена также в популяциях щуки из озёр бассейна Охотского моря. Выборка щуки из оз. Таловское

включала 15 возрастных групп – 1+...15+ лет, однако, рыбы 7+ и 8+ лет составили её значительную часть (41,7%) (Рисунок 4.6). В отличие от щуки оз. Таловское, пареньская щука была представлена всего 8 возрастными группами – от 5+ до 12+ лет, но чаще всего (82,0%) в уловах встречались особи 9+...11+ лет (Рисунок 4.6) (Грунин, 2003).

Сравнительный анализ сборов щуки из рек и озёр бассейна Охотского моря показал, что популяция оз. Таловское отличается от остальных трёх остальных выборок более широким возрастным рядом. Возрастная, как и размерная, структура таловской выборки сходна с показателями уловов в Марковской впадине.

В среднем течении р. Колыма в начале 90^{-х} годов прошлого столетия ловилась щука 2+...8+ лет (из них 80,0% – 4+...6+ лет) (Кириллов, 2002). Наши сборы из р. Буюнда (бассейн средней Колымы) в 2004 г. были представлены особями 3+...12+ и 14+ лет (всего насчитывалось 11 возрастных групп), но чаще (36,1%) ловили рыб 7+...8+ лет (Рисунок 4.5). Таким образом, уловы колымской щуки по своей возрастной (и размерной) структуре сходны с выборками щуки из большинства рек Северо-Востока России (Пенжина, Гижига, Хатырка, Великая).

Рассматривая размерно-возрастную структуру уловов щуки из исследуемых водоёмов Северо-Востока России, мы отметили, что такие показатели, как средние и максимальные размеры тела, а также предельный возраст у самцов и самок из разных мест и времени сбора могут существенно различаться (Таблица 4.8). Как правило, во многих выборках самки по возрасту, длине и массе тела значительно превосходили самцов. Отчётливо данная закономерность проявляется в уловах из р. Анадырь, Канчалан, Гижига и Колыма, а также из озёр Красное и Таловское.

Таблица 4.8 – Максимальные размеры тела и предельный возраст самцов и самок щуки в уловах из водоёмов Северо-Востока России

Место сбора, период лова	Самцы			Самки		
	Длина, см	Масса, кг	Возраст, лет	Длина, см	Масса, кг	Возраст, лет
р. Анадырь, 1971-1977 гг.	91,0	5,50	13+	119,0	9,25	18+
р. Анадырь, 1984-1985 гг.	91,8	7,20	16+	113,0	9,00	21+
р. Анадырь, 1993 г.	79,0	4,00	12+	90,0	6,80	14+
р. Анадырь, 2002-2013 гг.	89,0	5,69	13+	111,5	10,36	16+
р. Майн, 1970 г.	86,7	4,75	8+	108,0	9,25	12+
р. Майн, 1984-1987 гг.	88,2	6,49	19+	102,0	8,73	20+
р. Майн, 1994 г.	71,0	2,40	8+	70,5	2,63	7+
р. Майн, 2008-2010 гг.	83,0	5,07	11+	120,0	12,25	17+
оз. Майоровское, 1976 г.	77,0	3,52	15+	99,6	6,08	18+
оз. Майоровское, 1987 г.	73,6	3,13	17+	81,0	4,25	17+
оз. Майоровское, 2008 г.	77,0	3,34	12+	81,5	3,94	11+
р. Канчалан, 1986 г.	82,5	4,00	15+	91,5	5,80	21+
р. Великая, 1986 г.	83,5	4,90	20+	87,0	4,85	23+
р. Великая, 2009 г.	67,0	2,14	15+	73,5	3,42	15+
оз. Красное, 1986 г.	62,5	2,02	15+	79,2	3,96	19+
р. Хатырка, 1987 г.	74,2	3,80	11+	78,5	3,90	12+
р. Пенжина, 1975 г.	78,0	3,90	12+	84,0	4,70	13+
р. Гижига, 1983 г.	65,5	2,82	11+	93,0	5,20	15+
р. Колыма, 2004 г.	75,0	3,12	12+	90,0	5,20	14+
оз. Таловское, 1990 г.	102,5	8,20	11+	111,0	12,30	15+
оз. Пареньское, 1985 г.	56,9	1,34	12+	61,7	2,00	12+

Многие авторы также отмечали для популяций из других районов ареала щуки преимущество самок по предельному возрасту и максимальным размерам тела (Скрябин, 1977; Суханова, 1979; Биология щуки..., 1980; Первозванский, 1992; Столяров, 1997; Госькова, 2007; Полякова, 2007; Roche, 1999).

В других выборках, например, из рек Майн (уловы 1994 г.) и Великая (уловы 2009 г.), озёр Майоровское (уловы 1987 и 2008 гг.) и Пареньское разница в максимальном возрасте самок и самцов исчезает и, даже, может наблюдаться противоположная ситуация по данному показателю. Однако, в плане максимальных линейных и весовых параметров тела самки были всё равно крупнее самцов.

По всей видимости, причиной подобного «уравнивания» по возрасту в рассматриваемых уловах, следует считать, их малый объём или селективность орудий лова (например, выборка 1994 г. из р. Майн). Другой причиной, особенно, что касается выборки из р. Великая, может также служить проводимый в 80^{-е} годы промышленный лов щуки, который, как правило, нацелен на изъятие крупных, старшевозрастных особей.

В целом, в выборках из водоёмов Анадырского бассейна максимальный возраст пойманных особей не превышал 16+...18+ лет, а количество возрастных групп варьировало – от 5 до 14. Однако в 80^{-х} годах прошлого столетия в отдельных пробах встречалась щука, чей предельный возраст достигал 19+...23+ лет. Это были единичные экземпляры из оз. Красное (19+ лет), р. Майн (20+ лет), среднего течения р. Анадырь и р. Канчалан (21+ лет). Максимальный возраст (23+ лет) был определён у щуки из р. Великая. Кроме этого, выборки середины 1980^{-х} годов из отдельных рек Анадырского бассейна характеризовались более длинным возрастным рядом, по сравнению с выборками из других водоёмов Северо-Востока России в другие годы наблюдений. Так, максимальное количество возрастных групп (20) нами было отмечено в р. Великая, в среднем течении Анадыря насчитывалось 19 групп, а в

р. Канчалан – 16 групп. Уловы из р. Майн в этот период наблюдений были представлены всего 15 возрастными группами.

Максимальный возраст экземпляров, пойманных в р. Хатырка, водоёмах бассейна Охотского моря, а также в бассейне средней Колымы, по сравнению со щукой Анадырского бассейна, был ниже и не превышал 15+ лет. Количество возрастных групп в указанных сборах варьировало от 8 до 12. Исключение составили уловы из оз. Таловское, в которых присутствовало 16 групп. Однако, несмотря на различия в количестве возрастных групп и величине предельного возраста щуки во всех рассматриваемых выборках из рек и озёр Северо-Востока России, во всех уловах, за редким исключением, доминирующую группировку формировали особи 7+...10+ лет.

Длительные (более чем 40-летний период) наблюдения за щукой в междуречье рек Анадырь и Майн позволили зафиксировать волнообразное изменение максимального возраста рыб и количества возрастных групп в уловах. В этом районе Анадырского бассейна максимальных по возрасту особей за весь период наблюдений ловили в середине 80^{-х} годов прошлого столетия, в этих же выборках отмечены наибольшее количество возрастных рядов. Сборы материала в следующем десятилетии показали значительное омоложение облавливаемых популяций и, соответственно, сокращение количества возрастных групп в вылове из рек Анадырь и Майн. В 2000^{-х} годах предельный возраст пойманной щуки, число возрастных групп увеличиваются и становятся сопоставимыми с аналогичными показателями уловов 70^{-х} годов прошлого столетия. Аналогичный характер изменений прослеживается и в плане доминирующих возрастных групп щуки из данных уловов рек.

Сравнительный анализ размерной структуры выборок щуки из водоёмов Северо-Востока России показал, что наиболее крупная щука (до 120 см) встречалась в речных водотоках Марковской впадины. В оз. Майоровское щука несколько мельче, её максимальная длина в уловах 1970^{-х} годов достигала 100

см, однако, в последующие годы отмечена стойкая тенденция снижения максимальных размеров тела, а также средних значений длины и массы тела по выборке. В реках Канчалан и Великая, пойманные особи не превышали 92 см. В то же время щука из оз. Красное была не более 80 см.

Самыми незначительными предельными размерами тела из всех рассматриваемых водоёмов Северо-Востока России обладает щука из оз. Пареньское. Её длина тела в уловах не превышает 62 см, а среднее значение размеров по выборке – не более 50 см. Лов щуки из оз. Таловское, находящегося примерно на той же широте, что и оз. Пареньское, только на другой стороне Пенжинской губы, показал наличие рыб с длиной тела более 100 см, что вполне сопоставимо по размерам с особями из среднего течения р. Анадырь и Майна. Одной из главных причин столь существенного отличия в размерной структуре уловов щуки из этих озёр, на наш взгляд, может выступать пищевой фактор (условия нагула), который в свою очередь определяется гидрологическими особенностями водоёма. Известно, что Пареньское озеро по своему происхождению является ледниковым, в то время как Таловское – термокарстовым. Ледниковое озеро, в отличие от термокарстового, предполагает не только большие глубины и, как правило, более жесткий температурный режим, но и более скудную ихтиофауну (в данном случае – отсутствие сиговых видов рыб, которые в бассейне р. Анадырь и оз. Таловское являются обычным компонентом местной ихтиофауны), что, несомненно, сказывается на условиях нагула хищника (Черешнев, 1996).

В реках Хатырка, Пенжина, Гижига, а также в среднем течении р. Колыма ловилась щука с длиной тела не более 93 см, что сопоставимо с максимальными размерами щуки из рек Канчалан и Великая. Однако, средние показатели длины и массы тела в выборках из перечисленных рек (за исключением Хатырки) были ниже аналогичных показателей по вылову из рек Анадырского бассейна.

Таблица 4.9 – Максимальные размеры тела и предельный возраст щуки из некоторых водоёмов ареала

Водоём	Предельный возраст, лет	Максимальная длина тела, см	Максимальная масса тела. кг	Источник данных
р. Виллой (Якутия)	12+	114,3	11,2	Кириллов, 1972
Виллюйское вдхр. (Якутия)	15+	100,7	11,7	Кириллов, 1989
Кизлярский зал. (Северный Каспий)	11+	88,7	6,5	Столяров, 1997
Усть-Илимское вдхр.	11+	89,0	6,0	Купчинская, 1985
Камское вдхр. (средний Урал)	9+	93,0	7,5	Зиновьев, 1965
Водлозеро (Карелия)	20+	100,0	8,5	Петрова, 2006
р. Мус (Онтарио, Канада)	10+	78,4	4,3	Northern pike..., 2004
оз. Карамик (Турция)	7+	66,0	-	Some biological..., 2005
оз. Уиндермир (Англия)	16+	109,0	-	Winfield, 2008

При сопоставлении полученных данных по предельному возрасту и максимальным размерам тела с литературными, следует, что щука Северо-Востока России входит в разряд самых крупных и долгоживущих по сравнению с другими популяциями ареала (Таблица 4.9).

Глава 5. ЛИНЕЙНЫЙ И ВЕСОВОЙ РОСТ

Линейные и весовые показатели являются одними из наиболее переменных черт организма. Наблюдаемая изменчивость параметров тела рыб обусловлена влиянием на процесс роста разнообразных абиотических и биотических факторов среды обитания и может служить своеобразным выражением специфики образа жизни и выступать индикатором состояния популяции (Суворов, 1940; Никольский, 1974; Дгебуадзе, 2001). Сведения о динамике роста того или иного вида рыб имеют фундаментальное и прикладное значение. Например, показатели длины и массы тела рыб используются при изучении динамики численности популяций. Кроме того, особенности роста учитываются при ведении промысла (в частности при определении промысловой меры). В общем плане, приспособительный характер роста является одним из основных свойств, обеспечивающих существование, как отдельных особей, так и вида в целом (Чугунова, 1960; Дементьева, 1976; Мина, 1976; Рикер, 1979; Russell, 1931).

5.1. Изменчивость роста на Северо-Востоке России

Для щуки Северо-Востока России, как и для других популяций ареала характерна высокая степень варьирования размеров одновозрастных особей, когда крайние значения длины и массы тела соседних возрастных групп нередко и существенно перекрываются. Отмечено также, что диапазон разброса крайних значений размеров тела (особенно массы) у особей с возрастом только увеличивается (Зиновьев, 1965; Купчинская, 1985; Кириллов, 1989; Первозванский, 1992; Scott, 1973). Существует мнение, что данная зависимость проявляется в результате «депенсации роста», смысл которой заключается в том, что с возрастом крупные особи становятся еще крупнее, а мелкие всё сильнее отстают в росте (Бретт, 1983; Коцюк, 2009).

Таблица 5.1.1 – Длина щуки в водоёмах Анадьырского бассейна в 1980^x годах

Возраст, лет	р. Анадьыр, 1984-1985 гг.	р. Майн, 1984-1987 гг.	р. Канчалан, 1986 г.	р. Великая, 1986 г.	оз. Майоровское, 1987 г.	оз. Красное, 1986 г.
3+	<u>30,7-58,3</u> 38,7±3,6 (6)					<u>16,7</u> (1)
4+	<u>28,0-58,3</u> 44,9±2,3 (14)					<u>33,8</u> (1)
5+	<u>37,9-65,5</u> 50,9±1,0 (33)		<u>40,2-44,8</u> 41,8±1,2 (3)	<u>23,5-32,8</u> 27,2±2,3 (3)	<u>29,0-33,0</u> 31,4±1,0 (3)	<u>30,1-37,6</u> 33,7±0,9 (8)
6+	<u>38,5-61,1</u> 52,3±0,7 (60)	<u>43,2-50,5</u> 47,6±1,8 (3)	<u>40,3-54,0</u> 47,8±2,9 (4)	<u>26,5-33,0</u> 30,5±1,0 (5)	<u>56,6</u> (1)	<u>29,5-41,3</u> 36,9±1,6 (6)
7+	<u>41,6-65,3</u> 54,6±0,6 (62)	<u>53,4-68,3</u> 60,3±1,6 (8)	<u>40,5-56,5</u> 47,3±1,4 (11)	<u>31,0-53,7</u> 41,2±1,9 (11)	<u>50,9-61,5</u> 55,2±2,6 (3)	<u>36,7-48,3</u> 42,6±1,5 (7)
8+	<u>47,0-70,5</u> 58,5±0,8 (48)	<u>48,8-66,0</u> 57,0±1,2 (16)	<u>44,0-58,5</u> 51,7±1,0 (18)	<u>31,5-54,5</u> 43,2±1,5 (18)	<u>55,8-61,6</u> 59,1±1,0 (4)	<u>47,5</u> (1)
9+	<u>53,6-72,4</u> 60,6±0,7 (34)	<u>48,2-67,5</u> 59,7±0,9 (25)	<u>49,8-62,0</u> 54,7±0,6 (19)	<u>35,5-64,4</u> 50,5±1,0 (26)	<u>46,0-64,2</u> 58,4±2,4 (6)	<u>44,7-51,2</u> 48,8±0,8 (7)
10+	<u>53,5-77,7</u> 63,5±0,9 (38)	<u>50,1-76,0</u> 60,8±1,6 (18)	<u>47,5-75,0</u> 54,8±1,1 (23)	<u>43,6-81,0</u> 53,5±1,3 (28)	<u>63,5-71,9</u> 68,0±1,1 (6)	<u>41,0-57,5</u> 51,4±2,4 (6)
11+	<u>54,0-76,7</u> 64,1±1,1 (28)	<u>55,0-72,0</u> 64,2±1,1 (19)	<u>49,3-70,0</u> 56,4±0,9 (21)	<u>46,0-66,5</u> 54,1±1,1 (20)	<u>59,8-79,5</u> 67,7±2,5 (6)	<u>46,4-62,0</u> 52,8±2,1 (6)
12+	<u>59,7-86,5</u> 69,3±1,6 (17)	<u>56,2-74,5</u> 64,7±1,9 (8)	<u>51,0-72,0</u> 59,0±1,3 (24)	<u>48,5-67,5</u> 54,8±1,8 (10)	<u>60,8-81,0</u> 67,4±2,2 (7)	<u>49,7-66,3</u> 58,2±2,7 (5)
13+	<u>55,1-113,0</u> 74,1±4,7 (10)	<u>57,8-75,5</u> 65,9±1,8 (12)	<u>54,0-82,5</u> 62,9±1,5 (19)	<u>51,0-66,5</u> 57,1±0,9 (17)	<u>60,3-78,8</u> 69,3±1,4 (12)	<u>53,9-60,0</u> 57,8±1,2 (4)
14+	<u>84,5-93,5</u> 89,1±2,1 (3)	<u>59,3-91,0</u> 74,1±2,7 (11)	<u>56,5-67,0</u> 63,0±1,0 (10)	<u>51,0-76,5</u> 63,1±2,1 (13)	<u>61,2-69,9</u> 65,4±1,4 (5)	<u>61,5-62,0</u> 61,8 (2)
15+	<u>72,8-97,0</u> 82,9±2,7 (8)	<u>72,0-74,6</u> 73,3 (2)	<u>61,5-76,5</u> 65,7±2,0 (6)	<u>55,5-83,5</u> 70,3±2,7 (8)	<u>66,7-73,6</u> 70,0±1,2 (5)	<u>60,3-62,5</u> 61,4 (2)
16+	<u>72,5-100,0</u> 85,0±2,9 (8)	<u>69,9-83,6</u> 76,5±3,2 (3)	<u>68,5</u> (1)	<u>55,0-84,5</u> 67,4±2,6 (11)	<u>71,4-73,8</u> 72,6 (2)	
17+	<u>77,3-101,0</u> 93,1±3,7 (5)	<u>78,0-85,0</u> 81,5 (2)	<u>66,5</u> (1)	<u>56,0-85,5</u> 69,9±3,2 (10)	<u>62,7-72,2</u> 66,4±2,4 (3)	
18+	<u>89,0-99,3</u> 94,2 (2)	<u>81,5</u> (1)	<u>68,5</u> (1)	<u>62,5-83,5</u> 74,4±2,7 (7)		
19+	<u>87,5</u> (1)	<u>88,2-102,0</u> 95,1 (2)		<u>71,5-83,5</u> 79,2±3,2 (3)		<u>78,6-79,2</u> 78,9 (2)
20+		<u>100,5</u> (1)		<u>75,0-87,0</u> 81,0 (2)		
21+	<u>96,5</u> (1)		<u>74,5-91,5</u> 83,0 (2)	<u>76,0-83,5</u> 79,7 (2)		
22+				<u>86,0</u> (1)		
23+				<u>71,8</u> (1)		
Экз.	378	131	163	196	63	58

Примечание: Над чертой – пределы изменчивости длины тела, см. Под чертой – средняя арифметическая параметра и её ошибка. В скобках – количество экземпляров

Таблица 5.1.2 – Масса щуки в водоёмах Анадырского бассейна в 1980^x годах

Возраст, лет	р. Анадырь, 1984-1985 гг.	р. Майн, 1984-1987 гг.	р. Канчалан, 1986 г.	р. Великая, 1986 г.	оз. Майоровское, 1987 г.	оз. Красное, 1986 г.
3+	<u>0,21-1,52</u> 0,53±0,18 (6)					<u>0,03</u> (1)
4+	<u>0,17-1,51</u> 0,80±0,11 (14)					<u>0,30</u> (1)
5+	<u>0,38-2,17</u> 1,07±0,06 (33)		<u>0,46</u> (1)	<u>0,09-0,29</u> 0,16±0,06 (3)	<u>0,20-0,25</u> 0,23±0,01 (3)	<u>0,19-0,38</u> 0,29±0,02 (8)
6+	<u>0,43-2,02</u> 1,20±0,05 (60)	<u>0,57-0,94</u> 0,78±0,09 (3)	<u>0,50-1,24</u> 0,88±0,15 (4)	<u>0,14-0,26</u> 0,21±0,02 (5)	<u>1,42</u> (1)	<u>0,18-0,49</u> 0,38±0,05 (6)
7+	<u>0,51-2,81</u> 1,30±0,04 (62)	<u>1,11-2,78</u> 1,73±0,18 (8)	<u>0,50-1,24</u> 0,80±0,07 (11)	<u>0,23-1,09</u> 0,57±0,07 (11)	<u>1,06-1,82</u> 1,33±0,20 (3)	<u>0,37-0,92</u> 0,63±0,07 (7)
8+	<u>0,79-2,66</u> 1,49±0,06 (48)	<u>0,76-2,21</u> 1,36±0,10 (16)	<u>0,61-1,35</u> 1,00±0,06 (15)	<u>0,23-1,20</u> 0,68±0,07 (18)	<u>1,35-1,85</u> 1,67±0,10 (4)	<u>0,85</u> (1)
9+	<u>1,17-2,87</u> 1,62±0,07 (34)	<u>0,86-2,26</u> 1,57±0,07 (25)	<u>0,93-1,90</u> 1,23±0,06 (19)	<u>0,48-2,14</u> 1,03±0,07 (26)	<u>0,75-2,11</u> 1,56±0,17 (6)	<u>0,71-1,02</u> 0,91±0,04 (7)
10+	<u>1,14-3,88</u> 1,92±0,10 (38)	<u>0,92-3,12</u> 1,73±0,15 (18)	<u>0,76-2,90</u> 1,24±0,09 (23)	<u>0,67-3,40</u> 1,23±0,11 (28)	<u>2,01-2,65</u> 2,31±0,09 (6)	<u>0,50-1,41</u> 1,09±0,14 (6)
11+	<u>1,23-3,85</u> 1,91±0,11 (28)	<u>1,21-4,21</u> 2,06±0,15 (19)	<u>1,04-2,70</u> 1,35±0,09 (20)	<u>0,74-1,85</u> 1,18±0,07 (20)	<u>1,48-3,53</u> 2,35±0,27 (6)	<u>0,78-1,78</u> 1,18±0,13 (6)
12+	<u>1,44-4,26</u> 2,36±0,17 (17)	<u>1,38-3,98</u> 2,14±0,27 (8)	<u>0,92-3,05</u> 1,60±0,13 (23)	<u>0,75-2,20</u> 1,31±0,14 (10)	<u>1,85-4,25</u> 2,41±0,29 (7)	<u>0,88-2,06</u> 1,45±0,28 (4)
13+	<u>1,21-9,00</u> 3,35±0,73 (10)	<u>1,36-4,10</u> 2,26±0,24 (12)	<u>1,12-4,00</u> 1,89±0,15 (19)	<u>0,95-2,45</u> 1,48±0,08 (17)	<u>1,81-3,40</u> 2,55±0,13 (12)	<u>1,20-1,80</u> 1,52±0,12 (4)
14+	<u>4,24-6,00</u> 5,13±0,42 (3)	<u>1,57-6,77</u> 3,46±0,46 (11)	<u>1,40-2,30</u> 1,88±0,08 (10)	<u>0,95-3,00</u> 1,84±0,19 (13)	<u>1,84-2,43</u> 2,13±0,11 (5)	<u>1,82-1,91</u> 1,86 (2)
15+	<u>3,12-7,20</u> 4,69±0,47 (8)	<u>3,12-3,70</u> 3,41 (2)	<u>1,70-3,40</u> 2,09±0,24 (6)	<u>1,37-3,85</u> 2,46±0,24 (8)	<u>2,19-3,32</u> 2,74±0,19 (5)	<u>1,63-2,02</u> 1,83 (2)
16+	<u>3,30-7,40</u> 5,19±0,46 (8)	<u>2,54-5,26</u> 3,77±0,65 (3)	<u>2,50</u> (1)	<u>1,21-4,10</u> 2,28±0,26 (11)	<u>2,67-2,86</u> 2,76 (2)	
17+	<u>4,15-8,30</u> 6,49±0,62 (5)	<u>3,29-4,87</u> 4,08 (2)	<u>3,20</u> (1)	<u>1,20-3,90</u> 2,30±0,26 (10)	<u>1,83-2,47</u> 2,17±0,15 (3)	
18+	<u>5,20-8,00</u> 6,60 (2)	<u>6,49</u> (1)	<u>2,15</u> (1)	<u>1,70-4,85</u> 3,00±0,42 (7)		
19+	<u>5,68</u> (1)	<u>5,66-8,73</u> 7,19 (2)		<u>2,40-4,90</u> 3,83±0,61 (3)		<u>3,26-3,96</u> 3,61 (2)
20+		<u>8,32</u> (1)		<u>2,95-4,80</u> 3,88 (2)		
21+	<u>6,70</u> (1)		<u>2,90-5,80</u> 4,35 (2)	<u>3,35-3,50</u> 3,43 (2)		
22+				<u>3,90</u> (1)		
23+				<u>2,55</u> (1)		
Экз.	378	131	156	196	63	57

Примечание: Над чертой – пределы изменчивости массы тела, кг. Под чертой – средняя арифметическая параметра и её ошибка. В скобках – количество экземпляров

Вариабельность линейных и весовых размеров щуки разного возраста Анадырского бассейна довольно значительна (Таблица 5.1.1, 5.1.2). Например, в р. Великая максимальная длина (64,4 см) и масса (2,14 кг) тела особей 9+ лет существенно превышают минимальные в возрасте 18+ лет. Аналогичная ситуация прослеживается во всех рассматриваемых выборках бассейна. Простое сравнение средних значений длины и массы тела в одновозрастных группах из разных точек сбора Анадырского бассейна показало, что хорошим ростом обладает щука из речных водотоков Марковской впадины, наиболее медленно растущей – из водоёмов Анадырской низменности (реки Канчалан и Великая и особенно из оз. Красное). Например, средние показатели длины и массы тела рыб в возрасте 9+ лет из сборов среднего течения р. Анадырь были больше на 11,8 см и 0,71 кг аналогичных данных по уловам из оз. Красное. Сравнение анадырской щуки с особями из рек Канчалан и Великая также показало невысокие показатели роста последних: разница в средних размерах рыб в возрасте 9+ лет составила 5,9 см и 0,39 кг и 10,1 см и 0,59 кг соответственно (различия достоверны на уровне $p < 0,05$) (Пресноводные рыбы..., 2001; Грунин, 2003, 2005, 2014; Черешнев, 2008).

Результаты анализа, полученные в ходе эмпирического сравнения, в целом, подтверждаются и вычисленными коэффициентами уравнения Берталанфи. В частности, значения асимптотической длины (L_{∞}) для выборок из среднего течения р. Анадырь и р. Майн составили соответственно 129,3 и 119,4 см., а асимптотической массы (W_{∞}) – 17,51 и 9,15 кг. В то же время показатели L_{∞} и W_{∞} для щуки рек Канчалан, Великая и оз. Красное были существенно ниже. (Таблица 5.1.3, Рисунок 5.1.1).

Одним из факторов, способствующим хорошему росту щуки в Марковской впадине могут выступать благоприятные климатические условия. Марковская впадина находится под влиянием резко континентального климата, который характеризуется более теплым летом, среднеиюльская температура

воздуха здесь на 3° выше, чем на территории Анадырской низменности, которая, в свою очередь, подвержена влиянию зоны умеренно-континентального и морского климата (Иогансон, 1970; Клюкин, 1970). Также, в отличие от водоёмов Анадырской низменности, в междуречье Анадыря и Майна наблюдается бóльший период открытой воды (что обеспечивается относительно ранним ледоходом и более поздним ледоставом). Другим фактором, объясняющим хороший рост щуки в среднем течении р. Анадырь и р. Майн является наличие в данном регионе многочисленных популяций сиговых и других жилых видов рыб, служащих основной пищей щуке в районе Марковской впадины (см. Главу 7).

Таблица 5.1.3 – Значение коэффициентов уравнения Берталанфи для линейного и весового роста щуки Анадырского бассейна в 1980^x годах

Водоём	Коэффициенты и их стандартные ошибки			R ²	
	$L_{\infty} \pm s.e.$	$k \pm s.e.$	$t_0 \pm s.e.$		
р. Анадырь	129,3±23,76	0,06±0,02	0,13±0,04	0,95	
р. Майн	119,4±36,27	0,05±0,02	0,10±0,04	0,94	
р. Канчалан	104,2±28,58	0,02±0,02	0,01±0,04	0,96	
р. Великая	96,0±9,61	0,08±0,02	-0,09±0,11	0,95	
оз. Майоровское	72,4±1,34	0,44±0,07	-1,59±0,38	0,95	
оз. Красное	110,4±31,85	0,06±0,03	0,08±0,04	0,95	
	$W_{\infty} \pm s.e.$	$k \pm s.e.$	$t_0 \pm s.e.$	$b \pm s.e.$	
р. Анадырь	17,51±11,40	0,06±0,03	0,12±0,06	2,97±0,03	0,94
р. Майн	9,15±7,37	0,10±0,10	0,07±0,62	3,29±0,06	0,82
р. Канчалан	5,57±1,25	0,10±0,05	-0,10±0,60	3,02±0,04	0,97
р. Великая	4,82±1,34	0,11±0,04	-0,26±0,37	2,75±0,04	0,89
оз. Майоровское	2,54±0,18	0,40±0,13	-1,19±0,80	2,76±0,10	0,86
оз. Красное	5,65±0,65	0,01±0,01	0,02±0,07	2,93±0,05	0,99

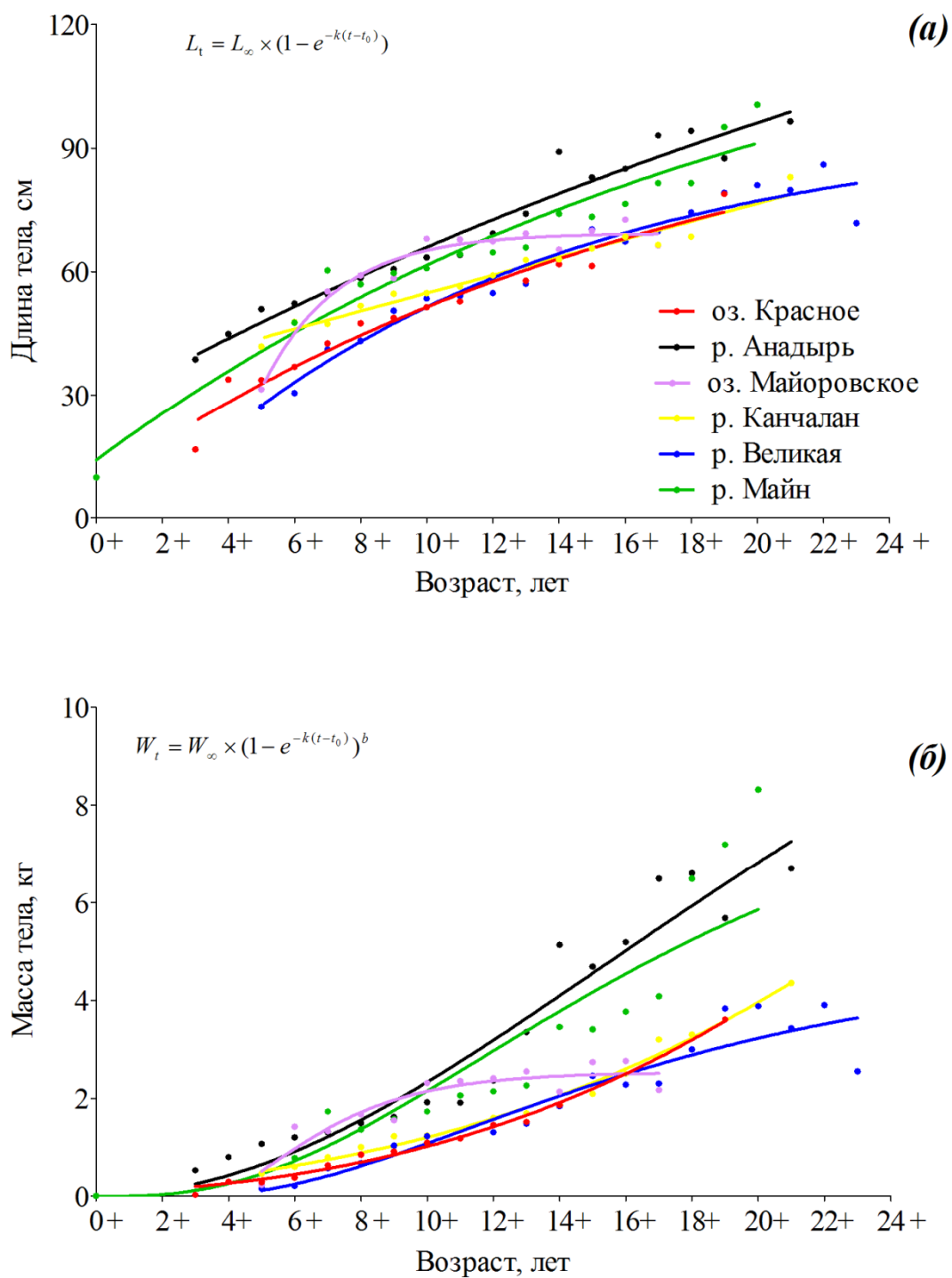


Рисунок 5.1.1 – Зависимость длины (а) и массы (б) тела от возраста щуки в Анадырском бассейне в 1980^{-х} годах (зависимости сглажены уравнением Берталанфи)

Таблица 5.1.4 – Длина щуки в водоёмах Анадырского бассейна в 2000^x годах

Возраст, лет	р. Анадырь, 2002-2013 гг.	р. Майн, 2008-2010 гг.	р. Великая, 2009 г.	оз. Майоровское, 2008 г.
2+	<u>22,5-31,5</u> 25,6±0,9 (9)			
3+	<u>24,8-40,0</u> 32,5±0,9 (25)			
4+	<u>33,0-50,0</u> 43,6±0,6 (63)			
5+	<u>44,0-58,0</u> 51,2±0,3 (82)		<u>41,5-49,5</u> 45,4±1,9 (4)	<u>40,5-46,5</u> 43,5 (2)
6+	<u>44,2-66,0</u> 56,4±0,3 (150)	<u>56,0</u> (1)	<u>37,0-53,0</u> 45,3±2,2 (6)	<u>50,0-56,0</u> 52,8±0,8 (6)
7+	<u>50,3-69,0</u> 61,5±0,2 (311)	<u>56,5-64,0</u> 59,3±1,2 (5)	<u>43,2-55,0</u> 48,7±1,3 (9)	<u>51,5-60,5</u> 56,7±1,0 (16)
8+	<u>53,5-75,0</u> 66,2±0,1 (438)	<u>60,0-68,5</u> 65,2±0,6 (17)	<u>48,0-58,0</u> 53,8±0,8 (16)	<u>60,0-68,0</u> 63,9±0,5 (22)
9+	<u>59,3-80,0</u> 70,9±0,2 (338)	<u>70,0-77,0</u> 73,4±0,7 (9)	<u>36,0-57,0</u> 51,4±2,9 (6)	<u>66,5-72,5</u> 69,4±0,6 (11)
10+	<u>61,7-86,5</u> 74,6±0,3 (227)	<u>72,0-80,5</u> 75,8±0,8 (12)	<u>53,0-62,5</u> 57,0±0,9 (12)	<u>71,0-79,0</u> 73,1±0,9 (8)
11+	<u>66,3-89,5</u> 79,1±0,4 (131)	<u>80,0-88,0</u> 82,3±0,8 (9)	<u>56,0-59,0</u> 57,1±0,6 (4)	<u>74,5-81,5</u> 76,5±1,1 (6)
12+	<u>69,0-91,5</u> 83,4±0,7 (54)	<u>85,0-88,0</u> 87,0±0,6 (4)	<u>58,5-61,0</u> 59,3±0,7 (3)	<u>77,0</u> (1)
13+	<u>76,0-97,0</u> 88,5±0,7 (40)	<u>91,0-95,0</u> 92,9±0,7 (6)	<u>57,5-64,0</u> 60,8 (2)	
14+	<u>89,0-105,0</u> 95,6±0,9 (19)	<u>95,0-98,0</u> 97,0±0,8 (3)	<u>66,0</u> (1)	
15+	<u>95,0-111,5</u> 99,0±2,3 (6)	<u>94,0-111,0</u> 102,5 (2)	<u>67,0-73,5</u> 70,3 (2)	
16+	<u>97,0-106,0</u> 100,9±1,7 (5)	<u>100,0-115,0</u> 108,4±2,4 (5)		
17+		<u>111,5-120,0</u> 111,6 (2)		
Экз.	1898	75	65	72

Примечание: Над чертой – пределы изменчивости длины тела, см. Под чертой – средняя арифметическая параметра и её ошибка. В скобках – количество экземпляров.

Сборы последних лет в Анадырском бассейне показали, что относительно хорошим темпом линейного и весового роста по-прежнему обладает щука Марковской впадины (Таблица 5.1.4, 5.1.5). Помимо этого, при сопоставлении данных по сборам 1980^x и 2000^x годов из рассматриваемых водоёмов Анадырского бассейна, было отмечено увеличение средних значений длины и

массы тела рыб, т.е. улучшение как линейного, так и весового роста щуки во всех выборках (Грунин, 2003, 2005, 2014).

Таблица 5.1.5 – Масса щуки в водоёмах Анадырского бассейна в 2000^x годах

Возраст, лет	р. Анадырь, 2002-2013 гг.	р. Майн, 2008-2010 гг.	р. Великая, 2009 г.	оз. Майоровское, 2008 г.
2+	<u>0,06-0,24</u> 0,12±0,02 (9)			
3+	<u>0,11-0,49</u> 0,26±0,02 (25)			
4+	<u>0,30-1,10</u> 0,66±0,03 (62)			
5+	<u>0,68-1,71</u> 1,04±0,02 (82)		<u>0,52-0,94</u> 0,72±0,10 (4)	<u>0,58-0,73</u> 0,66 (2)
6+	<u>0,68-2,30</u> 1,42±0,02 (148)	<u>1,30</u> (1)	<u>0,51-1,44</u> 0,88±0,13 (6)	<u>0,88-1,23</u> 1,05±0,04 (6)
7+	<u>0,89-3,06</u> 1,80±0,02 (309)	<u>1,33-1,90</u> 1,51±0,09 (5)	<u>0,57-0,96</u> 0,82±0,06 (9)	<u>0,98-1,66</u> 1,35±0,04 (16)
8+	<u>1,12-3,80</u> 2,28±0,02 (430)	<u>1,42-2,45</u> 2,01±0,08 (17)	<u>0,80-1,51</u> 1,15±0,05 (16)	<u>1,33-2,28</u> 1,83±0,06 (22)
9+	<u>1,68-4,53</u> 2,82±0,03 (332)	<u>2,55-3,90</u> 3,17±0,17 (9)	<u>0,95-1,29</u> 1,20±0,05 (6)	<u>1,95-2,70</u> 2,32±0,07 (11)
10+	<u>1,95-5,10</u> 3,30±0,04 (222)	<u>2,46-4,10</u> 3,02±0,13 (12)	<u>1,05-1,78</u> 1,38±0,07 (12)	<u>2,30-3,76</u> 2,82±0,16 (8)
11+	<u>2,39-6,82</u> 3,92±0,07 (130)	<u>3,45-5,12</u> 4,49±0,17 (9)	<u>1,22-1,74</u> 1,48±0,10 (4)	<u>2,73-3,94</u> 3,16±0,18 (6)
12+	<u>2,67-6,96</u> 4,65±0,13 (54)	<u>4,69-5,32</u> 4,96±0,14 (4)	<u>1,56-1,82</u> 1,66±0,07 (3)	<u>3,34</u> (1)
13+	<u>3,73-6,76</u> 5,41±0,14 (39)	<u>4,83-7,20</u> 6,12±0,37 (6)	<u>1,53-1,89</u> 1,71 (2)	
14+	<u>4,58-10,36</u> 6,98±0,34 (18)	<u>6,38-7,22</u> 6,68±0,22 (3)	<u>2,14</u> (1)	
15+	<u>6,64-9,82</u> 7,78±0,47 (6)	<u>6,06-10,00</u> 8,03 (2)	<u>2,12-3,42</u> 2,77 (2)	
16+	<u>7,02-9,24</u> 8,19±0,40 (4)	<u>8,20-12,25</u> 9,96±0,58 (5)		
17+		<u>9,60-10,02</u> 9,81 (2)		
Экз.	1870	75	65	72

Примечание: Над чертой – пределы изменчивости массы тела, кг. Под чертой – средняя арифметическая параметра и её ошибка. В скобках – количество экземпляров.

В целом, изменчивость группового роста щуки в течение длительного периода наблюдений можно проследить на примере контрольных сборов в

среднем течении р. Анадырь. При проведении сравнительного анализа наблюдались определённые колебания средних значений длины и массы тела рыб одной возрастной группы, но из выборок разных лет (сходный вектор изменений нами также определяется в выборках из других водоёмов Марковской впадины). Более подробно обнаруженные изменения и их предполагаемые причины будут описаны в Главе 8.

Таблица 5.1.6 – Длина щуки из водоёмов Северо-Востока России

Возраст, лет	р. Хатырка, 1987 г.	р. Пенжина, 1975 г.	р. Гижига, 1983 г.	р. Кольма, 2004 г.	оз. Пареньское, 1985 г.	оз. Таловское, 1990 г.
3+		<u>29,0-33,5</u> 31,3±0,9 (4)	<u>22,1-24,9</u> 23,1±0,7 (3)	<u>24,3-27,5</u> 25,7±0,4 (8)		<u>25,0-28,0</u> 26,3±0,4 (7)
4+		<u>34,5-39,5</u> 37,7±0,7 (6)	<u>30,2-31,6</u> 31,0±0,2 (5)	<u>34,0-45,0</u> 40,1±0,8 (21)		<u>31,0-35,3</u> 33,0±0,7 (6)
5+	<u>46,5</u> (1)	<u>39,0-46,0</u> 41,8±1,0 (6)	<u>36,2-39,7</u> 38,1±0,4 (9)	<u>40,0-48,0</u> 42,5±0,5 (23)	<u>23,3-27,2</u> 25,6±1,0 (3)	<u>38,0-46,5</u> 43,0±0,8 (10)
6+	<u>53,5-57,3</u> 55,5±0,8 (4)	<u>47,0-51,0</u> 48,5±0,6 (5)	<u>39,6-49,0</u> 42,8±1,5 (5)	<u>42,3-55,6</u> 46,7±0,8 (20)	<u>33,0-36,8</u> 35,3±1,0 (3)	<u>43,0-54,5</u> 50,0±0,6 (23)
7+	<u>55,0-60,5</u> 57,6±0,4 (13)	<u>48,5-60,5</u> 55,3±1,4 (8)	<u>42,2-50,8</u> 47,0±0,5 (22)	<u>45,0-58,0</u> 51,6±0,4 (36)	<u>39,3-41,3</u> 40,1±0,4 (4)	<u>46,0-64,0</u> 56,1±0,5 (72)
8+	<u>59,0-62,8</u> 60,8±0,4 (10)	<u>57,1-60,5</u> 59,4±0,5 (6)	<u>47,2-53,9</u> 49,8±0,4 (19)	<u>52,0-65,0</u> 57,9±0,6 (25)	<u>44,2-50,0</u> 46,2±1,2 (4)	<u>59,0-71,5</u> 66,5±0,6 (27)
9+	<u>61,0-67,7</u> 65,6±1,1 (6)	<u>64,0-71,0</u> 67,1±1,1 (6)	<u>50,9-60,9</u> 54,6±0,7 (14)	<u>52,0-66,0</u> 61,6±0,9 (14)	<u>40,5-50,6</u> 46,5±0,8 (18)	<u>65,5-76,0</u> 72,3±0,8 (17)
10+	<u>66,0-68,2</u> 67,2±0,4 (5)	<u>71,3</u> (1)	<u>57,2-63,0</u> 60,6±0,8 (5)	<u>62,0-72,0</u> 65,9±0,9 (11)	<u>41,0-56,9</u> 51,0±0,6 (41)	<u>76,0-88,0</u> 79,2±0,6 (25)
11+	<u>70,5-74,2</u> 72,5±0,7 (4)	<u>74,0-76,0</u> 75,0 (2)	<u>62,0-70,5</u> 67,0±1,7 (4)	<u>68,0-76,0</u> 71,0±1,0 (6)	<u>50,3-60,6</u> 55,7±0,5 (23)	<u>81,0-94,0</u> 87,1±1,1 (12)
12+	<u>78,5</u> (1)	<u>78,0</u> (1)	<u>81,5</u> (1)	<u>74,0-78,0</u> 75,5±0,8 (4)	<u>50,8-61,7</u> 56,9±2,0 (4)	<u>87,0-92,0</u> 89,4±0,4 (5)
13+		<u>84,0</u> (1)	<u>93,0</u> (1)			<u>89,0-97,0</u> 93,0±0,9 (9)
14+				<u>90,0</u> (1)		<u>107,5</u> (1)
15+						<u>105,0</u> (1)
Экз.	44	46	88	169	100	215

Примечание: Над чертой – пределы изменчивости длины тела, см. Под чертой – средняя арифметическая параметра и её ошибка. В скобках – количество экземпляров.

Таблица 5.1.7 – Масса щуки из водоёмов Северо-Востока России

Возраст, лет	р. Хатырка, 1987 г.	р. Пенжина, 1975 г.	р. Гижига, 1983 г.	р. Колыма, 2004 г.	оз. Пареньское, 1985 г.	оз. Таловское, 1990 г.
3+		<u>0,18-0,27</u> 22,5±0,02 (4)	<u>0,09-0,15</u> 0,11±0,01 (3)	<u>0,11-0,17</u> 0,13±0,01 (8)		<u>0,12-0,17</u> 0,14±0,01 (7)
4+		<u>0,26-0,49</u> 0,38±0,03 (6)	<u>0,27-0,31</u> 0,29±0,06 (5)	<u>0,26-0,73</u> 0,52±0,03 (21)		<u>0,18-0,35</u> 0,25±0,03 (6)
5+	<u>0,94</u> (1)	<u>0,44-0,69</u> 0,53±0,03 (6)	<u>0,35-0,66</u> 0,53±0,03 (9)	<u>0,44-0,72</u> 0,61±0,02 (23)	<u>0,14-0,19</u> 0,17±0,01 (3)	<u>0,42-0,80</u> 0,61±0,04 (10)
6+	<u>1,20-1,45</u> 1,35±0,05 (4)	<u>0,72-1,20</u> 0,90±0,07 (5)	<u>0,63-0,77</u> 0,72±0,02 (5)	<u>0,54-1,31</u> 0,73±0,05 (20)	<u>0,30-0,48</u> 0,41±0,05 (3)	<u>0,60-1,40</u> 0,97±0,04 (23)
7+	<u>1,24-1,64</u> 1,48±0,03 (13)	<u>0,87-2,00</u> 1,49±0,14 (8)	<u>0,74-1,30</u> 1,00±0,03 (22)	<u>0,60-1,32</u> 1,02±0,04 (36)	<u>0,42-0,68</u> 0,56±0,05 (4)	<u>0,70-2,25</u> 1,36±0,04 (73)
8+	<u>1,34-2,40</u> 1,82±0,09 (10)	<u>1,15-2,00</u> 1,69±0,14 (6)	<u>0,79-1,58</u> 1,13±0,04 (19)	<u>0,95-2,11</u> 1,41±0,06 (25)	<u>0,76-1,15</u> 0,86±0,08 (4)	<u>1,47-3,20</u> 2,21±0,07 (27)
9+	<u>1,69-2,72</u> 2,40±0,13 (6)	<u>2,50-3,15</u> 2,80±0,10 (6)	<u>1,20-1,90</u> 1,49±0,05 (14)	<u>1,26-1,98</u> 1,66±0,06 (14)	<u>0,58-1,17</u> 0,89±0,04 (18)	<u>2,10-3,30</u> 2,74±0,09 (17)
10+	<u>1,76-2,70</u> 2,37±0,15 (5)	<u>3,25</u> (1)	<u>1,66-2,18</u> 1,97±0,08 (5)	<u>1,38-3,00</u> 2,00±0,13 (11)	<u>0,78-1,39</u> 1,10±0,03 (41)	<u>2,23-5,40</u> 3,69±0,14 (25)
11+	<u>2,90-3,80</u> 3,44±0,17 (4)	<u>3,25-4,70</u> 3,98 (2)	<u>2,20-2,82</u> 2,39±0,13 (4)	<u>2,15-3,02</u> 2,54±0,14 (6)	<u>0,81-1,80</u> 1,27±0,05 (23)	<u>3,50-7,30</u> 5,14±0,27 (12)
12+	<u>3,90</u> (1)	<u>3,90</u> (1)	<u>3,60</u> (1)	<u>2,85-3,42</u> 3,12±0,10 (4)	<u>1,11-2,00</u> 1,47±0,17 (4)	<u>5,00-7,70</u> 6,01±0,42 (5)
13+		<u>4,70</u> (1)	<u>5,20</u> (1)			<u>5,10-7,20</u> 6,44±0,21 (9)
14+				<u>5,20</u> (1)		<u>10,40</u> (1)
15+						<u>10,40</u> (1)
Экз.	44	46	88	169	100	216

Примечание: Над чертой – пределы изменчивости массы тела, кг. Под чертой – средняя арифметическая параметра и её ошибка. В скобках – количество экземпляров.

Среди исследованных популяций вида из водоёмов Северо-Востока России высоким темпом линейного и весового роста отличается щука из оз. Таловское (Таблица 5.1.6, 5.1.7, 5.1.8, Рисунок 5.1.2). При этом, сравнивая средние показатели длины и массы тела одновозрастных групп из других водоёмов бассейна Охотского моря, а также рек Хатырка и Колыма, замечено, что до 7+ лет таловская щука не выделяется (и даже несколько уступает) по рассматриваемым показателям. Напротив, в последующих возрастных группах (с 7+...8+ лет), она начинает превосходить по средним размерам тела щук из других водоёмов (Грунин, 2003, 2007). Например, в 4+ лет щука из оз. Таловское была меньше по длине колымских экземпляров того же возраста на

7,1 см и по массе на 0,27 кг (различия достоверны при $p < 0,01$). Аналогичная ситуация наблюдалась при сопоставлении с пенжинской щукой, однако, сравнивая таловскую и гижигинскую выборки, достоверных различий по длине и массе обнаружено не было. В 7+ лет таловская щука была достоверно (при $p < 0,05$) меньше особей того же возраста только из р. Хатырка и превосходила на 4,5-16,0 см и 0,36-0,80 кг одновозрастных рыб из других популяций. В старших группах доминирование таловской щуки над особями из других водотоков по средним параметрам тела с возрастом только усилилось, и в 11+ лет разница в длине составляла от 14,6 до 31,4 см, по массе пределы варьирования были более значительны – от 1,70 до 3,87 кг.

Таблица 5.1.8 – Значение коэффициентов уравнения Берталанфи для линейного и весового роста щуки из водоёмов Северо-Востока России

Водоём	Коэффициенты и их стандартные ошибки			R ²	
	$L_{\infty} \pm s.e.$	$k \pm s.e.$	$t_0 \pm s.e.$		
р. Хатырка	94,5±15,40	0,01±0,07	0,07±0,33	0,97	
р. Пенжина	104,6±37,48	0,05±0,02	0,06±0,01	0,99	
р. Гижига	89,4±2,86	0,28±0,04	2,43±0,03	0,97	
р. Колыма	112,2±6,35	0,01±0,02	0,01±0,07	0,98	
оз. Пареньское	65,0±5,49	0,22±0,06	-0,56±0,27	0,99	
оз. Таловское	440,1±33,78	0,02±0,02	0,01±0,01	0,99	
	$W_{\infty} \pm s.e.$	$k \pm s.e.$	$t_0 \pm s.e.$	$b \pm s.e.$	
р. Хатырка	6,54±2,13	0,09±0,05	0,09±0,02	3,27±0,17	0,88
р. Пенжина	8,15±2,22	0,16±0,05	-0,25±0,21	3,08±0,11	0,99
р. Гижига	9,54±7,76	0,12±0,09	-0,35±0,48	2,42±0,05	0,94
р. Колыма	15,51±2,38	0,03±0,02	0,08±0,13	2,92±0,05	0,96
оз. Пареньское	2,33±0,60	0,17±0,06	-0,43±0,28	2,34±0,11	0,99
оз. Таловское	36,96±4,52	0,07±0,05	0,02±0,16	2,92±0,05	0,97

Аутсайдером в плане линейно-весового роста является популяция из оз. Пареньское. Сравнительный анализ средних размерных характеристик рыб одного возраста из разных водоёмов Северо-Востока России показал, что щука из этого озера является медленно растущей не только среди охотоморских популяций, но и на всём Северо-Востоке России (Грунин, 2003, 2007).

Медленный рост подтверждается и расчисленными коэффициентами уравнения Берталанфи: для выборки пареньской щуки характерны минимальные значения асимптотической длины и массы и высокое значение коэффициента замедления роста (k) (Таблица 5.1.3, 5.1.8, Рисунок 5.1.2). Щука из речных водотоков Охотского моря характеризуется средним темпом линейного и весового роста и несколько уступает колымской и хатырской щуке по средним показателям длины и массы тела рыб того же возраста (Таблица 5.1.6, 5.1.7, 5.1.8, Рисунок 5.1.2).

Если сравнить все рассматриваемые популяции в плане роста особей и принять во внимание расчисленные коэффициенты уравнения Берталанфи, можно сказать что самой быстрорастущей является таловская щука и рыбы среднего течения р. Анадырь. Следует отметить, что, в целом, по темпам линейного и весового роста (как и по средним размерам тела одновозрастных групп) щука из акватории Марковской впадины несколько уступает таловской. Однако, сопоставление данных по уловам последних лет в среднем течении р. Анадырь и оз. Таловское показывает, что первые годы жизни анадырская щука растёт быстрее таловской. Средняя длина и масса анадырских сеголетков собранных в третьей декаде августа составила $104,5 \pm 2,4$ мм и $9,49 \pm 0,40$ г. соответственно. Средние размеры сеголетков из оз. Таловское, также отловленных в конце августа были $99,4 \pm 2,7$ мм и $6,16 \pm 0,53$ г. В следующих возрастных группах ситуация остаётся прежней, Молодь таловской щуки в возрасте 1+ лет была мельче экземпляров из среднего течения р. Анадырь того же возраста в среднем на 60,5 мм и 44,59 г., в 2+ лет – мельче на 95,6 мм и 92,98 г. Отсутствие различий по средним показателям длины и массы тела таловских и анадырских особей одного возраста наблюдается в 7+...8+ лет. В старших возрастных группах была отмечена значимая разница в размерах тела одновозрастной щуки из двух водоёмов. Например, в 10+ лет таловская щука

была достоверно (при $p < 0,05$) крупнее на 4,6 см и 0,39 кг и с возрастом различия в размерах тела сохраняются.

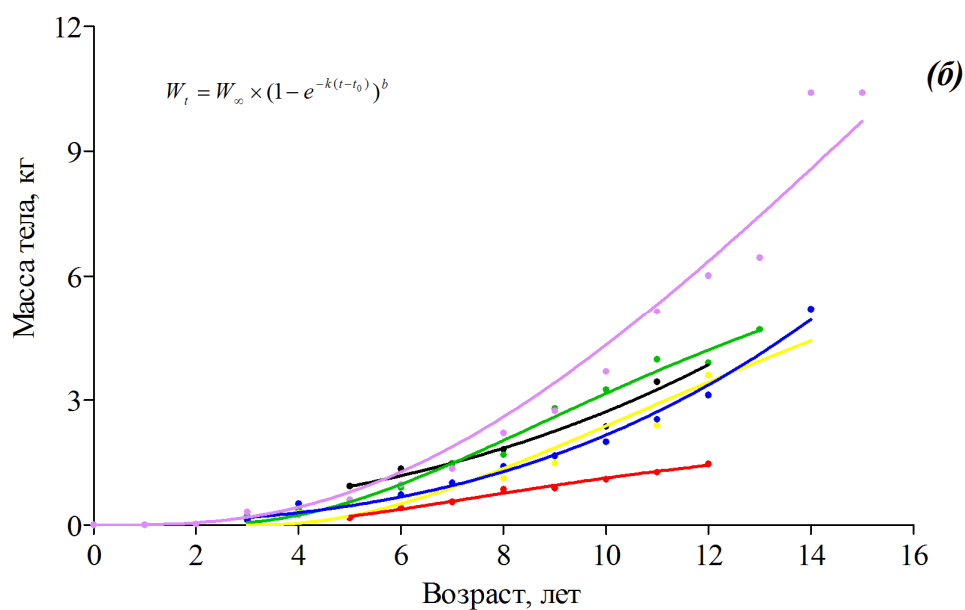
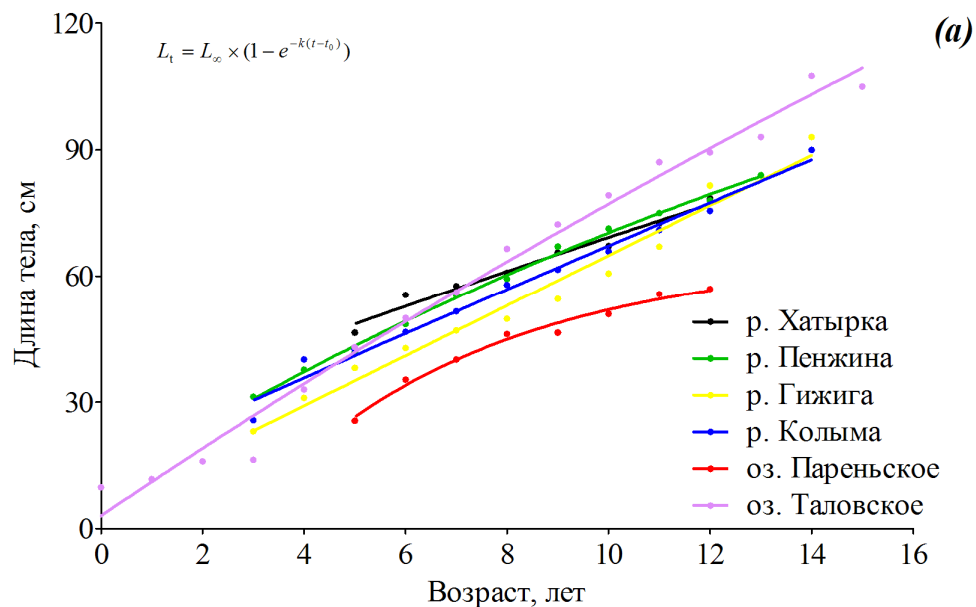


Рисунок 5.1.2 – Зависимость длины (а) и массы (б) тела от возраста щуки в водоёмах Северо-Востока России (зависимости сглажены уравнением Берталанфи)

Более быстрый линейный и весовой рост молоди анадырской щуки относительно таловской, на наш взгляд, можно объяснить несколькими факторами и, в первую очередь, доступностью кормовых организмов.

Достаточная обеспеченность пищей сеголетков щуки складывается, с одной стороны, тем, что нерест щуки в среднем течении р. Анадырь происходит на затопленных половодьем территориях – прирусловых озёрах, протоках и старицах, где её сеголетки и более старшая молодь могут нагуливаться до осенних паводков. С другой стороны, пойма среднего Анадыря также выступает основным местом нагула для личинок и молоди многих сиговых видов рыб (сибирская ряпушка, сиг-пыжьян, чир и др.), которые во время ледохода и следующего за ним паводка пассивно скатываются с нерестилищ вниз по руслу и оседают в многочисленных пойменных озёрах, старицах и протоках Марковской впадины (Шестаков, 1998). Таким образом, принимая во внимание факт, что щука начинает хищничать при длине тела 25-50 мм (Макковеева, 1956; Спановская, 1983; Иванова, 1991; Бакланов, 2003) и, учитывая соотношение размеров хищника и жертвы (средняя длина тела личинок сиговых рыб в начале июля составляла 22-25 мм (Шестаков, 1998)), можно сказать, что основным объектом питания выступают сеголетки и молодь сиговых рыб. Кроме этого, численность жертв является в данном случае решающим фактором, определяющим степень их доступности. Таким образом, ранний переход сеголетков щуки на хищничество и доступность объектов питания стимулируют высокий темп их линейного и весового роста.

Озеро Таловское, расположенное на территории Парапольского дола также выступает центром нагула местных популяций сиговых видов рыб (Войтович, 1991; Черешнев, 1991; Карась, 2014). Однако, обеспеченность пищей, по-видимому, не столь высока, как в Марковской впадине. Кроме того, открытость акватории озера способствует усилению конкурентных проявлений в пище среди щук разного возраста (Войтович, 1986). Другими словами, в

Марковской впадине, где сеголетки щуки зачастую обитают в слаботекучих участках проток, многочисленных и периодически изолируемых озёрах, пищевая конкуренция обычно возникает только между сеголетками. Кроме того, в условиях временно изолированных водоёмов может срабатывать механизм размерной иерархии у молоди щуки, который заключается во взаимном влиянии сеголетков друг на друга – наличие крупных особей тормозит рост мелких, а присутствие медленно растущих рыб, в свою очередь, стимулирует рост более крупных, так называемых лидеров (Иванова, 1982, 1983, 1995, 2013). Напротив, в Таловском озере сеголетки щуки конкурируют не только между собой, но и сами становятся пищей для более взрослых и крупных особей.

Другой причиной того, почему щука из оз. Таловское всё же обгоняет в росте анадырскую в старших возрастных группах, может выступать антропогенный фактор в виде любительского и промышленного лова в Марковской впадине. Под влиянием промысла, обычно направленного, на изъятие крупных, быстрорастущих особей, происходит некоторое снижение средних значений длины и массы тела рыб старших возрастных групп. Популяция оз. Таловское не подвергается какому-либо особому прессу любительского и, тем более, промышленного лова в связи с его удалённостью от населённых пунктов (Войтович, 1986).

Следует также принимать во внимание и климат в районе исследований, как фактор (опосредованно через термический режим водоёма и общее количество солнечных дней), оказывающий влияние на условия нагула щуки. В районе оз. Таловское климат более мягкий, характеризующийся теплым летом и более высокой температурой воздуха, благодаря чему происходит более быстрый прогрев водной толщи (чему также способствуют небольшие глубины термокарстового озера). В связи с резко континентальным климатом Марковской впадины период открытой воды несколько меньше, но благодаря

относительно небольшим глубинам различных озёр и протоков, прогрев воды происходит быстро.

Таким образом, можно заключить, что ключевыми факторами, влияющим на темп линейного и весового роста является обеспеченность щуки пищей (выступающий как биотический фактор), а также климатические условия региона, гидрологические и батиметрические особенности водоёма. Подобную взаимосвязь также отмечали другие авторы (Камышная, 1973; Кириллов, 1979; Петрова, 2006; Силивров, 2008а, в; Крайнюк, 2012).. В качестве примера можно привести щуку из оз. Пареньское, которая отличается самым низким темпом линейного и весового роста среди других исследованных популяций Северо-Востока России. Этот водоём находится примерно на одной широте с Таловским озером и гораздо южнее водоёмов Анадырского бассейна. Кроме этого, в силу своего ледникового происхождения, термальный и батиметрический режимы озера не совсем соответствует тем условиям, в которых находится щука из других водоёмов. И главное, щука оз. Пареньское отличается от других популяций из рассматриваемых озёр качественно иным спектром питания: в связи с отсутствием в озере сиговых рыб, его основу здесь составляют малоротая корюшка, речной гольян, беспозвоночные.

Щука из гижигинской популяции обладает несколько лучшим линейным и весовым ростом относительно пареньской щуки и в целом сравнима по темпу роста со щукой из рек Канчалан и Великая. Влияние более тёплого климата (по сравнению с беринговоморским климатом) в районе р. Гижига и, как следствие, увеличенный (в среднем на 20-30 дней) период открытой воды определяет большее время нагула особей (Грунин, 2003). С другой стороны, отсутствие сиговых рыб в ихтиоценозе р. Гижига (Черешнев, 1996) делает кормовую базу щуки беднее, тогда как в реках Канчалан и Великая сиговые рыбы всё же составляют основу пищевого спектра щуки.

В сравнении со щукой р. Гижига пенжинская популяция, расположенная на той же географической широте характеризуется всё же лучшим линейным и весовым ростом, главным образом, за счет обеспеченности доступной пищей: в реке многочисленны популяции нескольких видов сиговых рыб (Войтович, 1991; Черешнев, 1991).

Щука р. Хатырка отличается несколько лучшим темпом линейного и весового роста, по сравнению с таковой из рек Канчалан и Великая и находящегося в нижнем течении р. Анадырь, оз. Красное. Лучшие показатели роста обусловлены тем, что, несмотря на сходный состав пищи щуки из этих водоёмов, в которых основу пресноводной ихтиофауны составляют сиговые рыбы (Черешнев, 1996), хатырская щука, из-за более южного расположения водотока относительно рек Анадырского бассейна, находится в несколько более благоприятных климатических условиях. Однако основной причиной следует считать то, что в р. Хатырка промышленный лов щуки производится в существенно меньших объёмах, по причине сильного удаления от административного центра региона (Куманцов, 2001), т.е. отсутствует изъятие быстрорастущих крупных особей.

Щука, населяющая пойму среднего течения р. Колыма, находится в сходных климатических и гидрологических условиях, что и популяции Марковской впадины. Однако темп роста колымской щуки несколько ниже. Особенно заметно это в скорости весового роста. По всей видимости, это объясняется тем, что в средней Колыме основу питания щуки составляют сибирский чукучан и сибирский елец, а сиговые рыбы играют существенно меньшую роль, чем в среднем течении р. Анадырь, где районы обитания и основных мест нагула щуки и сиговых рыб разного возраста территориально совпадают (Кириллов, 1972, 2002; Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008).

В качестве одного из биотических факторов, оказывающего влияние на условия нагула щуки, может также выступать продуктивность экосистем водоёмов Северо-Востока России, в которой определённую роль играет численность идущих на нерест тихоокеанских лососей. Многие авторы отметили существенное влияние представителей рода *Oncorhynchus* на сообщества рек и озёр, где происходит их нерест (Крохин, 1957, 1967; Гриценко, 1969; Леванидов, 1981, Шестаков, 2012; Kline, 1997; Minakawa, 1999; Peterson, 2000; Lessard, 2009). Например, для камчатского хариуса и многих сиговых видов рыб р. Анадырь была обнаружена положительная связь между приростами длины тела и численностью, заходящей на нерест в реку кеты (Пресноводные рыбы..., 2001; Шестаков, 2009). Влияние данного фактора на рост щуки может происходить опосредованно и несколькими путями. Во-первых, через количество скатывающихся мальков тихоокеанского лосося весной следующего года. Во-вторых, через молодь и взрослых особей сигов, которые нагуливаются, питаясь преимущественно водными беспозвоночными (продукция последних, как правило, зависит от аллохтонной органики, привносимой лососями во время нерестовой миграции). Кроме этого, в рационе питания самих сеголетков щуки немалую роль играют бентосные беспозвоночные.

Для многих популяций в пределах ареала авторы отмечают половой диморфизм щуки в плане как линейного, так и весового роста (Зиновьев, 1965; Кулемин, 1971; Первозванский, 1992; Крайнюк, 2014). В наших сборах частично подтверждается данное наблюдение. В первые годы жизни оба пола растут примерно одинаково, различия в росте самцов и самок щуки, как правило, проявляются лишь в старших возрастных группах (различия достоверны при $p < 0,05$) (Рисунок 5.1.3, 5.1.4).

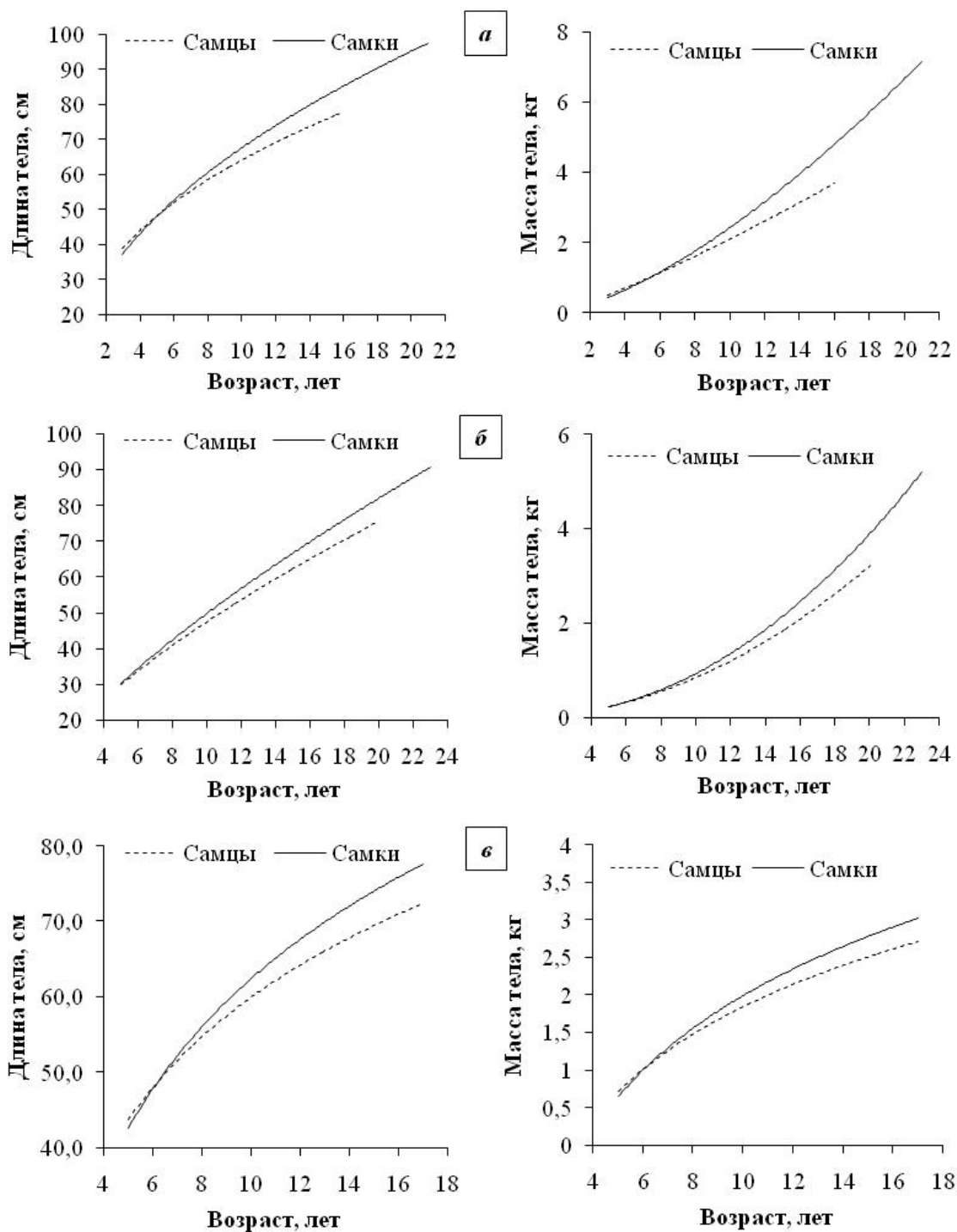


Рисунок 5.1.3 – Зависимость длины и массы тела от возраста самцов и самок щуки в отдельных водоёмах Анадырского бассейна в 1980^х годах (а – р. Анадырь, б – р. Великая, в – оз. Майоровское)

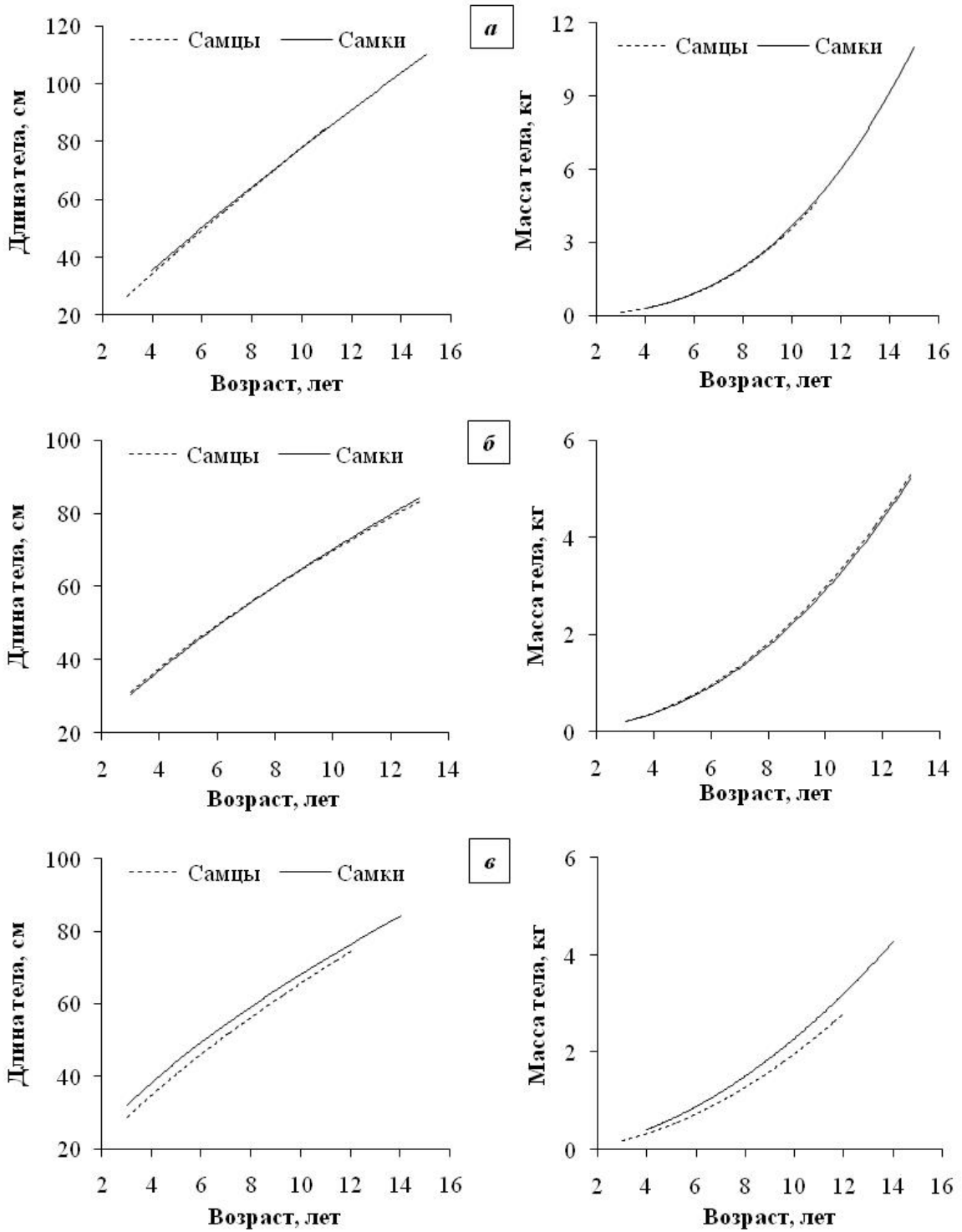


Рисунок 5.1.4 – Зависимость длины и массы тела от возраста самцов и самок щуки в некоторых водоёмах Северо-Востока России (а – оз. Таловское, б – р. Пенжина, в – р. Колыма)

«Переломный момент» в темпе роста обычно приходится на возраст полового созревания, после которого самцы постепенно начинают уступать самкам в линейном и, особенно, в весовом росте (Мина, 1976; Дгебуазде, 2001). С одной стороны, половой диморфизм в росте взрослых рыб связан с тем, что самцы обычно созревают на 2-3 года раньше самок. Таким образом, у самцов после наступления половой зрелости часть энергетических ресурсов организма начинает тратиться на генеративные процессы, в то время как у самок того же возраста ещё продолжается соматический рост (Иванков, 2001). Кроме того, в старших возрастных группах разница в показателях роста самцов и самок может определяться индивидуальной изменчивостью роста особей обоих полов.

Таблица 5.1.9 – Удельная скорость линейного роста щуки среднего течения р. Анадырь и оз. Таловское

Возраст, лет	р. Анадырь			оз. Таловское		
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола
1+			0,575			0,174
2+			0,359			0,302
3+	0,144	0,281	0,240			0,498
4+	0,277	0,292	0,293	0,218		0,225
5+	0,149	0,174	0,161	0,276	0,179	0,265
6+	0,092	0,101	0,097	0,160	0,137	0,153
7+	0,083	0,091	0,086	0,066	0,170	0,114
8+	0,071	0,074	0,074	0,213	0,147	0,171
9+	0,066	0,068	0,069	0,070	0,086	0,084
10+	0,041	0,054	0,050		0,091	0,091
11+	0,071	0,050	0,059		0,101	0,095
12+	0,023	0,066	0,053		0,019	0,026
13+	-0,001	0,054	0,060		0,039	0,039
14+		0,066	0,077		0,145	0,145
15+		0,035	0,035		-0,024	-0,024
16+		0,019	0,019			

Для проверки предположения о том, что изменения в темпе роста коррелируют с возрастом полового созревания, мы рассчитали удельную скорость роста в контрольных уловах щуки из среднего течения р. Анадырь

(объединённая выборка 2000^{-x} годов) и оз. Таловское (Таблица 5.1.9). Расчет удельной скорости линейного роста щуки показал наличие двух периодов роста. Первый характеризуется высокими значениями удельной скорости роста и совпадает с тем временем, когда щука ещё не достигла половой зрелости. Для щуки р. Анадырь половозрелость наступает в 4+...5+ лет (самки созревают на год позже), таловская щука становится зрелой в 3+ лет (и самцы и самки). Второй период роста выражается в более низких значениях и, как правило, включает годы жизни рыб после наступления половой зрелости, когда происходят изменения физиологического состояния особей, т.е. на первое место начинают выходить репродуктивные процессы, использующие значительную часть энергетических ресурсов организма, в связи с чем и наблюдается снижение темпов соматического роста (Мина, 1976; Шатуновский, 1980; Иванков, 2001).

На показатели роста особей оказывают влияние различные факторы окружающей их среды (биотические, климатические и гидрологические факторы водоёма). Благодаря длительным мониторинговым наблюдениям за щукой среднего течения р. Анадырь имеется возможность изучения степени влияния некоторых биотических и абиотических факторов на рост щуки.

Одним из важнейших биотических факторов, оказывающий значительное влияние на состояние сообщества рыб (и щуки в частности) в р. Анадырь является заходящее на нерест, многочисленное стадо кеты (крупнейшее на Северо-Востоке России), численность которого подвержена значительным годовым колебаниям (Черешнев, 2008). Привносимая кетой аллохтонная органика (в виде погибших после нереста рыб) утилизируется в речной экосистеме, тем самым, повышая продуктивность всей поймы. Из абиотических параметров среды наиболее значимым являются изменение уровня воды и её температура в районе исследований, оказывающие существенное влияние на условия нереста и нагула щуки. Оценка степени влияния перечисленных выше

факторов проведена нами по одному из информативных биологических показателей состояния популяции – линейному росту особей.

Для ретроспективного анализа линейного роста было отобрано 205 особей, не достигших половой зрелости, т.е. не старше 5+ лет. Подобное ограничение вызвано тем, что, во-первых, у старших рыб вероятны ошибки при определении возраста, а, во-вторых, после наступления половой зрелости существенно изменяются условия нагула и, соответственно, темп роста: одни рыбы нагуливаются перед первым нерестом, другие – участвуют в нерестовой миграции, третьи – восстанавливаются после нереста (вследствие этого, на регистрирующих структурах возможна закладка дополнительных зон, что может привести к ошибке при определении возраста рыб). Для нивелирования возможных погрешностей при оценке линейного роста рыб в различные годы жизни мы брали прирост длины тела только в 3 года. В результате расчётов были получены среднегодовые приросты тела за период 1988-1992 гг. и 1997-2010 гг.

Анализ связи между численностью, заходящей в реку на нерест кеты и расчисленным линейным ростом щуки показал, что высоким среднегодовым приростам предшествовала (за 1-2 года) значительная величина подхода лосося и наоборот ($R^2 = 0,59$; при $n = 19$, $p < 0,05$). Так, численность зашедшей в 1987 г. кеты составила 4,4 млн. особей, что способствовало более высоким (12,5 см) линейным приростам щуки в 1989 г. В последующие годы величина подхода уменьшилась и в 1992 г. достигла минимального значения (0,7 млн. особей), в это же время годовой прирост щуки также снижается до 8,3 см (Рисунок 5.1.5) (Грунин, 2010; Шестаков, 2012). Подобная картина отмечена и в последующие годы. Данная взаимосвязь, ранее обнаруженная для некоторых сиговых и хариусовых видов рыб, обитающих в Анадырском бассейне, несомненно, не является случайной, и отражает общую закономерность изменения

продуктивности речной экосистемы в зависимости от численности, заходящей на нерест кеты (Черешнев, 2003; Шестаков, 2006, 2009, 2011, 2012).

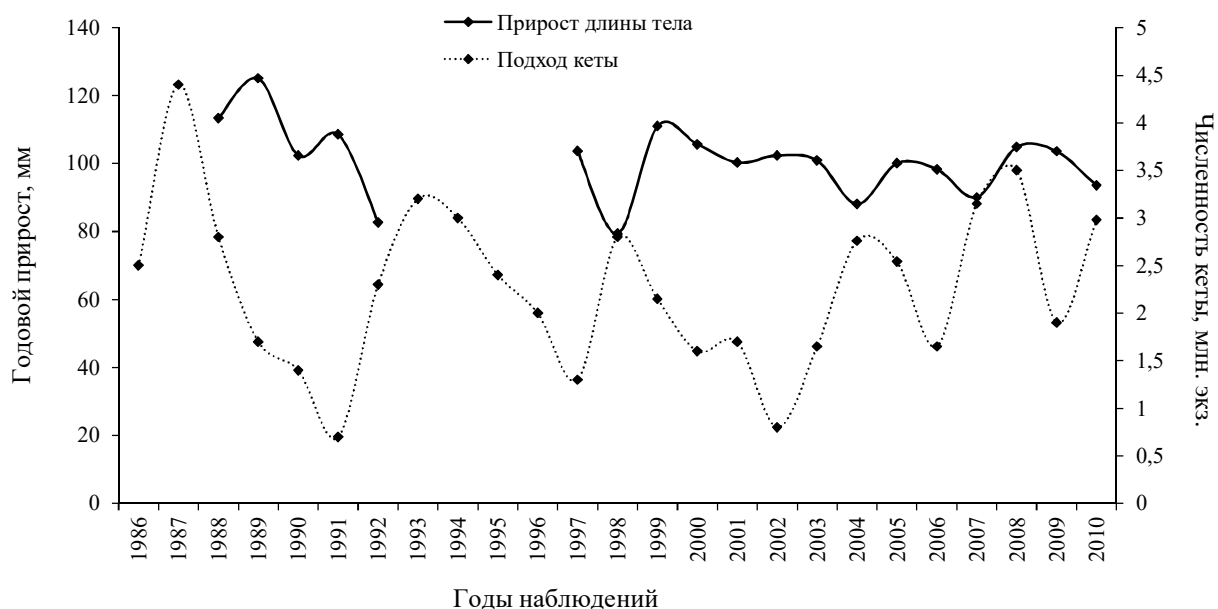


Рисунок 5.1.5 – Изменение расчисленных приростов длины тела щуки р. Анадырь за третий год жизни в зависимости от величины подхода кеты

Влияние величины подходов кеты на рост щуки происходит опосредованно как через количество скатывающихся мальков лосося весной следующего года, так и через молодь и взрослых особей сигов (которые составляют основу рациона), которые нагуливаются в акватории Марковской впадины, питаясь преимущественно водными беспозвоночными (продукция последних, как правило, также зависит от аллохтонной органики). Помимо этого, в питании щуки первого года жизни водные беспозвоночные также играют значимую роль.

Взаимосвязь абиотических факторов и изменчивости линейного роста рыб проследили на примере влияния уровня и температуры воды в районе исследований. В зависимости от сезона года их влияние на годовые приросты тела различно (Рисунок 5.1.6, 5.1.7) (Грунин, 2010). У неполовозрелой щуки

среднего течения р. Анадырь в период открытой воды можно выделить два пика пищевой активности: в июне-начале июля и в конце августа – сентябре.

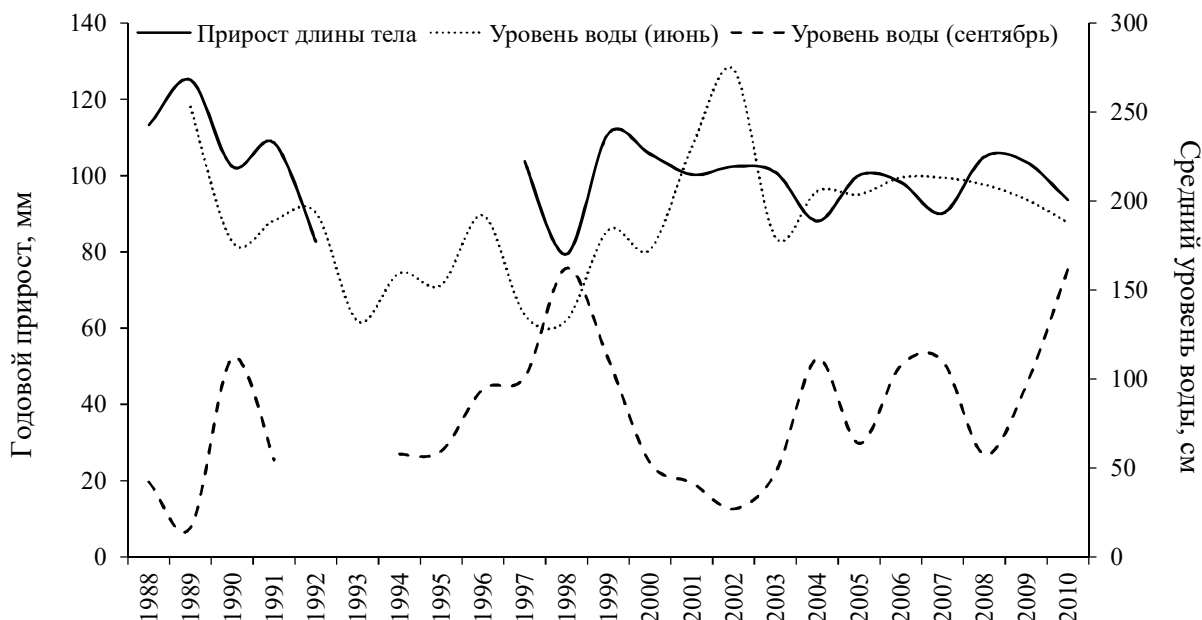


Рисунок 5.1.6 – Изменение расчисленных приростов длины тела щуки р. Анадырь за третий год жизни в зависимости от изменения уровня воды в июне и сентябре

Сравнение годовых приростов длины тела рыб и колебаний уровня воды в рассматриваемые периоды времени показало что:

- корреляция между линейными приростами щуки и средним уровнем воды в июне положительно средняя ($R^2 = 0,48$; при $n = 18$, $p < 0,05$);
- корреляция между линейными приростами и средним уровнем воды в сентябре отрицательно сильная ($R^2 = -0,70$; при $n = 19$, $p < 0,01$);
- корреляция между линейными приростами и средней температурой воды в июне отрицательно средняя ($R^2 = -0,61$; при $n = 18$, $p < 0,05$);
- корреляция между линейными приростами и средней температурой воды в сентябре отрицательно средняя ($R^2 = -0,54$; при $n = 18$, $p < 0,05$).

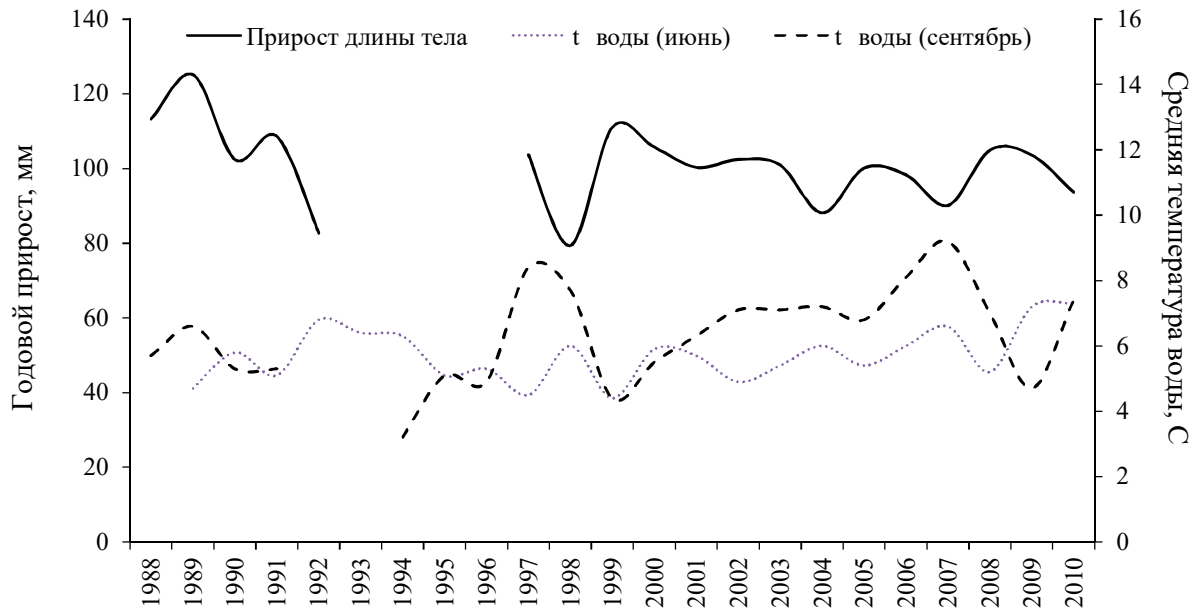


Рисунок 5.1.7 – Изменение расчисленных приростов длины тела щуки р. Анадырь за третий год жизни в зависимости от изменения температуры воды в июне и сентябре

Высокий уровень воды в июне способствует лучшему распределению по пойме реки подростов молоди сигов, совершающих в этот период перемещения из мест зимовки в районы нагула, что, в свою очередь, делает их более доступными для питания разноразмерной щуки в данном районе, обитающей в тех же биотопах. С другой стороны, отсутствие осеннего паводка, способствует образованию больших скоплений молоди и половозрелых сигов, выходящих в это время, из пойменных озёр (где они нагуливаются в летний период) в русло реки для последующих миграций к местам нереста и зимовки. В свою очередь, это приводит к минимизации энергетических затрат щуки на поимку добычи. Отрицательная корреляция между линейными приростами тела и температурой воды отражает, с одной стороны, взаимосвязь между ростом рыбы и уровнем воды, т.е. в годы с высоким уровнем воды её температура, как

правило, ниже и наоборот. С другой стороны, при повышении температуры воды интенсивность питания щуки снижается. Наше наблюдение согласуется с выводами других исследователей, которые также отметили, что повышение температуры воды выше оптимальной может негативно сказываться на интенсивности питания щуки и, как следствие, темпе роста особей (Желтенкова, 1949; Бойко, 1955; Попова, 1979; Иванова, 2005; Крайнюк, 2014; Hokanson, 1973; Bevelhimer, 1985; Craig, 1996).

5.2. Размерная изменчивость внешнеморфологических признаков сеголетков щуки

В пределах ареала щука характеризуется значительной вариабельностью отдельных биологических показателей (темп линейного и весового роста, плодовитость, показатели упитанности и др.), а также меристических и пластических признаков (Ефимова, 1949; Макковеева, 1956; Тарнавский, 1967; Попова, 1971; Груздева, 1996; Пресноводные рыбы..., 2001; Crossman, 1980). Морфометрические исследования взрослых особей щуки проводили неоднократно (Меньшиков, 1947; Зиновьев, 1978; Груздева, 1996; Пресноводные рыбы..., 2001). В то же время, данные о размерной изменчивости сеголетков щуки, для которых обычно характерна высокая вариабельность экстерьерных признаков, в литературе встречаются заметно реже (Грунин, 2004; Иванова, 2004). Вместе с тем, изучение морфометрических показателей молоди щуки первого года жизни способствует более полному представлению об особенностях линейного роста и отдельных частей их тела на первом году жизни. Наша задача заключалась в изучении характера изменчивости морфотипа сеголетков щуки среднего течения р. Анадырь и сравнении полученных результатов с аналогичными из других районов ареала.

Для изучения размерной изменчивости морфотипа использовали сеголетков щуки, пойманных в августе-сентябре 2005 года, которых разбили на

4 размерные группы: 40-60, 60-80, 80-100 и 100-120 мм, каждая из которых насчитывала 15, 22, 13 и 10 особей соответственно. Было установлено, что мелкие щуки (40-60 мм) отличались от рыб второй размерной группы (60-80 мм) относительно меньшими размерами головы (достоверно отличаются 3 из 5 признаков), а также более низкой высотой тела и уменьшенной поверхностью большинства плавников (Таблица 5.2.1, 5.2.2) (Грунин, 2005б).

Таблица 5.2.1 – Морфометрические признаки сеголетков щуки среднего течения р. Анадырь разных размерных групп

Признак	Размерные группы, мм			
	40-60	60-80	80-100	100-120
l, мм	51,4±1,46	68,7±1,04	90,0±1,70	109,6±1,59
Q, г	0,95±0,10	3,88±0,20	7,4±0,47	13,72±0,53
ao	14,3±0,21	14,8±0,15	13,8±0,14	13,5±0,18
o	6,5±0,63	5,4±0,08	5,1±0,11	4,7±0,10
po	12,1±0,18	12,7±0,20	12,3±0,15	12,3±0,17
lm	10,0±0,16	10,6±0,11	11,1±0,14	11,3±0,16
lmd	20,3±0,20	21,2±0,29	20,3±0,09	20,3±0,23
c	33,7±0,26	34,0±0,29	32,4±0,23	31,7±0,29
H	12,3±0,25	14,2±0,23	15,1±0,23	15,5±0,14
h	4,2±0,13	5,0±0,10	5,7±0,11	6,0±0,08
aD	73,3±0,28	73,7±0,39	73,1±0,47	73,3±0,25
rD	13,2±0,14	13,8±0,25	15,2±0,21	15,5±0,20
P-V	24,6±0,24	24,3±0,26	25,1±0,26	26,3±0,31
V-A	16,0±0,24	16,4±0,21	17,6±0,25	18,0±0,17
lca	12,7±0,21	12,6±0,16	14,1±0,29	14,5±0,18
ID	11,5±0,23	12,3±0,18	12,2±0,24	12,0±0,20
hD	9,6±0,27	10,5±0,18	12,0±0,21	12,4±0,27
lA	9,0±0,18	9,1±0,13	8,8±0,18	9,1±0,19
hA	10,4±0,26	10,7±0,26	11,8±0,24	11,9±0,23
IP	6,0±0,25	7,6±0,24	9,5±0,38	10,0±0,16
IV	8,8±0,22	8,8±0,24	10,5±0,25	11,0±0,17
IC ₁	11,7±0,28	12,6±0,20	13,8±0,26	14,3±0,29
IC ₂	11,7±0,25	12,7±0,23	14,2±0,32	14,7±0,23
n	15	22	13	10

Примечание: в таблице представлены средняя арифметическая признака и её ошибка.

Таблица 5.2.2 – Сравнение по *t*-критерию Стьюдента морфометрических признаков сеголетков щуки среднего течения р. Анадырь разных размерных групп

Признак	Размерные группы, мм			
	40-60 и 60-80	60-80 и 80-100	80-100 и 100-120	40-60 и 100-120
l, мм	***	***	***	***
Q, г	***	***	***	***
ao		***		**
o		*	*	**
po	*			
lm	**	**		***
lmd	*	**		
c		***		***
H	***	**		***
h	***	***	*	***
aD				
rD	*	***		***
P-V		*	**	***
V-A		***		***
lca		***		***
ID	*			
hD	**	***		***
lA				
hA		**		***
IP	***	***		***
IV		***		***
IC ₁	*	*		***
IC ₂	**	***		***

Примечание: различия между признаками достоверны: * – при $p < 0,05$, ** – при $p < 0,01$, *** – при $p < 0,001$

Особи длиной 80-100 мм достоверно отличались от рыб предыдущей размерной группы по 17 из 21 исследованного признака. У них относительно небольшая голова, меньше длина рыла, диаметр глаза и длина нижней челюсти, но высота головы, напротив, достоверно больше. Туловище у особей этой группы более длинное и высокое с увеличенным хвостовым стеблем, все плавники также увеличиваются в размерах. Щуки длиной 100-120 мм значимо отличались от рыб длиной 80-100 мм по трём признакам. У самых крупных особей диаметр глаза достоверно меньше, а высота хвостового стебля и

пектровентральное расстояние больше, чем у молоди щуки предыдущей размерной группы (Грунин, 2005б).

Таким образом, у всех сеголетков щуки к началу сентября, несмотря на разный темп роста и, следовательно, длину и массу тела, произошли изменения относительной величины целого ряда морфометрических характеристик. Прежде всего, у них увеличивается мощность хвостового стебля, а также высота спинного и анального плавников – стабилизаторов положения тела рыб в толще воды, что в свою очередь приводит к усилению скорости движения и поворотливости рыб (Алеев, 1957). Данное обстоятельство имеет существенное значение при осенних перемещениях молоди: осенние паводки, до наступления ледостава, способствуют её выходу из изолированных в летнее время мелких озер и проток в основное русло реки. Необходимо отметить, что величина всех плавников и хвостового отдела тела достоверно возрастает у сеголетков длиной до 80-100 мм (3-я декада августа), т.е. до начала осенних перемещений молоди (Грунин, 2005б).

Характер изменения пропорций головы и тела тесно взаимосвязан со спектром питания молоди щуки. В первой половине лета (примерно до середины июля) основная масса сеголетков (40-60 мм) характеризовалась относительно коротким телом, большой головой с крупными глазами, коротким и относительно узким хвостовым стеблем. Форма их тела в должной мере способствовала захвату мелкого и мало подвижного корма, каким является зоопланктон и донные беспозвоночные. В этот период жизни основу рациона молоди щуки составляют личинки хирономид, кладоцеры, личинки поденок и прочие беспозвоночные. Однако постепенно мальки перестают питаться беспозвоночными животными и переходят на потребление сеголетков других видов рыб. Переход на хищный образ жизни осуществляется при достижении длины 60-70 мм. К концу июля доля сеголетков щуки потребляющих молодь других рыб составила 18,0%, в начале августа – 65,0%, а к третьей декаде

августа вся молодь потребляла рыбную пищу. Закономерное увеличение с течением времени рыбной составляющей в рационе питания сеголетков щуки отмечали многие исследователи (Макковеева, 1956; Попова, 1971; Фан Чонг Хау, 1971; Сазонова, 1981). Неизбежность смены мелких кормовых объектов питания на крупные по мере роста рыб убедительно доказана с точки зрения экономии энергии на захват добычи (Карзинкин, 1952; Шатуновский, 2001).

Сеголетки, ведущие хищный образ жизни отличались относительно небольшой головой и глазами (размер которых в последующем только уменьшается), возросшей длиной нижней челюсти, длинным крупным туловищем с хорошо развитым хвостовым стеблем. Такая форма тела позволяла делать быстрый и сильный бросок, свойственный для хищников-засадчиков при охоте за крупным и подвижным кормом, а большая масса тела позволяла увеличивать скорость броска.

Для сравнения полученных результатов мы использовали данные по сеголеткам щуки из бассейна р. Кама (Грунин, 2004) и молоди, выращенной в экспериментальном пруду (ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская обл.) (Иванова, 2004). По большинству пластических признаков сеголетки щуки среднего течения р. Анадыр не отличаются от популяций молоди из бассейна р. Кама и сеголетков из искусственного пруда. Проведенное сопоставление наших и литературных данных показывает, что сезонные изменения в морфотипе всех трёх выборок носят сходный характер. Можно сказать, что изменчивость экстерьерных показателей с ростом щуки носит функциональный характер и является одним из способов адаптации организма к изменяющимся экологическим условиям в процессе онтогенеза.

Глава 6. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

Воспроизводительная способность популяции щуки, как и любого другого вида рыб, находится в тесной связи с возрастом наступления половой зрелости, соотношения полов и возрастного состава популяции, но, главное, величиной абсолютной плодовитости самок того или иного возраста (Спановская, 1983; Иванков, 2001; Силивров, 2007). Кроме того, показатель плодовитости (абсолютной и относительной) является важнейшим видовым признаком. Поскольку щука является обычным компонентом пресноводной ихтиофауны во всех рассматриваемых нами водоёмах Северо-Востока России, вопросы её воспроизводства представляют определённый интерес.

6.1. Соотношение полов

Как известно, численное соотношение самцов и самок в разных возрастных группах отражает половую структуру популяции (Яблоков, 1987). Необходимость её изучения исходит из того, что данный параметр является важной характеристикой раздельнополой популяции, отражающий её взаимодействие со средой (Макеева, 1965; Никольский, 1974). При этом, соотношение полов в пределах одной популяции может различаться у рыб разного размера и возраста, в период нагула и нереста.

В рассматриваемых выборках из водоёмов Северо-Востока России в нагульный период соотношение полов различно, но чаще было в пользу самок (Таблица 6.1.1). Интересна закономерность, отмеченная у щуки в среднем течении р. Анадырь, где в контрольных уловах за весь период наблюдений соотношение полов всегда было в пользу самок. Аналогичная ситуация наблюдалась также в р. Великая.

Напротив, во всех сборах р. Майн самцов было больше, чем самок. Аналогичное соотношение полов также отмечено практически во всех

выборках из водоёмов бассейна Охотского моря, исключение составляют уловы щуки из оз. Таловское и Пареньское, в которых преобладали самки, а не самцы.

Таблица 6.1.1 – Соотношение полов в контрольных уловах щуки из рассматриваемых водоёмов Северо-Востока России, в %

Место сбора, период лова	Самцы	Самки	Место сбора, период лова	Самцы	Самки
в период нагула					
р. Анадырь, 1971-1977 гг.	40,4	59,6	р. Великая, 2009 г.	41,5	58,5
р. Анадырь, 1984-1985 гг.	44,7	55,3	р. Хатырка, 1987 г.	59,1	40,9
р. Анадырь, 1993 г.	43,9	56,1	р. Пенжина, 1975 г.	58,7	41,3
р. Анадырь, 2002-2013 гг.	41,6	58,4	р. Гижига, 1983 г.	46,6	53,4
р. Майн, 1970 г.	52,2	47,8	р. Колыма, 2004 г.	55,0	45,0
р. Майн, 1984-1987 гг.	54,2	45,8	оз. Майоровское, 1976 г.	47,5	52,5
р. Майн, 1994 г.	61,9	38,1	оз. Майоровское, 1987 г.	55,6	44,4
р. Майн, 2008-2010 гг.	46,7	53,3	оз. Красное, 1986 г.	59,7	40,3
р. Канчалан, 1986 г.	57,7	42,3	оз. Пареньское, 1985 г.	39,0	61,0
р. Великая, 1986 г.	43,4	56,6	оз. Таловское, 1990 г.	30,3	69,7
в период нереста					
р. Анадырь, 2008 г.	52,9	47,1	оз. Майоровское, 2008 г.	51,4	48,6

В нерестовых скоплениях щуки в среднем течении р. Анадырь соотношение полов, с небольшим перевесом, было в пользу самцов, хотя в нагульный период, напротив, по численности доминировали самки. В оз. Майоровское в период нереста соотношение полов также было в пользу самцов. Возможно, что преобладание самцов в период нереста обусловлено их большей активностью. В это время они объединяются в небольшие группы (по

2-3 самца), каждая из которых принимает участие в размножении с несколькими самками (Ефимова, 1949; Попова, 2002; Scott, 1973).

С одной стороны, наблюдаемое численное преимущество самок в уловах, может быть связано с тем, что, по сравнению с ними, самцы имеют меньшие предельные размеры тела (Таблица 4.9). В этом случае, определённую роль играет селективность сетных орудий лова, которые обычно ориентированы на изъятие из популяции крупных (половозрелых) особей, т.е. с их помощью чаще будут захватываться самки. Данное предположение косвенно подтверждает динамика соотношения полов в онтогенезе (Таблица 6.1.2). Анализ изменения соотношения полов щуки из среднего течения р. Анадырь в онтогенезе показал, что до наступления массового полового созревания (7+ лет) соотношение полов было примерно равным, с небольшими отклонениями в ту или иную сторону, которые совпадали со временем наступления половозрелости самцов (4+ лет) и самок (5+...6+ лет). С возрастом, в старших группах численное преимущество самок только увеличивалось.

Таблица 6.1.2 – Динамика соотношения полов в онтогенезе щуки среднего течения р. Анадырь (объединённая выборка 2002-2013 гг.), экз. (в %)

Возраст, лет	Самцы	Самки	Возраст, лет	Самцы	Самки
2+	2 (28,6)	5 (71,4)	10+	78 (35,1)	144 (64,9)
3+	11 (45,8)	13 (54,2)	11+	30 (23,1)	100 (76,9)
4+	32 (51,6)	30 (48,4)	12+	16 (29,6)	38 (70,4)
5+	36 (43,9)	46 (56,1)	13+	4 (10,3)	35 (89,7)
6+	70 (47,3)	78 (52,7)	14+	-	18 (100)
7+	168 (54,4)	141 (45,6)	15+	-	6 (100)
8+	204 (47,4)	226 (52,6)	16+	-	4 (100)
9+	125 (37,7)	207 (62,3)	Итого:	776 (41,6)	1091 (58,4)

Известно, что численное преимущество самок наблюдается у тех видов рыб, самцы которых нерестуют порционно, а самки одновременно, в связи, с чем самцы могут участвовать в нересте с несколькими самками (Никольский,

1958; Roy, 1962). А.И. Ефимова (1949) также наблюдала порционное выделение молок у самцов щуки в бассейне р. Обь.

С другой стороны, численный перевес самцов в уловах может быть результатом повышенной плотности популяции. Считается, что увеличение числа самцов в потомстве является одним из естественных механизмов регуляции численности, возрастающей при высоком пополнении на фоне низкой естественной и промысловой смертности и прочих причин (Никольский, 1974). Причём подобное отмечено как для рыб, так и для наземных позвоночных (Одум, 1986; Vujalska, 1983). Принимая во внимание, что в водоёмах Северо-Востока России одним из лимитирующих факторов численности щуки выступает промысел (промышленный и любительский), можно предположить, что популяции, в которых соотношение полов было в пользу самок, подвержены в той или иной степени воздействию любительского и промышленного лова. В качестве примера можно привести популяции среднего течения р. Анадырь и р. Великая, которые уже несколько десятилетий, в той или иной степени, подвержены воздействию промысла и в которых преобладание самок очевидно (Таблица 6.1.1, 6.1.2).

6.2. Половое созревание

В пределах ареала половое созревание особей щуки происходит в 2+...4+ лет. Вместе с тем, многие исследователи отмечают, что половозрелость у самцов наступает раньше (на 1-2 года), чем у самок (Сычева, 1965; Попова, 1971; Кириллов, 1972, 1979; Биология щуки..., 1980; Иванников, 1992; Scott, 1973; Roche, 1999). На Северо-Востоке России щука созревает несколько позднее (Таблица 6.2.1). В зависимости от типа водоёма и его географического положения возраст впервые созревающих самцов варьирует от 3+ до 7+ лет, самок – от 4+ до 8+ лет, сроки наступления массового полового созревания для обоих полов сдвигаются на 1-2 года. Как правило, в речных водотоках, по

сравнению с озёрами, половое созревание рыб наступает быстрее. Причинами позднего наступления половозрелости особей могут служить более суровые климатические и менее благоприятные гидрологические условия водоёма, а также условия их откорма. Например, в междуречье Анадыря и Майна щука созревает быстрее и при больших размерах тела, чем в других районах Анадырского бассейна. В то же время по сравнению со щукой среднего течения р. Анадырь, гижигинская популяция характеризуется меньшими размерами тела и возрастом впервые созревающих самцов и самок (Таблица 6.2.1) (Грунин, 2003, 2005а, 2006, 2009б, 2014).

Таблица 6.2.1 – Минимальные размеры тела и возраст зрелых особей щуки из водоёмов Севера-Востока России (см/кг/лет)

Место сбора, период лова	Самцы	Самки	Место сбора, период лова	Самцы	Самки
р. Анадырь, 1971-1977 гг.	42,8/0,55/5+	48,7/0,87/5+	р. Великая, 2009 г.	49,5/0,93/5+	49,0/0,98/5+
р. Анадырь, 1984-1985 гг.	35,9/0,38/3+	51,5/1,18/4+	р. Хатырка, 1987 г.	55,0/1,24/7+	57,3/1,45/6+
р. Анадырь, 1993 г.	43,2/0,64/5+	46,4/0,96/6+	р. Пенжина, 1975 г.	46,0/0,69/5+	54,0/1,20/7+
р. Анадырь, 2002-2013 гг.	45,0/0,69/4+	54,5/1,34/5+	р. Гижига, 1983 г.	30,6/0,29/4+	30,2/0,27/4+
р. Майн, 1970 г.	64,0/1,57/6+	65,0/1,50/5+	оз. Майоровское, 1987 г.	50,9/1,06/7+	59,0/1,60/8+
р. Майн, 1984-1987 гг.	43,2/0,57/6+	58,6/1,38/7+	оз. Майоровское, 2008 г.	46,5/0,73/5+	54,0/1,08/6+
р. Майн, 1994 г.	49,5/0,90/4+	49,0/0,84/4+	оз. Красное, 1986 г.	41,3/0,48/6+	47,4/0,88/7+
р. Майн, 2008-2010 гг.	56,0/1,30/6+	67,0/2,02/8+	оз. Пареньское, 1985 г.	39,5/0,50/7+	44,4/0,78/8+
р. Канчалан, 1986 г.	40,5/0,46/5+	52,0/1,06/7+	оз. Галовское, 1990 г.	44,0/0,61/5+	59,0/1,20/7+
р. Великая, 1986 г.	47,0/0,81/7+	53,7/1,08/7+			

Примечание: полужирным шрифтом выделены данные, полученные из сборов в начале лета. Отсутствие данных по р. Колыма (2004 г.) и оз. Майоровское (1976 г.) связано с наличием в выборке только половозрелых особей.

Влияние типа водоёма и, соответственно, его гидрологических и климатических условий можно проследить на примере популяций щуки из озёр Таловское и Пареньское (бассейн Охотского моря). Ф.Н. Кириллов с соавторами (1979) отмечал, что в Вилюйском водохранилище щука обычно становится зрелой на шестом году жизни, в то время как в р. Обь или оз. Байкал особи созревают в 2+...3+ лет и считал, что сроки наступления половой зрелости рыб в значительной степени лимитируются суммой тепла. Таловское озеро более мелководное, чем Пареньское и, вследствие этого, быстрее прогревается. Благоприятный термический режим пойменного озера позволяет таловской щуке созревать на 2-3 года раньше и при больших размерах тела, чем пареньской популяции, которая находится в более жёстких климатических и гидрологических условиях ледникового озера.

Все особи, пойманные в районе среднего течения р. Колыма были зрелыми. Однако, согласно информации других исследователей, щука в бассейне р. Колыма достигает половой зрелости на четвёртом году жизни (Новиков, 1966; Кириллов, 1972, 2002).

В целом, самцы созревают при меньших размерах тела, чем самки. Возраст и размеры тела впервые созревающих рыб хорошо коррелируют с темпом роста щуки. Для медленнорастущих особей свойственны более поздние сроки наступления половой зрелости, меньшие размеры тела и наоборот (Таблица 5.1.3, 5.1.8, 6.2.1, Рисунок 5.1.1, 5.1.2). Помимо этого, многие исследователи отмечают для рыб изменение темпов линейного и весового роста в период полового созревания, что справедливо и в нашем случае (Таблица 5.1.9). Стоит отметить, что снижение линейных и весовых приростов приходится на начало функционирования репродуктивной системы.

Изменчивость возраста и минимальных размеров тела, впервые созревающей щуки в разные годы наблюдений можно проследить на примере уловов из Марковской впадины. Минимальные показатели (возраст и размеры

тела) особей среднего течения р. Анадырь и р. Майн, нерестующих первый раз, отмечены в 80^е годы прошлого столетия, в период наиболее интенсивного промысла на данных водотоках (Грунин, 2005а, 2014). Это факт согласуется с мнением, что достижение половой зрелости в более молодом возрасте ускоряет темп воспроизводства популяции и тем самым способствует увеличению её численности (Никольский, 1974).

6.3. Нерест

Наблюдения за нерестом было проведено весной 2008 года в двух разных биотопах Марковской впадины (Грунин, 2009б). Рыб отлавливали ставными сетями с ячеей 40-60 мм на двух участках: в оз. Майоровское (72 экз.) и в среднем течении р. Анадырь (пр. Щучья) (104 экз.) (Рисунок 1.1).

Вскрытие ледового покрова на р. Анадырь произошло 24 мая. Спустя сутки было зафиксировано начало весеннего паводка, который 4-5 июня достиг своих пиковых значений. Выборка в районе среднего течения р. Анадырь была взята 31 мая. Температура воды в протоке Щучья в это время составляла 3,1-4,0^оС, повышаясь в вечернее время на залитых, прогреваемых участках до 5,5-6,0^оС. Нерестовой активности щуки отмечено не было, гонады пойманных особей имели IV-V стадию зрелости. В преднерестовых скоплениях незначительно преобладали самцы (53,0%). Наши данные согласуются с информацией о соотношении полов щуки Гилёвского водохранилища (Михайлов, 2014), оз. Лача (Биология щуки..., 1980), бассейна р. Обь (Ефимова, 1949). Однако, в нерестовых скоплениях щуки в Цимлянском (Доманевский, 1958) или Рыбинском (Захарова, 1956) водохранилищах преобладали самки. По наблюдениям других исследователей, окончание нереста приходится на пиковые значения весеннего паводка (Биология щуки..., 1980). Таким образом, можно предположить, что продолжительность нереста щуки в районе русловой части р. Анадырь составляет примерно 7-8 суток (Грунин, 2009б).

Длина пойманных самцов варьировала от 47,0 до 76,5 см, масса – от 0,71 до 3,38 кг, возраст – от 5+ до 10+ лет (Таблица 6.3.1). Основу (76,4%) среди самцов составили особи в возрасте 7+...8+ лет. В контрольной выборке самки были крупнее одновозрастных самцов. Длина их тела колебалась в пределах 52,5-87,0 см, масса – 1,02-5,19 кг, возраст – 6+...12+ лет. Чаще остальных (61,2%) встречались самки 8+...9+ лет (Грунин, 2009б).

Таблица 6.3.1 – Размерно-возрастная структура производителей щуки в среднем течении р. Анадырь в 2008 г.

Возраст, лет	Самцы		Самки	
	Длина тела, см	Масса тела, кг	Длина тела, см	Масса тела, кг
5+	<u>49,0-50,5</u> 49,8 (2)	<u>0,85-0,87</u> 0,86 (2)		
6+	<u>47,0-60,0</u> 53,3 (3)	<u>0,71-1,51</u> 1,15 (3)	<u>52,5</u> (1)	<u>1,02</u> (1)
7+	<u>51,5-64,5</u> 59,1 (15)	<u>1,04-1,90</u> 1,52 (15)	<u>58,5-65,5</u> 61,9 (11)	<u>1,48-2,26</u> 1,76 (11)
8+	<u>61,5-69,0</u> 64,8 (27)	<u>1,60-2,38</u> 1,97 (27)	<u>63,5-69,0</u> 66,0 (14)	<u>1,80-2,50</u> 2,11 (14)
9+	<u>68,5-71,5</u> 70,3 (4)	<u>2,40-3,05</u> 2,70 (4)	<u>64,5-77,0</u> 71,9 (16)	<u>2,18-3,90</u> 2,83 (16)
10+	<u>72,5-76,5</u> 74,0 (4)	<u>2,39-3,38</u> 2,85 (4)	<u>72,5-78,5</u> 75,5 (5)	<u>2,60-3,31</u> 2,93 (5)
12+			<u>85,5-87,0</u> 86,3 (2)	<u>4,83-5,19</u> 5,01 (2)

Примечание: над чертой – пределы изменчивости показателя, под чертой – средняя арифметическая показателя, в скобках – количество экземпляров.

В оз. Майоровское лов производителей щуки проводили в 7 и 15 июня. В первой декаде июня практически вся поверхность озера была ещё покрыта льдом, открытые участки воды были только по периферии и образовывались за счёт общего поднятия уровня воды в водоёме. Температура воды на залитых участках достигала 3,0-3,4°C. Гонады пойманных особей находились на IV стадии зрелости. Выборка включала 22 экземпляра, с небольшим преобладанием самцов, т.е. соотношение полов было сходно с таковым в среднем течении р. Анадырь. В целом, длина пойманных рыб изменялась от

50,0 до 81,5 см, масса – от 0,88 до 3,33 кг (Таблица 6.3.2). Возраст таких рыб варьировал от 6+ до 12+ лет (Грунин, 2009б).

Таблица 6.3.2 – Размерно-возрастная структура производителей щуки в оз. Майоровское в 2008 г.

Возраст, лет	Самцы		Самки	
	Длина тела, см	Масса тела, кг	Длина тела, см	Масса тела, кг
7 июня				
6+	<u>50,0</u> (1)	<u>0,88</u> (1)		
7+	<u>57,5-58,0</u> 57,8 (2)	<u>1,45-1,57</u> 1,51 (2)	<u>53,5-56,5</u> 55,5 (3)	<u>1,13-1,33</u> 1,25 (3)
8+	<u>60,0-68,0</u> 64,0 (3)	<u>1,56-2,28</u> 1,91 (3)	<u>62,5-68,0</u> 64,8 (4)	<u>1,77-2,23</u> 1,96 (4)
9+	<u>66,5-70,0</u> 68,2 (3)	<u>2,09-2,33</u> 2,24 (3)	<u>71,5-72,5</u> 72,0 (2)	<u>2,48-2,70</u> 2,59 (2)
10+	<u>71,5-73,0</u> 72,3 (2)	<u>2,36-3,13</u> 2,75 (2)		
11+			<u>81,5</u> (1)	<u>3,33</u> (1)
12+	<u>77,0</u> (1)	<u>3,34</u> (1)		
15 июня				
5+	<u>40,5-46,5</u> 43,5 (2)	<u>0,58-0,73</u> 0,66 (2)		
6+	<u>56,0</u> (1)	<u>1,23</u> (1)	<u>51,5-54,0</u> 52,6 (4)	<u>1,04-1,08</u> 1,05 (4)
7+	<u>51,5-60,5</u> 56,9 (8)	<u>0,98-1,66</u> 1,37 (8)	<u>54,5-58,0</u> 56,5 (3)	<u>1,22-1,46</u> 1,30 (3)
8+	<u>60,0-66,5</u> 64,0 (6)	<u>1,56-2,11</u> 1,86 (6)	<u>60,0-67,0</u> 63,4 (9)	<u>1,33-2,17</u> 1,72 (9)
9+	<u>67,0-72,5</u> 69,2 (5)	<u>2,09-2,69</u> 2,34 (5)	<u>69,0</u> (1)	<u>1,95</u> (1)
10+	<u>71,0-72,5</u> 71,8 (2)	<u>2,49-2,87</u> 2,68 (2)	<u>71,0-79,0</u> 74,1 (4)	<u>2,30-3,76</u> 2,93 (4)
11+	<u>75,0</u> (1)	<u>3,34</u> (1)	<u>74,5-78,5</u> 75,6 (4)	<u>2,73-3,94</u> 3,07 (4)

Примечание: Над чертой – пределы изменчивости показателя, под чертой – средняя арифметическая показателя, в скобках – количество экземпляров.

К середине июня озеро было полностью свободно ото льда, температура воды на мелководных участках к вечеру прогревалась до 8,5-10,0°С. Все пойманные рыбы были уже отнерестовавшими (гонады находились на VI

стадии). Соотношение полов в данной выборке было равным, всего было поймано 50 экземпляров. Самцы были в возрасте 6+...11+ лет, длиной от 40,5 до 75,0 см, массой – от 0,58 до 3,34 кг. Также как и в среднем течении р. Анадырь, преобладали (56,0%) особи в возрасте 7+...8+ лет. Самки были несколько больших размеров – 51,5-78,5 см и 1,04-3,94 кг. Их возраст варьировал от 7+ до 11+ лет, треть (36,0%) особей была 8+ лет (Таблица 6.3.2) (Грунин, 2009б).

Состояние половых желёз самцов и самок щуки оз. Майоровское указывает на то, что нерест прошёл между проводимыми контрольными ловами, т.е. продолжительность нереста не превышала 7 суток, что согласуется с нашим предположением о длительности нереста в русловой части р. Анадырь. В других водоёмах ареала, согласно литературным данным, массовый нерест щуки также продолжается 5-10 суток (Суханова, 1979; Биология щуки..., 1980; Михайлов, 2014; Scott, 1973).

Можно заключить, что условия и продолжительность нереста щуки в районе Марковской впадины сходны с таковыми в других районах ареала. Нерестовый ход начинается гидрологической весной, после вскрытия ледового покрова. В южных частях ареала щуки это время выпадает на конец марта-начало апреля, но чем северней расположен водоём, тем существеннее смещение сроков вплоть до конца мая-середины июня. Нерест особей щуки происходит во время весеннего половодья. В это время формируются, выстланные прошлогодней растительностью свежезалитые мелководные пойменные территории, которые прогреваются до +5-6°C. Таким образом, основные нерестилища приурочены к системе пойменных озёр и проток. Сроки нереста составляют 7-10 дней. Лимитирующими факторами условий нереста может стать малоснежная зима и холодная весна, вследствие чего уровень весенних паводковых вод становится ниже среднемноголетних значений. При таких условиях площадь и качество формируемых нерестовых зон будет

существенно ниже. Кроме этого, медленный прогрев воды ограничивает и сдвигает сроки проведения нереста. Все эти факторы оказывают влияние на численность популяции щуки, которая, в свою очередь определяет темп линейного и весового роста, параметры созревания и плодовитости рыб, пространственное распределение особей и их пищевые отношения и т.д.

6.4. Плодовитость

Величина плодовитости, наряду с возрастом наступления половой зрелости, соотношением полов и возрастным составом популяции характеризует воспроизводительную способность популяции рыб (Поляков, 1962; Никольский, 1974; Алимов, 2003). Помимо этого, показатели абсолютной и относительной плодовитости являются важнейшими признаками вида (Иванков, 2001). Они варьируют в связи с изменениями условий обитания и могут служить в качестве индикатора состояния популяции. Для щуки как для облигатного хищника-ихтиофага изменение показателей плодовитости можно рассматривать как своего рода следствие динамического равновесия между хищником и его кормовой базой. С другой стороны, в роли фактора, влияющего на воспроизводительную способность её популяций, могут выступать также условия нереста и антропогенный фактор, в водоёмах Северо-Востока России представленный, преимущественно промышленным и любительским ловом.

Изучение абсолютной (АП) и относительной (ОП) плодовитости проведено в основном на примере популяции щуки среднего течения р. Анадырь (Грунин, 2005а, 2009б, 2014). Полученные данные свидетельствуют о значительной изменчивости плодовитости самок в различные годы наблюдений (Таблица 6.4.1, 6.4.2). Наибольшие средние значения АП и ОП отмечены у щук, пойманных в 1977 г. Рыбы в возрасте 14+ лет имели среднее значение АП равное 142,6 (предельное значение составило 208,0) тыс. икр., ОП – 22,6 (максимальное значение – 33,0) шт./г. В объединённой выборке середины 80^{-х}

годов прошлого столетия средние значения АП и ОП в одновозрастных группах существенно снизились. Наибольшие предельные значения АП и ОП в данной выборке отмечены у рыб старше 14+ лет: 150,1 тыс. икр. и 26,8 шт./г. соответственно.

Таблица 6.4.1 – Возрастная изменчивость абсолютной плодовитости (тыс. икр.) щуки в некоторых исследованных водоёмах Анадырского бассейна

Возраст, лет	р. Анадырь, 1977 г. (сентябрь)	р. Анадырь, 1984-1985 гг. (сентябрь)	р. Анадырь, 2003-2005 гг. (сентябрь)	р. Анадырь, 2008 г. (конец мая)	оз. Красное, 1986 г. (сентябрь)
6+	$\frac{23,1 \pm 4,6}{10,0-41,2}$ (5)	$\frac{20,8}{15,5-26,1}$ (2)	$\frac{16,1}{9,8-22,4}$ (2)	13,5 (1)	
7+	$\frac{32,4 \pm 3,9}{24,7-56,1}$ (7)	$\frac{25,2 \pm 5,7}{11,7-63,8}$ (8)	$\frac{32,5 \pm 3,5}{25,7-44,0}$ (4)	$\frac{18,3 \pm 1,5}{15,0-23,7}$ (5)	
8+	$\frac{33,7 \pm 1,1}{27,7-38,9}$ (10)	$\frac{32,9 \pm 3,7}{16,4-45,2}$ (7)	$\frac{43,2 \pm 2,9}{22,4-82,6}$ (21)	$\frac{20,8 \pm 3,3}{10,1-37,5}$ (7)	
9+	$\frac{47,2 \pm 3,5}{36,2-59,8}$ (5)	$\frac{21,4 \pm 1,0}{15,6-26,9}$ (9)	$\frac{54,1 \pm 1,8}{35,6-72,4}$ (29)	$\frac{32,9 \pm 2,9}{20,9-48,7}$ (9)	$\frac{9,9 \pm 1,2}{8,2-12,8}$ (3)
10+	$\frac{49,0 \pm 5,6}{18,7-83,6}$ (10)	$\frac{33,3 \pm 8,8}{9,2-102,3}$ (9)	$\frac{61,8 \pm 3,3}{37,0-93,8}$ (23)	$\frac{34,6 \pm 6,3}{20,2-46,6}$ (3)	$\frac{16,7}{14,2-19,1}$ (2)
11+	71,1 (1)	$\frac{30,1 \pm 3,0}{20,8-43,9}$ (8)	$\frac{75,5 \pm 3,3}{52,6-108,7}$ (19)		$\frac{30,0}{23,0-37,0}$ (2)
12+	$\frac{113,6 \pm 20,4}{78,4-161,8}$ (3)	$\frac{33,0 \pm 3,7}{21,7-44,4}$ (5)	$\frac{104,8 \pm 4,9}{80,5-137,9}$ (10)	$\frac{58,3}{54,7-62,0}$ (2)	56,9 (1)
13+	$\frac{95,5}{72,5-118,6}$ (2)	32,6 (1)	$\frac{114,0 \pm 3,5}{99,8-126,4}$ (6)		
14+	$\frac{142,6 \pm 31,3}{75,5-208,1}$ (3)	142,6 (1)	$\frac{109,6 \pm 9,2}{90,7-129,6}$ (3)		
15+		139,5 (1)	100,7 (1)		
16+		150,1 (1)			
17+		92,5 (1)			
21+		104,0 (1)			$\frac{85,8}{67,0-104,6}$ (2)

Примечание: над чертой – средняя арифметическая показателя и её ошибка, под чертой пределы варьирования показателя, в скобках указано число рыб.

В сборах 2003-2005 гг. показатели плодовитости щуки вновь увеличиваются. При сравнении с выборками за 1977 и 1984-1985 гг. было

отмечено, что самки, пойманные в последнее десятилетие, имеют более высокие предельные и средние значения АП и ОП в одновозрастных группах (до 10+ лет). При дальнейшем увеличении возраста щук в выборке 2003-2005 гг. показатели плодовитости снижаются и становятся меньше, чем у самок того же возраста из контрольных сборов 70-80^x годов прошлого столетия.

Таблица 6.4.2 – Возрастная изменчивость относительной плодовитости (шт./г) щуки в некоторых исследованных водоёмах Анадырского бассейна

Возраст, лет	р. Анадырь, 1977 г. (сентябрь)	р. Анадырь, 1984-1985 гг. (сентябрь)	р. Анадырь, 2003-205 гг. (сентябрь)	оз. Красное, 1986 г. (сентябрь)
6+	$\frac{15,2 \pm 1,9}{7,9-20,8}$ (5)	$\frac{14,5}{14,0-15,0}$ (2)		
7+	$\frac{19,1 \pm 2,5}{15,1-35,0}$ (7)	$\frac{19,4 \pm 2,4}{9,9-29,9}$ (8)	$\frac{14,6}{13,6-15,6}$ (2)	
8+	$\frac{19,3 \pm 2,2}{12,6-39,0}$ (10)	$\frac{23,7 \pm 2,3}{16,0-34,2}$ (7)	$\frac{19,1 \pm 1,3}{9,2-29,9}$ (15)	
9+	$\frac{20,4 \pm 1,1}{16,3-23,9}$ (5)	$\frac{17,3 \pm 1,1}{11,8-23,1}$ (9)	$\frac{20,5 \pm 0,9}{16,8-29,1}$ (11)	$\frac{12,0 \pm 0,6}{11,1-13,4}$ (3)
10+	$\frac{14,5 \pm 1,5}{5,9-22,6}$ (10)	$\frac{17,7 \pm 2,0}{8,1-29,6}$ (9)	$\frac{22,7 \pm 2,1}{16,8-29,8}$ (5)	$\frac{13,3}{11,0-15,6}$ (2)
11+	15,7 (1)	$\frac{19,0 \pm 1,7}{11,8-28,2}$ (8)	$\frac{22,0 \pm 1,0}{19,5-23,6}$ (3)	$\frac{23,2}{22,3-24,0}$ (2)
12+	$\frac{23,3 \pm 3,8}{16,8-32,4}$ (3)	$\frac{20,7 \pm 2,2}{13,7-27,7}$ (5)	$\frac{23,3}{21,9-24,6}$ (2)	31,4 (1)
13+	$\frac{21,5}{17,7-25,2}$ (2)	15,1 (1)		
14+	$\frac{22,6 \pm 4,3}{16,8-33,0}$ (3)	26,6 (1)		
15+		26,8 (1)		
16+		24,2 (1)		
17+		25,8 (1)		
21+		17,1 (1)		$\frac{26,5}{22,3-30,6}$ (2)

Примечание: над чертой – средняя арифметическая показателя и её ошибка, под чертой пределы варьирования показателя, в скобках указано число рыб.

В пределах ареала величина АП щуки варьирует в очень широких пределах от 2,3 до 400-500 тыс. икр. (Самохвалова, 1971; Банёнене, 1979; Scott, 1973). Считается, что величина АП главным образом связана с условиями нагула и прежде всего обеспеченностью пищей, которая определяется соотношением между численностью хищника и жертвы и степени доступности последней (Спановская, 1983; Силивров, 2007). Одним из объяснений сильной variability величины АП щуки среднего течения р. Анадырь за более чем 30-летний период наблюдений может служить действие антропогенного фактора (в данном случае промышленного лова), который опосредованно через изъятие оказывает влияние на соотношение численности хищника и жертвы. Таким образом, динамическое равновесие между хищником и его кормовой базой можно считать фактором, регулирующим величину АП.

При сравнении показателей АП одновозрастных щук из осенних и весенних сборов в среднем течении р. Анадырь последних лет, мы обратили внимание на существенное снижение среднего значения АП и уменьшение пределов её варьирования в выборке, собранной в конце мая 2008 г. Несмотря на то, что вылов «весенней» щуки проводили на том же участке среднего течения р. Анадырь, что и в сентябре 2003-2005 гг., сравнение данных двух выборок показало сезонное изменение плодовитости щуки в сторону уменьшения (в 1,5-2 раза) количества икры в гонадах преднерестовых рыб (Таблица 6.4.1). В.Н. Иванков (2001), изучая вопросы репродуктивной биологии на примере многих видов рыб, показал, что во время созревания гонад (от стадии их зрелости III до IV) происходит значительное сокращение количества зрелых ооцитов. Таким образом, данные осенних проб могут отражать (в некотором роде) уровень «потенциальной» плодовитости щуки, достигающей максимального значения в этот период времени.

Величина АП щуки из оз. Красное сопоставима с таковой одновозрастных особей среднего течения р. Анадырь, которые были выловлены

в аналогичный период наблюдений (Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008). Расхождение в показателях АП, наблюдаемое лишь до 10+ лет, можно объяснить разным временем наступления полового созревания самок из рассматриваемых биотопов, а также различиями в их линейном и, особенно, весовом росте (Таблица 5.1.1, 6.2.1, Рисунок 5.1.3).

По некоторым водоёмам Северо-Востока России в литературе можно найти сведения по плодовитости щуки. Например, для объединённой выборки рек Пенжина и Таловка В.В. Войтович (1986) отмечает, что абсолютная индивидуальная плодовитость пойманных щук колеблется в пределах 15,8-205,0 и в среднем составляет 64,9 тыс. икр. Приведённые цифры близки к таковым для щуки, обитающей в Марковской впадине, что, несмотря на географическую удалённость водоёмов, может свидетельствовать о сходных условиях нагула. Для бассейна р. Колыма А.С. Новиков (1966) указывал пределы колебания АП щуки от 8,4 до 32,3 тыс. икринок, что сопоставимо с показателями плодовитости щуки из водоёмов Анадырской низменности.

Как и для других видов рыб, у щуки между величиной АП и возрастом, длиной и массой тела существует прямая положительная взаимосвязь (Таблица 6.4.3), которая подчиняется известной закономерности: корреляция АП с массой выше, чем с длиной, с длиной выше, чем с возрастом (Никольский, 1974; Суханова, 1979, 1982; Иванников, 1992; Алимов, 2003; Hubenova, 2007). Этот факт подтверждает мнение некоторых исследователей о том, что наиболее значимым фактором, определяющим плодовитость рыбы, является масса её тела (Иоганзен, 1955; Иванков, 2001).

Известно, что величина АП тесно связана с диаметром икринок (Иванков, 2001). Также как и АП размеры икринок положительно коррелируют с возрастом самок щуки ($R^2=0,53$), их длиной ($R^2=0,53$) и массой ($R^2=0,54$) тела. Измерение диаметра икринок проводили у преднерестовых самок, пойманных в мае 2008 г. путём промеров 10 икринок из 3 участков гонад и вычисления

среднего значения. Измерение икринок было проведено у 25 самок щуки в возрасте от 6+ до 12+ лет, длиной 52,5-87,0 см и массой 1,02-5,19 кг. Среднее значение диаметра икринки составило 2,4 мм, при варьировании от 2,1 до 2,7 мм (Грунин, 2009б). Полученные нами данные не отличаются от значений, озвученных в литературе (Кириллов, 1979; Иванников, 1992; Попова, 2002; Scott, 1973).

Таблица 6.4.3 – Корреляция абсолютной плодовитости щуки с возрастом, длиной и массой тела

Место сбора, период лова	Коэффициент корреляции (R^2) абсолютной плодовитости		
	с возрастом	с длиной	с массой
р. Анадырь, сентябрь 1977 г.	0,85	0,85	0,85
р. Анадырь, сентябрь 1984-1985 гг.	0,66	0,89	0,95
р. Анадырь, сентябрь 2003-2005 гг.	0,84	0,90	0,88
р. Анадырь, конец мая 2008 г.	0,78	0,85	0,87
оз. Красное, сентябрь 1986 г.	0,92	0,94	0,97

В отличие от положительной взаимосвязи АП с возрастом и размерно-весовыми характеристиками тела щуки, для величины ОП исследованных выборок не было отмечено однозначной закономерности с возрастом, длиной и массой тела. Значения показателя ОП рассматриваемых выборок изменялись в пределах 5,9-39,0 икр./г (Таблица 6.4.2). Можно отметить значительное варьирование ОП в пределах возрастных групп, однако у старшевозрастных особей ОП снижается. В пределах ареала рассматриваемый показатель колеблется в очень широких пределах и в разных популяциях составляет от 2-29 до 51-109 икр./г (Спановская, 1983; Иванников, 1992; Lenhardt, 2002). В своей работе В.Д. Спановская и Л.Н. Солонинова (1983), основываясь на анализе собственных и литературных данных по плодовитости щуки из

различных районов ареала, показали способность самок с возрастом усиливать продуцирование икры. У особей при достижении критического значения величины ОП (для щуки не менее 30 икр./г) ускоряется физиологическое старение, что является одной из причин резкого повышения естественной смертности. Возможно, что снижение показателя ОП самок старшего возраста является результатом элиминации наиболее продуктивных особей.

Таким образом, величина и пределы варьирования АП щуки из рассматриваемых выборок сходны с таковыми из других водоёмов ареала. Вариабельность среднего значения АП одновозрастных самок щуки среднего течения р. Анадырь, наблюдаемая за более чем 30-летний период исследований, является результатом изменений условий нагула, опосредованно через влияние антропогенного фактора и работы механизма, регулирующего динамическое равновесие между хищником и его кормовой базой. Отмечена положительная корреляция АП и диаметра икринок с возрастом и размерно-весовыми характеристиками тела. Для величины ОП аналогичной взаимосвязи не выявлено. Для быстрорастущих рыб характерны более высокие показатели плодовитости, для медленнорастущих АП самок того же возраста ниже.

Глава 7. ПИТАНИЕ

Различные аспекты питания (и связанные с ними вопросы) молоди и взрослых особей щуки из разных водоёмов ареала освещены в литературе достаточно широко (Макковеева, 1956; Попова, 1965, 1979; Кириллов, 1972; Терешенков, 1972; Фортунатова, 1973; Орлова, 1976, 1986; Скрыбин, 1977; Ледяев, 1983; Кириллов, 1989; Иванников, 1992; Первозванский, 1992; Столяров, 1997; Хохлов, 2006; Иванова, 2013; Кузьмина, 2014; Dominguez, 2000). Значительный интерес к данному вопросу зачастую был связан (и актуален до сих пор) с тем, что щука как облигатный ихтиофаг оказывает существенное влияние на состояние ихтиоценоза водоёма в целом, особенно на популяции ценных промысловых видов рыб. С другой стороны, исследователей интересовала возможность использования щуки в качестве хищника-мелиоратора, который при вселении в определённый водоём (или при поддержании в нём необходимой численности популяции хищника) мог оказывать воздействие на малоценных рыб на различных экологических участках, с целью уничтожения пищевых конкурентов для вселяемых или уже живущих ценных (в экономическом плане) видов рыб (Кириллов, 1972; Скрыбин, 1977; Биология щуки..., 1980; Ледяев, 1983).

Щука имеет сумеречно-дневной тип двигательной активности и является типичным хищником-засадчиком, обычно охотящимся в прибрежных участках водоёма, но способным совершать и небольшие кормовые миграции. Одним из приспособлений её к хищничеству является ранний нерест вида, что обеспечивает преимущество её молоди после выхода из икры и опережающему развитию по сравнению с молодь других видов рыб. Последние, вылупляясь из икры позднее, становятся жертвой уже подросших сеголетков щуки, которые к этому времени успевают развиться как хищники. Молодь щуки первых дней жизни потребляет в пищу беспозвоночных, при достижении длины 25-50 мм молодь начинает питаться личинками других видов рыб. Смена типа питания

сопровождается изменением пропорций головы и тела (Макковеева, 1956; Грунин, 2004; Иванова, 2004). Многие авторы подчёркивают, что состав пищи и интенсивность откорма щуки может варьировать в зависимости от сезона года, гидрологического типа биотопа или размерно-возрастных характеристик хищника (Полякова, 2007; Михайлов, 2014; Dominguez, 2000). В связи с этим реальное представление о питании щуки в исследуемом водоёме может складываться при условии всестороннего анализа его изменчивости.

Спектр питания щуки в среднем течении р. Анадырь (объединённая выборка 2002-2013 гг.) насчитывает 23 объекта (Таблица 7.1). Его основу, вне зависимости от биотопа, составляет рыбная пища (98,1%). Преобладающими видами являются сиговые рыбы и их молодь (54,5%), в частности, сибирская ряпушка (22,1%), сиг-пыжьян (4,7%). Такие сиговые рыбы как чир, сиг-востряк, обыкновенный валёк встречаются значительно реже, и их общая доля относительно мала (3,4%). Из других видов рыб в питании щуки обычен камчатский хариус (5,3%) и речной гольян (3,4%), единично встречается кета, мальма, нельма, западный слизистый подкаменщик. Как и в других водоёмах ареала, анадырской щуке свойственен каннибализм, при этом она поедает не только собственную молодь (1,9%), но и взрослых особей (11,5%). Отдельно стоит отметить, что значимая доля (15,9%) в рационе щуки приходится на молодь разных видов рыб (тонкохвостого налима, сиговых рыб, кеты, собственная молодь). Из нерыбных объектов чаще (8,1%) встречаются мелкие млекопитающие (бурозубки, полёвки, мыши) и значительно реже (0,9%) некоторые водоплавающие и околоводные птицы. Доля беспозвоночных животных в пище хищника очень мала (0,6%) (Грунин, 2009а; Грунин, 2011).

Известно, что спектр питания щуки может меняться в зависимости от характера биотопа (Кириллов, 1989; Первозванский, 1992). Для проверки этого предположения нами была взята щука, выловленная в двух участках поймы среднего течения р. Анадырь (Рисунок 1.3). Как правило, различия в спектре

питания щуки могут быть связаны с приуроченностью объекта питания, в силу своих биологических и экологических особенностей, к тому или иному биотопу, а также незначительными по дальности перемещениями самого хищника.

Таблица 7.1 – Встречаемость разных объектов в питании щуки в среднем течении р. Анадырь, в %

Объект питания	Общая	Первый участок	Второй участок
Сибирская ряпушка	22,1	1,3	28,6
Сиг-пыжьян	4,7	9,2	3,3
Чир	1,2	0,0	1,6
Обыкновенный валек	1,2	3,9	0,4
Сиг-вожжак	0,9	1,3	0,8
Неопределённые останки сиговых рыб	21,2	18,4	22,0
Нельма	0,3	1,3	0,0
Щука	11,5	0,0	15,1
Камчатский хариус	5,3	22,4	0,0
Речной голец	3,4	6,6	2,4
Кета	0,9	3,9	0,0
Мальма	0,6	1,3	0,4
Западный слизистый подкаменщик	0,9	3,9	0,0
Молодь щуки	1,9	0,0	2,4
Молодь тонкохвостого налима	10,6	14,5	9,4
Молодь сиговых рыб	2,8	3,9	2,4
Молодь кеты	0,6	0,0	0,8
Останки рыб	7,8	11,8	6,5
Миноговые	2,2	7,9	0,4
Птицы	0,9	0,0	1,2
Мелкие млекопитающие	8,1	3,9	9,4
Беспозвоночные	0,3	0,0	0,4
Пиявки	0,3	1,3	

Например, камчатский хариус, западный слизистый подкаменщик, нельма, кета встречаются в рационе щуки, пойманной только на первом участке, в то время как, сибирская ряпушка, чир, молодь и взрослые особи

щуки, встречаются, главным образом, в пище щуки выловленной на втором участке среднего течения р. Анадырь. Отдельные компоненты могут встречаться в пище без привязки к конкретному биотопу, что связано с сезонными особенностями их биологии (например, нерестовыми или кормовыми миграциями). В частности, взрослые особи сиговых рыб (чир, сиг-пыжьян, сибирская ряпушка) обычно нагуливаются в многочисленных протоках и пойменных озёрах Марковской впадины и лишь для нереста (который происходит осенью) поднимаются в среднее и верхнее течения р. Анадырь (Пресноводные рыбы..., 2001; Шестаков, 2006; Черешнев, 2008). Весной выклюнувшиеся личинки сеголетков по руслу реки скатываются в пойменную зону междуречья Анадыря и Майна для последующего нагула (Шестаков, 1998). Поэтому, в пище щуки, пойманной на первом и втором участках среднего течения р. Анадырь, встречаются молодёжь и взрослые особи сиговых рыб. Аналогичная ситуация отмечена для молоди тонкохвостого налима, которая после выклева из икринок скатывается по руслу, расселяясь по многочисленным протокам Марковской впадины (Черешнев, 2008). Встречаемость собственной молоди в пище щуки, пойманной только на втором участке, объясняется тем, что она выклёвывается и нагуливается здесь же и не совершает каких-либо миграций.

На первый взгляд, молодёжь кеты, так же как и сеголетки сиговых рыб должны встречаться в пище щук, пойманных на обоих рассматриваемых участках реки. Однако на деле она была обнаружена только в желудках тех рыб, которые, были выловлены на втором участке. Известно, что сеголетки кеты (как и сеголетки сеголетков) скатываются в период ледохода и последующего весеннего паводка и продолжают свою миграцию к устью р. Анадырь, в связи с жизненным циклом вида (Лососевидные рыбы..., 2002). На наш взгляд, во время миграции по русловой части р. Анадырь их встреча с хищником крайне низка из-за гидрологических особенностей водотока и его мутности в этот

период времени. К тому же, половозрелая часть популяции щуки, в этот же промежуток времени формирует нерестовые скопления на свежезалитых пойменных участках Марковской впадины, вдали от основного русла р. Анадырь. Ниже по течению, при прохождении по территории Марковской впадины, где скорость потока несколько снижается, а также, в силу значительного поднятия уровня воды и соединения мелких протоков и пойменных озёр в единое русло, молодь кеты распределяется по пойме и в достаточно большом количестве попадает в пищу к местной (преимущественно неполовозрелой) щуке (Таблица 7.1). Однако встречается она в рационе щуки в течение непродолжительного периода времени, пока основное количество скатывающихся сеголетков кеты не пройдёт данный отрезок реки.

Таблица 7.2 – Количество объектов питания обнаруженных в одном желудке щуки среднего течения р. Анадырь

Объект питания	Количество (в среднем) в одном желудке щуки, шт.
Молодь сигов	1-3 (1,6)
Молодь тонкохвостого налима	1-6 (1,6)
Молодь кеты	10-15 (12,5)
Молодь щуки	1-2 (1,3)
Сибирская ряпушка	1-4 (1,2)
Сиговые рыбы	1-2 (1,1)
Речной гольян	1-4 (1,3)
Щука	1-2 (1,1)
Кета	1-2 (1,3)
Миноговые	1-4 (1,9)
Птицы	1-5 (2)
Мелкие млекопитающие	1-2 (1,1)

В целом, количество объектов питания в желудке щуки часто зависит от концентрации и распределения по биотопу её жертв (Попова, 1965; Камышная, 1973). В нашем исследовании примером такой взаимосвязи может выступать молодь многих видов рыб, которая обычно держится вместе. Это могут быть, как нагульные стаи (молодь сиговых видов рыб, тонкохвостого налима), так и

миграционные (сеголетки кеты). Благодаря этому обстоятельству, охота щуки становится более успешной и, следовательно, количество таких сеголетков в желудке хищника может быть значительным (Таблица 7.2). С другой стороны, взрослые особи некоторых сиговых рыб не образуют каких-либо значительных скоплений во время нагула (их количество в желудке не превышает 2 штук), исключение составляет осенний период миграций, когда в это время они, выходя из пойменных озёр и протоков в основное русло реки, образуют нерестовые стада (например, сибирская ряпушка, количество которой может достигать 4 штук в одном желудке щуки). Птицы также могут встречаться в желудке щуки в большом количестве. Обычно это случается тогда, когда щука поедает птенцов различных уток, которые держатся выводком.

Таким образом, спектр питания щуки может варьировать не только в зависимости от характера биотопа, и населяющих его видов, но и иметь сезонную изменчивость, в связи с теми или иными особенностями жизненного цикла её жертв. Для изучения особенностей сезонной изменчивости питания щуки нами были выбраны особи с длиной тела не менее 60 см (для нивелирования возможного влияния размерно-возрастной изменчивости питания), т.е. половозрелая часть популяции. В первую очередь проведённый анализ показал, что сезонный характер прослеживается в количестве рыб, имеющих на момент поимки пустой желудок. Доля таких особей, увеличивалась в летний период наблюдений, достигая своего максимума в августе. В сентябре численность охотящихся щук выросла (Рисунок 7.1). Косвенно, рассматриваемый показатель можно использовать как индикатор пищевой активности щуки. Ранее, исследователи высказывали предположение, что снижение интенсивности питания в летнее время может быть связано со сменой зубов у щуки. Однако, И.И. Терешенков (1972) в своей работе показал отсутствие взаимосвязи между сменой зубов у хищника и его пищевой активностью и высказал, в свою очередь, мнение, что одним из факторов,

влияющим на интенсивность питания (и пищевую активность) щуки, является изменение температуры воды в водоёме. Многие исследователи также отмечали, что интенсивность питания щуки снижается при повышении температуры воды (Кириллов, 1972; Скрябин, 1977; Купчинская, 1985).

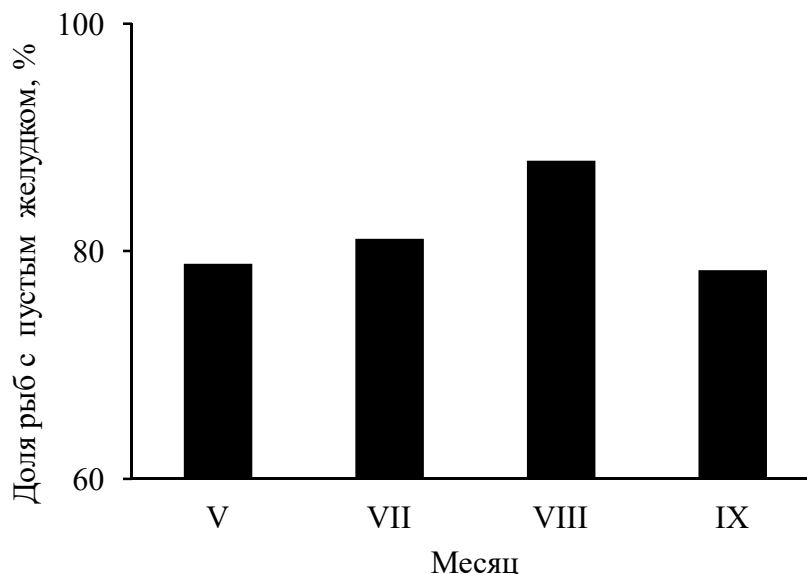


Рисунок 7.1 – Сезонная динамика доли щук с пустым желудком в среднем течении р. Анадырь

Согласно данным гидрологического поста пос. Марково среднемноголетнее значение (за период 2002-2013 гг.) температуры воды в районе среднего течения р. Анадырь в июне составило $6,9^{\circ}\text{C}$, июле – $9,2^{\circ}\text{C}$, августе – $9,6^{\circ}\text{C}$, сентябре – $6,8^{\circ}\text{C}$. Таким образом, вполне вероятно, что повышение температуры воды способствует снижению пищевой активности щуки. С другой стороны, высокий процент рыб с пустым желудком можно объяснить также тем, что, переваривая добычу, щука становится менее активной и стремится спрятаться в укрытии. На это указывает тот факт, что пищевые объекты в желудке щуки находились преимущественно в конечной

стадии переваренности, другими словами в сетные орудия лова попадалась преимущественно щука, вышедшая на поиски новой добычи (Рисунок 7.2).

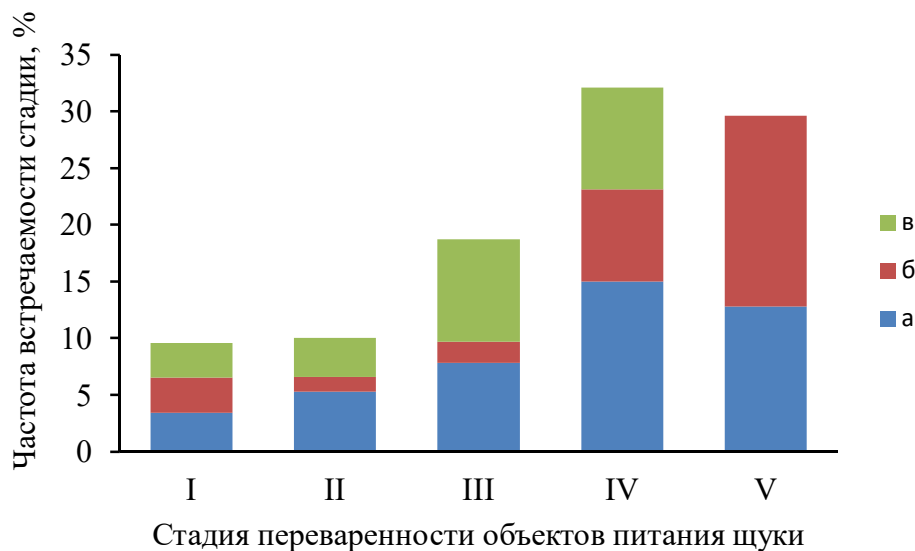


Рисунок 7.2 – Распределение объектов питания по стадиям их переваренности (а, б, в – подстадии)

В конце мая в желудках половозрелых щук, готовящихся к нересту, было обнаружено минимальное число компонентов, и только рыбные объекты (Таблица 7.3). Значительная часть (63,2%) приходилась на различные виды сиговых рыб, среди которых мы смогли установить сибирскую ряпушку, сига-пыжьяна и обыкновенного валька (Грунин, 2009б). Весомый вклад сигов в состав пищи щуки объясняется их легкодоступностью в связи с весенним половодьем, соединяющим различные протоки и пойменные озёра в обширную акваторию Марковской впадины. Второй (21,1%) по значимости компонент рациона щуки в мае приходится на других особей собственного вида. Высокий процент каннибализма в этот период наблюдений, скорее всего, был связан с преднерестовыми скоплениями хищника (предпочитающего в нагульный период держаться разреженно), что, несомненно, улучшило доступность щуки

как жертвы. В рационе весенней щуки также присутствовала молодь налима, которая начинает распределяться в Марковской впадине, в период общего поднятия уровня воды.

Таблица 7.3 – Сезонная изменчивость спектра питания щуки среднего течения р. Анадырь, (% по частоте встречаемости)

Объект питания	Май	Июль	Август	Сентябрь
Сибирская ряпушка	10,5	4,0	9,3	35,0
Сиг-пыжьян	5,3	6,0	4,7	5,0
Чир				4,0
Обыкновенный валец	5,3	2,0		2,0
Сиг-востряк			4,7	1,0
Нельма		2,0		
Неопределённые останки сиговых рыб	42,1	14,0	23,3	23,0
Щука	21,1	8,0	20,9	6,0
Камчатский хариус		10,0	4,7	5,0
Речной гольян	5,3	4,0	2,3	1,0
Кета		2,0		2,0
Мальма			2,3	1,0
Западный слизистый подкаменщик		2,0		1,0
Молодь тонкохвостого налима	5,3	18,0	7,0	5,0
Молодь сиговых рыб			2,3	1,0
Останки рыб	10,5	14,0	9,3	6,0
Миноговые		10,0	2,3	1,0
Птицы		2,0	4,7	
Мелкие млекопитающие		6,0	9,3	7,0
Беспозвоночные		2,0		
Пиявки		2,0		

В июле спектр питания хищника значительно расширяется за счёт появления беспозвоночных, миноговых, птиц и мелких млекопитающих, но всё же, рыбные объекты продолжают играть ключевую роль (78,0%) в питании щуки (Таблица 7.3). Появление в пище типичных обитателей биотопов с быстрым течением, доля которых значима (22,0%) – камчатского хариуса, западного слизистого подкаменщика, миноговых отражает распределение щуки

после нереста по всему среднему течению р. Анадырь, в том числе и по основному руслу реки. Последнее подтверждает и снижение каннибализма хищника (8,0%). Встречаемость молоди налима в питании щуки увеличивается за счёт широкого распределения по пойме Марковской впадины в целом и продолжающейся миграции вдоль берега основного русла р. Анадырь.

По сравнению с маем, встречаемость сиговых рыб в рационе щуки в июле снижается (до 28,0%). Скорее всего, это связано с труднодоступностью данных объектов питания, в силу их особенностей жизненного цикла. Некоторые сиговые виды рыб (сибирская ряпушка, неполовозрелые особи сига-пыжьяна и чира) в это время нагуливаются в многочисленных озёрах Марковской впадины, которые зачастую становятся изолированными из-за летней межени основного русла (Штундюк, 1991; Пресноводные рыбы..., 2001; Шестаков, 2002, 2006). Отдельно следует отметить пыжьяна, встречаемость которого в рационе щуки в июле достигает максимальных значений (Таблица 7.3). В июле половозрелые особи этого сига в русле среднего течения р. Анадырь концентрируются в стаи и начинают миграцию вверх по течению к местам нереста. Такие перемещения обычно продолжаются с конца июля и весь август (Шестаков, 2006; Черешнев, 2008).

Другие виды сиговых рыб, например нельма в это время также совершают миграционный путь вверх по течению реки к нерестовым участкам. Однако встречаемость её в пище щуки очень низка в июле в силу ряда причин (Таблица 7.3). Во-первых, нельма во время миграции, а также питания предпочитает держаться середины русла, в то время как щука обычно охотится в прибрежной зоне реки и протоках. Кроме того, размеры половозрелых особей вполне сопоставимы размерам самого хищника (Шестаков, 2011). Последний аргумент справедлив и в отношении кеты как объекта питания щуки. Несмотря на миграционную активность данного лосося (начало нерестового хода в районе наблюдений выпадает на 2-3 декаду июля), в пище он встречается

крайне редко. При этом, как правило, первыми на нерестилища подходят так называемые «гонцы», сильные и крупные особи кеты (Лососевидные рыбы..., 2002).

Появление птенцов у водоплавающих и околоводных птиц (уток, куликов) и их поиски пищи в прибрежной зоне различных пойменных озёр и проток делает охоту щуки на них успешной (Таблица 7.3). Присутствие в пище мелких млекопитающих, связано с их перемещениями на большие расстояния в поисках корма и порой их пути пролегают вдоль берега, где повышается вероятность попадания в воду и, как следствие, в пищу хищника.

Спектр питания щуки в августе существенно не меняется (Таблица 7.3). Увеличение доли в пище хищника особей собственного вида, сиговых рыб (прежде всего сибирской ряпушки), птиц, а также появление в питании молоди сигов происходит на фоне повышения уровня воды (вследствие дождей, которые обычны в этом месяце) и соединения некоторых, ранее изолированных водоёмов с основным руслом реки, что расширяет охотничьи угодья хищника. Кроме того, некоторые сиви начинают по протокам выходить из озёр, где они нагуливались, в основное русло реки для продвижения вверх по течению к местам нереста. В этом случае, щука концентрируется в устьях таких проток, подкарауливая свою добычу. Кроме того, вследствие локальной концентрации изучаемого вида в районе выхода проток и ручьёв, происходит увеличение роли каннибализма в питании хищника.

Частота встречаемости мелких млекопитающих в желудке щуки возрастает, что на наш взгляд также связано с августовскими паводками, когда падение мелких млекопитающих в воду, где они становятся лёгкой добычей хищника, происходит вследствие общего подъёма уровня воды.

Снижение встречаемости в питании щуки молоди налима происходит в результате уменьшения его общей численности мигрирующей по руслу среднего течения р. Анадырь и распределения по акватории Марковской

впадины, чему способствует периодическое поднятие уровня воды во время августовских паводков. В питании щуки в августе появляется мальма, которая, как и кета, в это время совершает по руслу р. Анадырь анадромную миграцию к нерестилищам, расположенным в верхнем течении реки.

В сентябре встречаемость сибирской ряпушки (доминантного компонента спектра питания в целом) в пище щуки резко увеличивается (Таблица 7.3). Это связано с тем, что в конце августа и первой декаде сентября данный вид (в зависимости от подходящих гидрологических условий водоёма) массово выходит из озёр в русло реки, где образуя крупные скопления, мигрирует вверх по течению к местам размножения (Шестаков, 2014). Высокая концентрация ряпушки во время нерестовой миграции, а также оптимальные размеры половозрелых особей (варьирование длины тела в пределах 22,0-28,0 см) делают её основным компонентом питания щуки в этот период наблюдений. Из других сигов в пище щуки также появляется чир (преимущественно его неполовозрелые особи), который наряду с сибирской ряпушкой, выходит из озёр в русловую часть реки для зимовки, где становятся добычей щуки. Качественный состав остальной части спектра питания щуки и соотношение их объектов по сравнению с августом остаётся без особых изменений.

В целом, состав пищи половозрелых особей щуки в период открытой воды по сезонам года существенно варьирует и зависит от степени доступности жертвы. Следует также отметить, что доступность для хищника той или иной пищи зачастую лимитируется относительными и абсолютными размерами жертвы. Считается, что с увеличением длины и массы щуки увеличивается и средний размер её добычи (Попова, 1979; Ледяев, 1983). По нашим наблюдениям относительные размеры потребляемых щукой в среднем течении р. Анадырь рыбных объектов варьировали в широких пределах от 9,5 до 64,9% (в среднем 35,1%) от длины тела хищника, а абсолютных – 5,5-43,0 (23,8) см. Таким образом, спектр питания хищника может варьировать в зависимости от

размеров его тела. Размерная изменчивость питания щуки была исследована на примере трёх размерных групп. В первую группу вошли неполовозрелые особи с длиной тела менее 30,0 см. Вторая группа рыб имела размерный ряд от 30,0 до 60,0 см и включала незрелых и впервые созревающих особей. Третья группа представляла половозрелую часть популяции с длиной тела более 60,0 см.

В питании неполовозрелой щуки первой размерной группы, в силу совпадения нагульных территорий с жертвами и оптимального соотношения размеров тела, главную роль играет молодь сиговых видов рыб и собственная молодь (Таблица 7.4). Речной голяк, хотя и в меньшей степени также формирует рацион щуки, в основном благодаря своему сходству по размерам с молодь вышеупомянутых групп рыб.

Увеличение размеров тела щуки позволяет расширить её рацион как за счёт включения в него новых компонентов, так и вследствие освоения других биотопов. Например, появление в пище камчатского хариуса, западного слизистого подкаменщика и миноговых свидетельствует о том, что размеры тела позволяют щуке успешно охотиться на течении основного русла реки.

В целом, ключевую роль в питании щук из второй размерной группы начинает играть сибирская ряпушка и сходные по размерам с ней экземпляры сига-пыжьяна и щуки. Благодаря своим небольшим размерам мелкие млекопитающие также вносят вклад в рацион щуки. Напротив, обнаружено снижение потребления хищником собственных сеголетков и молоди сиговых рыб, которое происходит вследствие увеличения разницы в относительных размерах хищника и жертвы. Отдельно следует отметить, что скатывающаяся в конце мая – середине июня молодь кеты была обнаружена в пище только у щук второй размерной группы.

Таблица 7.4 – Размерная изменчивость спектра питания щуки в среднем течении р. Анадырь, (% по частоте встречаемости)

Объект питания	1-я группа	2-я группа	3-я группа
Сибирская ряпушка		25,2	20,3
Сиг-пыжьян		2,7	5,2
Чир			1,9
Обыкновенный валец			1,9
Сиг-востряк			1,4
Нельма			0,5
Неопределённые останки сиговых рыб		18,0	22,6
Щука		12,6	10,8
Камчатский хариус		4,5	5,7
Речной гольян	20,0	4,5	2,4
Кета			1,4
Мальма			0,9
Западный слизистый подкаменщик		0,9	0,9
Молодь щуки	40,0	3,6	
Молодь тонкохвостого налима		14,4	8,5
Молодь сиговых рыб	40,0	5,4	0,9
Молодь кеты		1,8	
Останки рыб		5,4	9,0
Миноговые			3,3
Птицы			1,4
Мелкие млекопитающие		10,8	6,6
Беспозвоночные			0,5
Пиявки			0,5

В спектре питания половозрелой щуки (третья размерная группа) наблюдается максимальное количество компонентов. Однако, доля относительно малых по размерам объектов питания (молодь различных рыб, мелкие млекопитающие) резко сокращается. Особи данной размерной группы питаются преимущественно сиговыми рыбами, в основном сибирской ряпушкой. Кроме того, увеличение размеров хищника даёт возможность потреблять более крупные объекты, такие как мальма, кета, нельма, водоплавающие птицы.

Подводя промежуточный итог по питанию щуки в среднем течении р. Анадырь, можно сказать, что с увеличением размеров тела, расширяется спектр питания хищника и вырастают относительные размеры жертв, что увеличивает общую доступность потребляемой пищи. В зависимости от биотопического распределения рассматриваемого вида, а также особенностей жизненного цикла многих объектов питания рацион щуки подвержен значительному варьированию. Некоторые компоненты служат объектами питания щуки только краткий промежуток времени, доля других же объектов варьирует лишь в зависимости от сезона. Проведённый анализ показал, что основу рациона щуки формируют различные виды сиговых рыб, главным образом сибирская ряпушка, что обусловлено её оптимальными размерами. Доля каннибализма также значительна, однако с увеличением размеров хищника она всё же снижается. Наиболее разнообразен качественный состав пищи щуки осенью, когда интенсивность питания увеличивается. В целом, можно сказать, что в зависимости от условий конкретного биотопа щука поедает любой доступный корм, образующий большие скопления (Попова, 1965; Камышная, 1973; Кириллов, 1979; Орлова, 1986; Копориков, 1997; Dominguez, 2000).

Сходный характер питания имеет щука и из других водоёмов Анадырского бассейна (Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008). В оз. Красное доля питающихся рыб составила 44,4%. Все они потребляли рыбную пищу. Доминантным компонентом в рационе, также как и в среднем течении р. Анадырь выступают сиговые виды рыб (63,7% по частоте встречаемости), главным образом, сибирская ряпушка (36,4%). Случаи каннибализма довольно редки, и встречаемость в пище собственно щуки не превышала 10,0%. В р. Канчалан спектр питания щуки включает 10 компонентов. В основном, в пище встречалась молодь сиговых рыб (18,2%) и тонкохвостого налима (9,1%), сибирская ряпушка (13,6%), девятииглая колюшка (9,1%), миноговые (9,1%), а также фрагменты неопределённых рыб (36,4%). Остальные компоненты -

западный слизистый подкаменщик, речной голянь, щука, обыкновенный валёк – в пище встречались изредка. Доля рыб с пустым желудком в выборке составила 61,7%. В р. Великая также как и в остальных водотоках Анадырского бассейна, сиговые рыбы занимают доминирующее положение по частоте встречаемости (43,3%), в частности обыкновенный валёк (11,7%), сибирская ряпушка (8,3%), чир (3,3%), а также молодь этих видов (1,7%). Из других компонентов в рационе щуки следует отметить западного слизистого подкаменщика (23,3%), камчатского хариуса (8,3%), трёхиглую и девятииглую колюшек (3,3 и 6,7% соответственно). Единично в желудках также встречались речной голянь, горбуша и молодь щуки.

Согласно литературным (Войтович, 1986) и нашим данным щука в реках Пенжина и Таловка питается преимущественно рыбой – молодь камчатского хариуса и сиговых рыб, чиром, сигом-пыжьяном, горбушей, голецом, сибирской ряпушкой, тонкохвостым налимом, пестроногим подкаменщиком и миногами. Осенью, в спектре питания щуки появляются птицы и мелкие млекопитающие.

В ихтиофауне оз. Пареньское сиговые виды рыб отсутствуют. Основа питания местной щуки складывается из малоротой корюшки (45,8% по частоте встречаемости) и речного голяня (32,1%). Из рыб в пище также присутствует камчатский хариус (10,7%), пестроногий подкаменщик (10,7%) и девятииглая колюшка (7,1%). Относительно большой вклад в рацион пареньской щуки вносят различные беспозвоночные – личинки стрекоз и гаммариды, встречаемость которых составляет 14,3%. Скудный рацион питания щуки в данном озере находит отражение в её биологических показателях (низкий темп линейного и весового роста, позднее созревание и т.д.).

Собственные данные по питанию щуки в бассейне р. Колыма отсутствуют, но по литературным источникам известно, в средней Колыме сиговые рыбы в пище щуки практически не встречаются, а основу рациона

составляет сибирский чукучан (50,0%), сибирский елец (21,4%) и обыкновенный ёрш (14,3%) (Кириллов, 2002). Таким образом, спектр питания колымской щуки может косвенно служить причиной относительно невысокого темпа линейного и весового роста особей, в сравнении с быстрорастущей щукой среднего течения р. Анадырь и оз. Таловское, где она в основном питается сиговыми видами рыб.

Глава 8. ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫСЛА РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ

Популяция и промысел составляют единую взаимодействующую систему. Промысел, изымая часть рыб из популяции, уменьшает её численность, а в ряде случаев изменяет ещё и её структуру. Имея, более чем 40-летний период мониторинговых наблюдений за щукой р. Анадырь и принимая во внимание, что данный вид практически все эти годы находился под прессом промышленного и любительского лова, нам представилась возможность рассмотреть динамику некоторых биологических показателей (размерный и возрастной состав, линейный и весовой рост, а также плодовитость) щуки в условиях ведения промысла разной интенсивности.

Динамика уловов. Поскольку щука является одним из основных объектов промышленного и любительского лова в басс. р. Анадырь, в среднем течении реки её доля в уловах варьировала от 30,0 до 100,0% от всего объёма вылова (Промысловые рыбы..., 2000). При этом, в разные периоды наблюдений интенсивность вылова была различной (Таблица 8.1). В 70^{-е} годы прошлого столетия объём среднегодового лова щуки составил 27,0 т при варьировании от 6,2 до 57,4 т в год. Пиковые значения вылова приходились на 1980^{-е} годы: в 1983 г. были изъяты рекордные 81,6 т, а среднегодовые значения в этот период наблюдений достигли 42,0 т, что превышает аналогичный показатель предыдущего десятилетия почти вдвое. В начале 1990^{-х} годов промышленный лов щуки резко сократился, а учёт и контроль уловов и вовсе был прекращен. Имеющиеся сведения за вторую половину десятилетия показали существенное снижение величины вылова, который не превышал 34,0 т в год и в среднем составил 20,7 т. В 2000^{-х} годах вновь наметилась тенденция к увеличению

объёмов вылова щуки, величина годового улова достигала 52,8 т (Пресноводные рыбы..., 2001; Грунин, 2005а, 2014; Черешнев, 2008).

Таблица 8.1 – Промысел щуки в басс. р. Анадырь, т

Годы вылова	Показатели вылова, т			
	min	max	среднее	всего
1970-1979	6,2	57,4	27,0	216,1
1980-1989	0,3	81,6	42,8	427,8
1990-1999	13,1	33,5	20,7	103,3
2000-2009	2,3	52,8	20,6	185,6

Размерный и возрастной состав. Размерно-возрастная структура уловов щуки из среднего течения р. Анадырь в рассматриваемые годы наблюдений претерпевали достаточно серьезные изменения. Объединённая выборка, собранная в 70^{-х} годах прошлого столетия, была представлена особями 4+...18+ лет, причём в уловах преобладали рыбы возраста 8+...10+ лет (51,9%) (Рисунок 8.1). Зрелые особи начали встречаться в 5+ лет. Более 50,0% самцов достигли половой зрелости в возрасте 6+ лет, более 50,0% самок – в возрасте 7+ лет. Размерная структура была представлена экземплярами длиной от 42,8 до 119,0 см, в среднем 75,5 см. Колебания массы тела щук варьировали в диапазоне от 0,55 до 9,25 кг, а среднее значение показателя составило 3,28 кг (Таблица 8.2) (Грунин, 2014).

В 1980^{-е} годы, в период наиболее интенсивного промысла, анализ выборки показал постепенное омоложение облавливаемого стада. Несмотря на максимальный возрастной ряд и присутствие в уловах щук старшего возраста, модальную группировку (45,0%) формировали рыбы 6+...8+ лет. При этом, впервые созревающие самки и самцы были в возрасте 3+...4+ лет. Массовое созревание самцов происходило в период 5+...6+ лет, а самок позднее на год. Анализ размерной структуры уловов показал существенное уменьшение средних размеров пойманных особей на фоне слабого снижения максимальных

значений параметров тела. Так, средняя длина тела щук в выборке снизилась до 59,5 (при варьировании от 28,0 до 113,0) см, а средняя масса – до 1,80 кг, при разбросе показателя от 0,17 до 9,00 кг. Другими словами, несмотря на уменьшение размеров тела модальной группы популяции, в уловах тех лет продолжали изредка встречаться особо крупные щуки (Грунин, 2014).

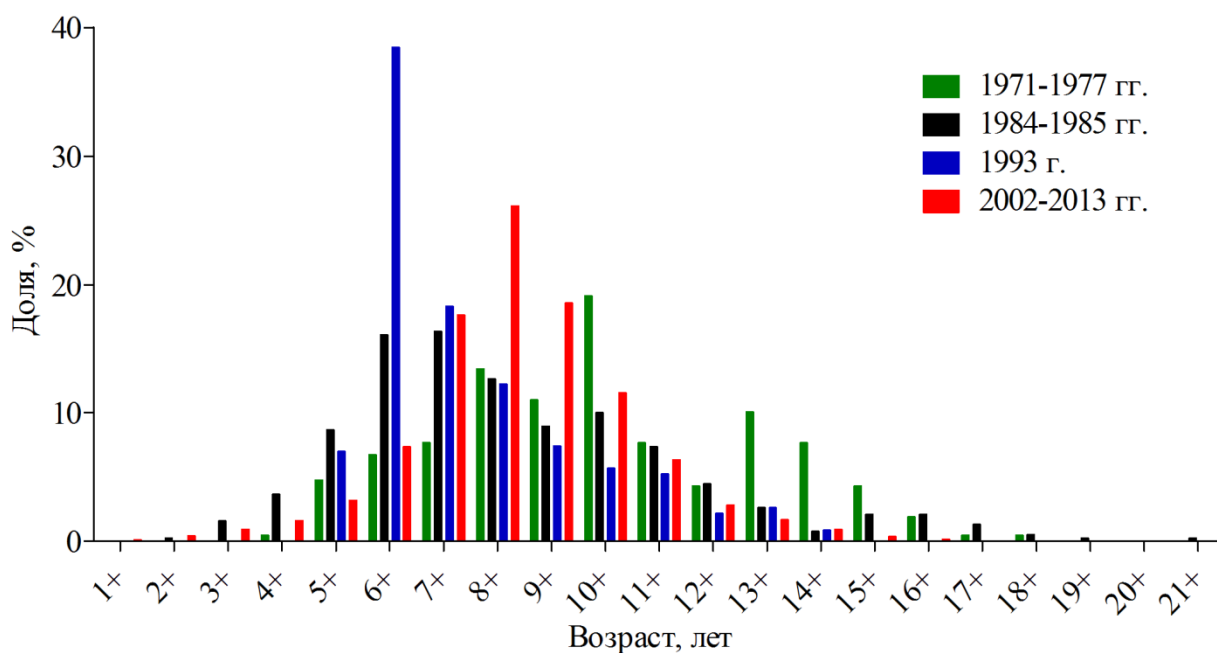


Рисунок 8.1 – Возрастная структура уловов щуки среднего течения р. Анадырь в разные периоды наблюдений

В начале 90^{-х} годов прошлого столетия произошло существенное сокращение возрастного состава за счет исчезновения из уловов рыб старшего возраста. Весь вылов был представлен щукой от 5+ до 14+ лет, а основу промысла формировали рыбы 6+...7+ лет (57,0%). Следует отметить, что возраст модальной группировки практически совпадал с возрастом впервые созревающих рыб. Отдельные неполовозрелые особи ещё встречались в возрасте 5+ лет, но уже следующая возрастная группа включала только зрелых

самцов и самок. Произошедшие изменения в возрастной структуре являются результатом проводимого в 1970-1980^е годы интенсивного промысла, направленного на изъятие крупных особей. Анализ размерной структуры рассматриваемой выборки показал, что, несмотря на продолжающуюся с конца 1970^х годов тенденцию уменьшения предельных размеров тела, средние значения длины и массы рыб всё же выросли по сравнению с аналогичными показателями контрольных уловов 1980^х годов. Средняя длина тела пойманных щук составила 61,8 см, при варьировании параметра от 43,2 до 90,0 см, аналогичная картина отмечена и в отношении массы – 1,99 (0,64-6,80) кг.

Таблица 8.2 – Варьирование длины и массы тела щуки среднего течения р. Анадырь в уловах в разные годы наблюдений

Период лова	Длина тела, см	Масса тела, кг	Экз.
1971-1977 гг.	$\frac{42,8-119,0}{75,5\pm 0,9}$	$\frac{0,55-9,25}{3,28\pm 0,12}$	215
1984-1985 гг.	$\frac{28,0-113,0}{59,5\pm 0,6}$	$\frac{0,17-9,00}{1,80\pm 0,07}$	379
1993 г.	$\frac{43,2-90,0}{61,8\pm 0,6}$	$\frac{0,64-6,80}{1,99\pm 0,07}$	233
2002-2013 гг.	$\frac{22,5-111,5}{66,8\pm 0,3}$	$\frac{0,06-10,36}{2,51\pm 0,03}$	2001

Примечание: над чертой – пределы изменчивости параметра, под чертой – средняя арифметическая параметра и её ошибка

В 2000^е годы в результате снижения промысловой нагрузки признаки омоложения стада стали исчезать. Увеличилась доля рыб старших возрастов, в уловах появились особи до 16+ лет. Возраст большинства пойманных экземпляров (58,5%) укладывался в диапазон 7+...9+ лет. Первые зрелые самцы начали появляться в возрасте 4+ лет, а их массовое созревание отмечено в 6+ лет. Возраст впервые нерестующих самок составил 5+ лет, массовое созревание наступает на 1-2 года позже. Размерная структура уловов характеризуется увеличением средних и максимальных значений длины и массы тела

пойманных рыб. Колебания длины тела в объединённой выборке 2002-2013 гг. составили от 22,5 до 111,5 (в среднем 66,8) см, массы тела – от 0,06 до 10,36 (в среднем 2,51) кг. Таким образом, возрастной и размерный состав уловов последних лет начал соответствовать уровню 70^{-х} годов прошлого столетия (Грунин, 2011, 2014).

Многие исследователи (Лапин, 1971; Лукин, 1972; Кулиев, 1986; Костицын, 1994; Кузнецов, 2001; Веденеев, 2003; Петрова, 2006; Герасимов, 2013; Гейна, 2014) в своих работах отмечали, что чрезмерный вылов любого вида приводит к уменьшению предельных размеров пойманных рыб и общему омоложению облавливаемой популяции. При значительном снижении промысла, отмечаемое в последние годы, доля старшевозрастных рыб вновь увеличивается и происходит постепенное возвращение к оптимальному, естественному состоянию популяции щуки. Таким образом, наши исследования подтверждают наблюдения других авторов.

Линейный и весовой рост. Линейный и весовой рост анадырской щуки хорошо описывается уравнением Берталанфи, что отражается в высоких значениях коэффициента детерминации (R^2) (Таблица 8.3, Рисунок 8.2). Изучение полученных показателей уравнения показало волнообразный характер роста щуки в рассматриваемый период времени.

По данным 1971-1977 гг. значение асимптотической длины (L_{∞}) составило 143,3 см, а массы (W_{∞}) – 38,03 кг. К середине следующего десятилетия произошло замедление темпов линейного и весового роста, о чём свидетельствуют не только низкие показатели L_{∞} и W_{∞} , но и повышение коэффициента роста Броди (k). Столь резкое снижение может быть объяснено большими объемами промышленного и любительского лова в конце 70^{-х} и начале 80^{-х} годов прошлого столетия, когда в первую очередь изымались крупные, быстрорастущие особи старшего возраста, что привело к снижению средних размеров тела и преобладанию в популяции медленнорастущих рыб.

Таблица 8.3 – Значение коэффициентов уравнения Берталанфи для линейного и весового роста щуки среднего течения р. Анадырь в разные годы наблюдений

Годы	Коэффициенты и их стандартные ошибки			R ²	
	L _∞ ±s.e.	k±s.e.	t ₀ ±s.e.		
1971-1977	143,3±18,72	0,03±0,04	0,07±0,03	0,93	
1984-1985	129,3±23,76	0,06±0,02	0,13±0,04	0,95	
1993	169,9±39,23	0,04±0,01	0,15±0,02	0,99	
2002-2013	165,8±29,37	0,05±0,01	0,08±0,01	0,99	
	W _∞ ±s.e.	k±s.e.	t ₀ ±s.e.	b±s.e.	
1971-1977	38,03±26,60	0,04±0,02	0,10±0,04	2,91±0,07	0,98
1984-1985	17,51±11,40	0,06±0,03	0,12±0,06	2,97±0,03	0,94
1993	64,52±14,88	0,04±0,01	0,14±0,05	3,18±0,05	0,98
2002-2013	18,65±3,01	0,13±0,04	-0,13±0,03	3,02±0,02	0,98

Высокий темп линейного и весового роста особей, пойманных в 1993 г. подчеркивался увеличением асимптотической длины и массы тела (до 169,9 см и 64,52 кг соответственно), а также уменьшением коэффициента замедления роста (Таблица 9.3). С одной стороны, рассматриваемые показатели отражают состояние облавливаемого стада на тот период времени, когда интенсивный промысел за предыдущие два десятилетия сильно сократил долю старшевозрастных особей и привел к снижению общей численности щуки, что в свою очередь обеспечило улучшение условий нагула. С другой стороны, основу уловов (около 60%) в 1993 г. составили особи в возрасте 6+...7+ лет, которые сами по себе характеризуются относительно высоким темпом линейного и весового роста по сравнению с особями более старшего возраста (Грунин, 2011, 2014).

В последнее десятилетие вновь отмечается снижение темпа линейного и весового роста, которое выражается в снижении величин асимптотической длины (165,8 см) и, особенно, массы (18,65 кг), а также повышении параметра k , который для линейного роста равен 0,05, для весового – 0,13 (Таблица 9.3). Обозначенное замедление роста рыб, по-видимому, связано с увеличением

численности щуки, вследствие уменьшения промысловой нагрузки в районе наблюдений.

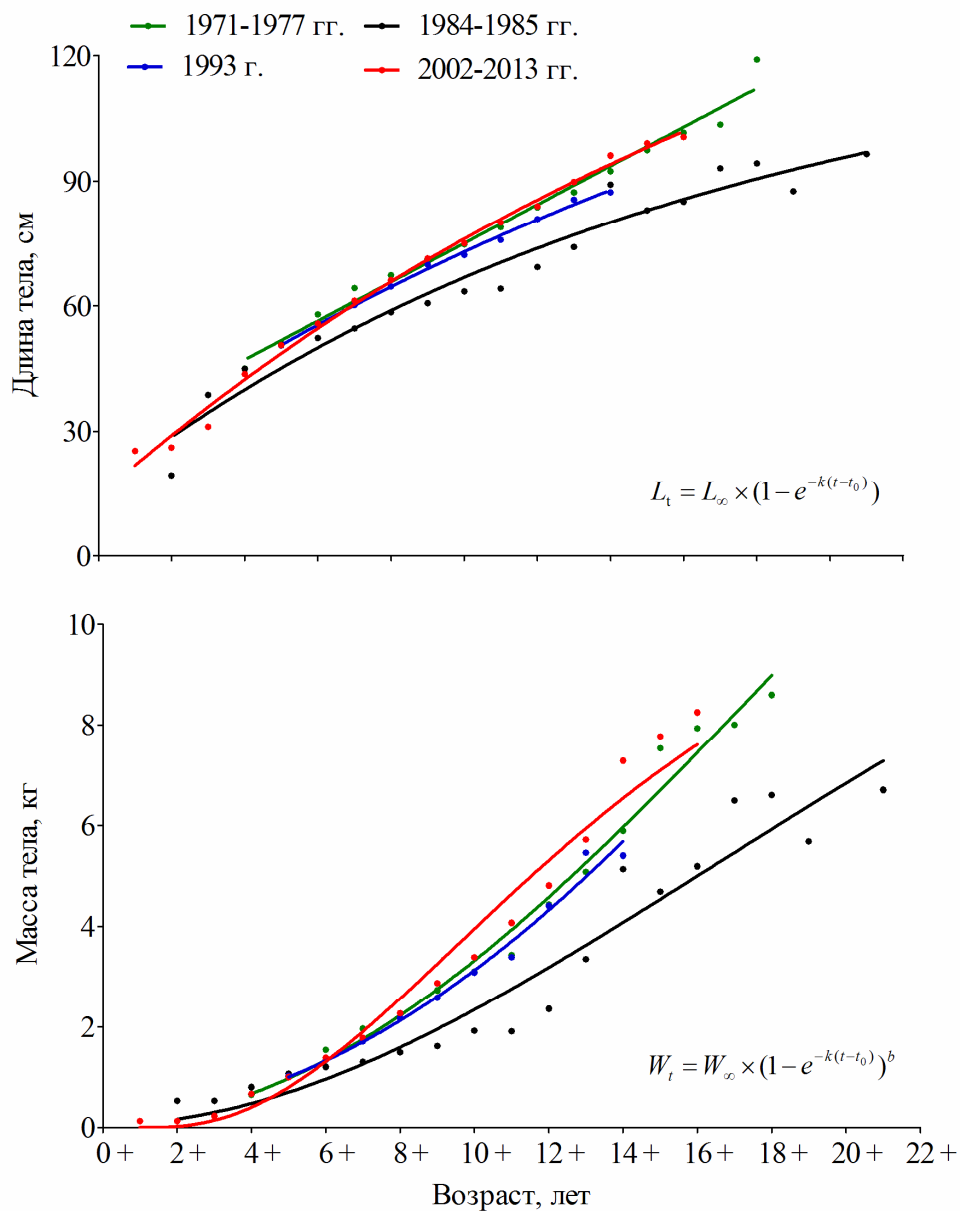


Рисунок 8.2 – Зависимость длины и массы тела от возраста щуки среднего течения р. Анадырь в разные годы наблюдений (зависимости сглажены уравнением Берталанфи)

Плодовитость. Индивидуальная абсолютная плодовитость щуки тесно связана с массой тела. Характер этой связи имеет вид прямолинейной

зависимости (Рисунок 8.3). М.Т. Живков (1983) предложил следующее линейное уравнение:

$$y = a + bx$$

где коэффициент « a » обозначает «стартовую плодовитость», т.е. плодовитость впервые созревающих самок, а коэффициент « b » – скорость нарастания плодовитости.

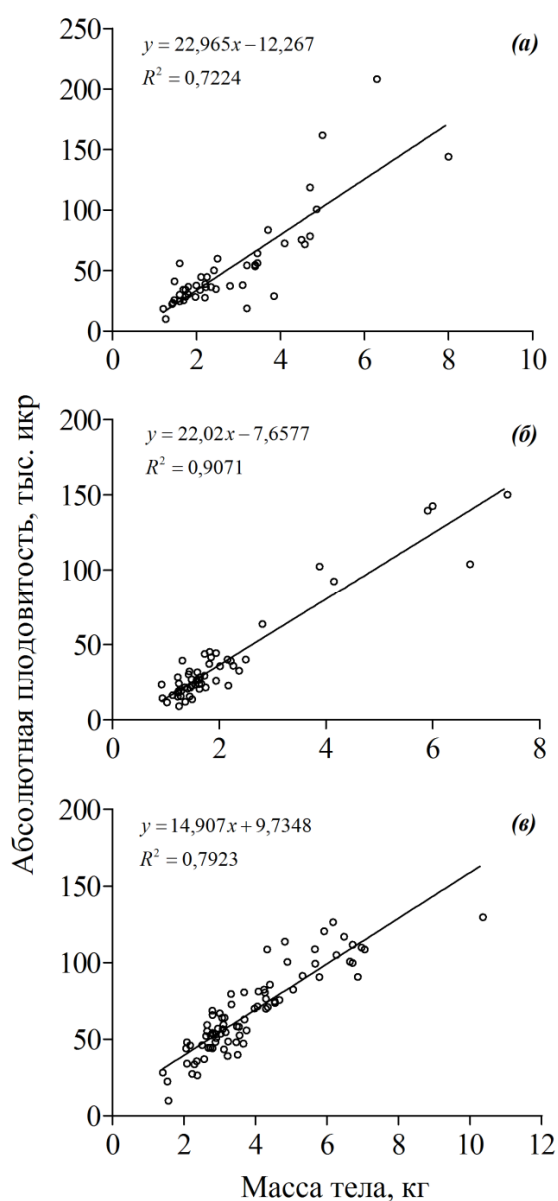


Рисунок 8.3 – Взаимосвязь абсолютной плодовитости и массы тела щуки среднего течения р. Анадырь в разные годы наблюдений (а – в 1977 г., б – в 1984-1985 гг., в – в 2003-2005 гг.)

Анализ рассматриваемых показателей показал, что наибольшей стартовой плодовитостью и скоростью её увеличения обладали самки из уловов 1977 г. В 1980^{-х} годах, значение стартовой плодовитости самок сократилось почти в 2 раза практически без изменения скорости увеличения. Расчет параметров уравнения на основании полученных данных за 2003-2005 гг. показал, что значение стартовой плодовитости определённо увеличилось, но на фоне уменьшения значения коэффициента b (Грунин, 2005а, 2014).

По косвенным данным (при сопоставлении показателей абсолютной и относительной плодовитости самок щуки) было обнаружено, что за последние 40 лет произошло увеличение размеров икринок, что может быть связано с уменьшением абсолютной плодовитости щуки (Таблица 6.4.1, 6.4.2), подобное отметила и Г.И. Суханова (1979) для щуки Вилуйского водохранилища. Возможно, что отмеченное изменение связано с возросшей численностью щуки вследствие значительного снижения пресса промысла в последнее десятилетие. Многие исследователи отмечали, что увеличение численности рыб в популяции приводит к уменьшению индивидуальной a , следовательно, и популяционной плодовитости и наоборот (Апполова, 1965; Самохвалова, 1971; Спановская, 1983; Иванков, 2001; Kipling, 1969). С этим предположением хорошо согласуются высокие показатели плодовитости самок из сборов 1977 г., когда численность популяции, благодаря интенсивному промыслу, была ниже (Таблица 6.4.1). Низкие значения плодовитости щуки из объединённой выборки 1984-1985 гг., по-видимому, связаны со значительным изъятием рыб старшего возраста и преобладанием в уловах впервые нерестующих особей. На последнее также указывает и более низкое значение стартовой плодовитости.

Однако скорость увеличения плодовитости по сравнению с аналогичным показателем предыдущей выборки практически не отличается.

Таким образом, за период наблюдений с 1971 по 2013 годы рассматриваемые биологические показатели обыкновенной щуки р. Анадырь претерпевали существенные изменения. Изменчивость размерной и возрастной структуры уловов, колебания темпов линейного и весового роста особей, а также значительная вариабельность величин абсолютной и относительной плодовитости самок, скорее всего, вызваны влиянием антропогенного фактора на облавливаемое стадо, а именно промышленного лова разной интенсивности.

По мере увеличения промысловой нагрузки в 1970-1980^х годах и ориентирования лова на изъятие крупных, быстрорастущих экземпляров происходит постепенное снижение темпов линейного и весового роста особей и общее омоложение облавливаемого стада. Сокращение в уловах доли рыб старшего возраста приводит к тому, что основу вылова начинают образовывать впервые нерестующие самки и самцы. Кроме этого, чрезмерный пресс промышленного лова в течение продолжительного времени приводит к сокращению численности облавливаемого стада, что в свою очередь может способствовать снижению конкурентных проявлений (главным образом в пище) внутри популяции.

Значительное ослабление промысловой нагрузки (вплоть до прекращения ведения промысла) дает возможность восстановления популяции щуки и возвращения её к состоянию в 1970^х годах. Вполне вероятно, что одним из условий, обеспечивающих подобное восстановление, является улучшение условий нагула вследствие снижения внутривидовой конкуренции (Крайнюк, 2014). Косвенным фактом, подтверждающим данное предположение, может служить увеличение темпов линейного и весового роста щуки из выборки 1993 г. Улучшение роста особей происходит, с одной стороны, из-за отсутствия изъятия быстрорастущих рыб, вследствие существенного снижения промысла в

этот период времени. С другой стороны, проводимый в 1970-80^{-х} годах интенсивный промысел щуки снизил плотность облавливаемого стада и уменьшил пищевую конкуренцию внутри популяции, тем самым, улучшились условия откорма.

В последнее десятилетие, на фоне невысоких объемов ежегодного промыслового изъятия вида, продолжается восстановление популяции и возвращение её к состоянию 70^{-х} годов прошлого столетия. В уловах увеличилось присутствие рыб старшего возраста, основу вылова вновь формируют особи, нерестовавшие несколько раз. Однако плодовитость самок имеет более низкие показатели по сравнению с аналогичными данными по выборке 1977 г. Увеличение плотности популяции, вследствие слабой промысловой нагрузки, через обеспеченность пищей, способствует снижению темпа линейного и весового роста щуки. Другим результатом увеличения численности следует предположить усиление пресса щуки как облигатного хищника на окружающее сообщество рыб, в частности ценные промысловые виды сигов, в массе населяющие среднее течение р. Анадырь, особенно принимая во внимание, что последние составляют основу питания щуки в данной акватории.

Глава 9. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

На Северо-Востоке России обыкновенная щука является одним из важных объектов промысла среди прочих жилых видов рыб. Наиболее активный промысел ведётся в реках Анадырского бассейна и некоторых других водоёмах Чукотки и в басс. р. Колыма (Новиков, 1966; Кириллов, 1972, 2002, 2005; Биоресурсы внутренних..., 1999; Река Анадырь..., 2000; Куманцов, 2001; Пресноводные рыбы..., 2001). Однако, промышленный лов ведётся не во всех акваториях региона, в силу труднодоступности некоторых из них. Например, в реках Пенжина и басс. р. Таловка (включая оз. Таловское), несмотря на существенные запасы, специального промысла щуки нет. Местное население отлавливает её в незначительных количествах для собственных нужд (Войтович, 1986). Аналогичная ситуация в отношении промышленного лова щуки наблюдается для р. Гижига и оз. Пареньское.

В водоёмах Чукотки запасы щуки сосредоточены на рыбопромысловых участках Анадырского, Беринговского и, в меньшей степени, Билибинского районах (Таблица 9.1). Обычно, такой участок представляет собой традиционное место лова на водоёме, его протяженность составляет не более нескольких километров и находится вблизи мест концентрации объектов промысла (Куманцов, 2001). Вместе со щукой также добывают сиговых рыб (чира, ряпушку, валька, пыжьяна), хариуса и налима, реже мальму (в Беринговском районе).

Одним из основных мест промышленного лова щуки является басс. р. Анадырь, где она издавна используется как объект любительского и промышленного лова (Кагановский, 1933; Пресноводные рыбы..., 2001). В 30-е годы прошлого столетия в зимний период существовал небольшой промысел щуки в оз. Красное. В течение 5 лет (с 1932 по 1937 гг.) было выловлено около

20 т (Агапов, 1941). Государственный послевоенный учёт ведется с конца 40^{-х} годов прошлого столетия (Пресноводные рыбы..., 2001).

Таблица 9.1 – Плотность запаса щуки на рыбопромысловых участках внутренних водоёмов Чукотки (Куманцов, 2001)

Название рыбопромыслового участка	Местоположение рыбопромыслового участка	Плотность запаса щуки по пятибалльной шкале
Анадырский район		
Вакарева	басс. р. Анадырь, 55 км вверх по р. Майн от его устья	5
Морокова	р. Анадырь, пр. Морокова, 20 км выше устья р. Майн	5
Усть-Майн	басс. р. Анадырь, устье р. Майн	5
Карганай	р. Танюрер от устья р. Карганай до впадения р. Телевеем	3
Танюрерский	р. Танюрер от устья р. Увальная вверх по течению	2
Утесики	басс. р. Анадырь, пр. Утесики	4
оз. Красное	оз. Красное в районе с. Краснено	5
Кымыльнейский	басс. р. Анадырь, р. Кымыльней	5
Импенекульский	басс. р. Канчалан, устье р. Импенекуль	4
Гальмыгыргин	басс. р. Канчалан, перевалбаза Гальмыгыргин, 100 км от с. Канчалан	1
Щучья	басс. р. Анадырь, пр. Щучья, 70 км от с. Марково	5
Большой Каргопыльгин	басс. р. Великая, р. Большой Каргопыльгин	4
Беринговский район		
р. Хатырка	среднее течение р. Хатырка	5
Лагуна Тымна	лагуна Тымна	5
Билибинский район		
р. Камешковая	басс. р. Большой Анюй, р. Камешковая	1
р. Кричальская	басс. р. Большой Анюй, р. Кричальская	1
р. Сладкая	басс. р. Большой Анюй, р. Сладкая	1
пр. Константинова	басс. р. Большой Анюй, пр. Константинова	1
Овражье	басс. р. Большой Анюй, р. Овражья	1
р. Осетровка	басс. р. Малый Анюй, р. Осетровка	1
р. Олой	басс. р. Омолон, р. Олой	2

Щука является одним из основных объектов промышленного и любительского лова в басс. р. Анадырь, а её доля в уловах варьировала от 30,0

до 100,0% от всего объёма вылова (Промысловые рыбы..., 2000). Согласно цифрам официальной статистики, за более чем 60-летний период промысла в басс. р. Анадырь было добыто 1286 т щуки, при этом величина ежегодного изъятия колебалась от 0,3 до 81,6 т и в среднем составила 24,7 т (Таблица 9.2). В 1950^е годы максимальный вылов достигал 36,5 т, при этом среднегодовой объём лова составил 17,7 т. Всего за этот период было поймано 176,6 т. В следующем десятилетии увеличился как среднегодовой вылов щуки (до 21,3 т), так и максимальное изъятие в год (до 60,0 т), однако общий вылов щуки остался на уровне 50^{-х} годов прошлого столетия. В 70^{-е} годы прошлого столетия отмечено усиление лова: объём среднегодового лова щуки составил 27,0 т при варьировании от 6,2 до 57,4 т в год, а всего было поймано 216,1 т. Пиковые значения вылова щуки в басс. р. Анадырь приходились на 1980^{-е} годы, когда было поймано свыше 400 т: в 1983 г. были изъяты рекордные 81,6 т, а среднегодовые значения в этот период наблюдений достигли 42,0 т, что превышает аналогичный показатель предыдущего десятилетия почти вдвое.

Таблица 9.2 – Промысел щуки в басс. р. Анадырь, т

Год	Вылов	Год	Вылов	Год	Вылов	Год	Вылов
1948	4,5	1964	2,0	1980	37,0	1996	13,8
1949	1,6	1965	2,6	1981	23,5	1997	13,1
1950	9,1	1966	25,8	1982	0,3	1998	33,5
1951	27,4	1967	6,5	1983	81,6	1999	26,0
1952	6,1	1968	20,0	1984	58,2	2000	22,7
1953	2,2	1969	29,7	1985	49,1	2001	46,8
1954	30,1	1970	38,4	1986	54,2	2002	52,8
1955	15,9	1971	13,0	1987	48,2	2003	10,2
1956	13,6	1972	26,9	1988	47,3	2004	-
1957	14,6	1973	30,2	1989	28,4	2005	5,4
1958	21,1	1974	13,6	1990	-	2006	22,1
1959	36,5	1975	6,2	1991	-	2007	10,8
1960	23,9	1976	-	1992	-	2008	12,5
1961	-	1977	57,4	1993	-	2009	2,3
1962	-	1978	-	1994	-		
1963	60,0	1979	30,4	1995	16,9		

В начале 1990^{-х} годов промышленный лов щуки резко сократился, а учёт и контроль уловов и вовсе был прекращен. Имеющиеся сведения за вторую половину десятилетия показали существенное снижение величины вылова, который не превышал 34,0 т в год и в среднем в год составил 20,7 т. Всего за этот период было поймано щуки порядка 100 т. Сокращение промысла в этот период времени, в целом, связано с экономическим коллапсом в стране и, в частности, с общим развалом рыбной отрасли. Как отмечали многие исследователи, отсутствие капиталовложений и расширения производственных и перерабатывающих мощностей, а также рост цен на ГСМ и транспортные расходы привели к общему снижению рентабельности промысла с одной стороны и повышению цен на рыбу с другой (Биоресурсы внутренних..., 1999; Петрова, 2006; Силивров, 2008б; Георгиев, 2014). В начале 2000^{-х} годов вновь наметилась тенденция к увеличению объёмов вылова щуки и в 2003 году было добыто 52,8 т. Однако в последующие годы было зафиксировано стойкое снижение величины промыслового изъятия вида. Тем не менее, за период с 2000 по 2009 годы было выловлено 185,6 т. Необходимо отметить, что в статистике гослова зачастую не принимали во внимание другие виды вылова (в частности, любительский), которые в иные годы могли быть сопоставимы с официальными уловами (Пресноводные рыбы..., 2001; Черешнев, 2008).

Наблюдения за популяцией щуки в среднем течении р. Анадырь в последнее десятилетие показали достаточно стабильное её состояние. При этом анализ выборок показывает, что ресурсы вида явно недоиспользуются, в связи, с чем наблюдается увеличение численности щуки. В свою очередь, это приводит к усилению пресса щуки на многочисленные популяции ценных сиговых рыб, обитающих в акватории среднего течения р. Анадырь и являющихся основным объектом питания изучаемого вида (Грунин, 2011, 2014; Шестаков, 2013, 2015).

В басс. р. Анадырь значительная часть запасов щуки сосредоточена в междуречье рек Анадырь и Майн (акватория Марковской впадины), где расположены рыбопромысловые участки «Вакарева», «Морокова», «Усть-Майн», «Утесики», «Щучья». На основании официальной статистики лова щуки и биологического анализа уловов среднего течения р. Анадырь нами было проведено вычисление её промыслового запаса по методу Бойко (Планирование..., 2005). Расчёты показали, что запасы хищника в среднем течении реки (р-н Марковской впадины) в настоящее время оцениваются в пределах 191 т. Поскольку величина ОДУ не должна превышать величину возможного вылова, выраженную в весовых единицах, то на практике ориентируются на $\frac{1}{3}$ величины промыслового запаса, т.е. без ущерба для щуки Марковской впадины можно изымать около 65 т.

Таблица 9.3 – Промышленный лов щуки в бассейне р. Колыма в 1942-2000 гг. (Кириллов, 2002)

Год	Вылов	Год	Вылов	Год	Вылов	Год	Вылов
1942	25,2	1957	67	1972	237,4	1987	296,3
1943	79,5	1958	60	1973	255,3	1988	262,7
1944	68,2	1959	79,7	1974	263	1989	309,3
1945	128	1960	50,2	1975	275	1990	248,5
1946	167,5	1961	40	1976	231,6	1991	261,3
1947	109	1962	95	1977	244,6	1992	297,1
1948	152	1963	231,2	1978	193,3	1993	74,2
1949	110,2	1964	332	1979	212,7	1994	29
1950	62,5	1965	210,7	1980	262,3	1995	68,7
1951	70,5	1966	221,4	1981	307	1996	128,3
1952	88,2	1967	244	1982	278,7	1997	92,4
1953	71	1968	246,9	1983	297,2	1998	119,1
1954	63	1969	295,5	1984	292,4	1999	121,2
1955	108,3	1970	278,4	1985	304,4	2000	91
1956	90,7	1971	289,5	1986	252,3		

В басс. р. Колыма щука добывалась в очень значительном количестве (Таблица 9.3). За период с 1942 по 2005 годы было добыто свыше 11260 т. Как

и в Анадырском бассейне, на Колыме максимальные объёмы изъятия вида приходится на 80^е годы прошлого столетия. В 1990^е годы отмечено снижение среднегодового значения объёма вылова, которое составило 143,9 (при варьировании от 29,0 до 297,1) т. В начале 2000^х годов в реках Колыма и Индигирка отмечен недолов щуки (Кириллов, 2005). В 2004 г. квота щуки в р. Колыма составила 160 т, однако было освоено всего 80,7 т, т.е. чуть более 50% квоты. В р. Индигирка в этот же год было выловлено 28,2 т щуки и освоение квоты составило более 70% (Кириллов, 2005). Как полагает А.Ф. Кириллов, цифры официальной статистики уловов не учитывают объёмы любительского рыболовства, которые, как и в басс. р. Анадырь, могут превышать промысловые уловы практически в два раза.

Отдельно стоит рассмотреть вопрос о промысловой мере щуки. Согласно последней редакции «Правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна» (2014 г.), минимальная длина щуки, вылавливаемой в водоёмах Чукотки и Камчатки, должна быть не ниже 40 см. При этом считается, что особи таких размеров должны быть половозрелыми. Однако анализ контрольных уловов в водоёмах Северо-Востока России показал, что первые зрелые самцы встречаются с длиной тела от 40-55 см, а самки – от 45 до 67 см. Таким образом, принятая «Правилами...» величина позволяет облавливать неполовозрелую часть популяции, подрывая тем самым ресурсы стада. По нашему мнению, рекомендуемое минимальное значение промысловой меры должно быть дифференцированной для отдельных популяций или групп популяций, обладающих сходным линейным и весовым ростом и близкими размерами, при которых наступает половая зрелость особей. В целом, промысловая мера должна быть не менее 56 см, для вовлечения в промысел половозрелой части облавливаемой популяции щуки.

Принимая во внимание биологические особенности жизненного цикла щуки, её промысел целесообразно проводить во время весеннего половодья

сетными орудиями лова на залитых участках поймы рек, в озёрах, протоках, прибрежных зонах, а также в зимнее время в глубоких русловых ямах, куда щука перемещается из мест нагула на зимовку. В летнее время щука держится разреженно, что затрудняет сетной лов. Закидные невода, как правило, при ловле щуки не применяют, поскольку вид держится преимущественно в зарослях макрофитов и на закоряженных участках водоёма. Помимо сетных орудий лова, хорошие результаты дают крючковые снасти – жерлицы, спиннинги, дорожки (Кириллов, 1972; Новиков, 1972; Георгиев, 2014). Кроме этого, учитывая склонность щуки к оседлому образу жизни, которому присущи лишь незначительные миграции, и очаговый характер сезонных скоплений вида её вылов рекомендуется проводить путём равномерного распределения рыболовных усилий на участке промысла и чередовать сами участки каждые 2-3 года.

ВЫВОДЫ

1. Предельный возраст щуки в водоёмах Северо-Востока России достигает 23+ года. Основу уловов составляют особи 7+...10+ лет. Наиболее крупная щука встречается в акватории Марковской впадины и оз. Таловское. Наименьшие предельные размеры тела отмечены у щуки из оз. Пареньское. Самки превосходят самцов по максимальному возрасту и размерам тела. В период нагула в уловах обычно преобладают самки, в период нереста – самцы.

2. Быстрый линейный и весовой рост отмечен у щуки из оз. Таловское и среднего течения р. Анадырь. Самой медленнорастущей является щука из оз. Пареньское. Специфическим биотическим фактором, оказывающий влияние на изменчивость роста щуки р. Анадырь, выступает численность лосося, заходящего в реку на нерест.

3. Возраст и длина тела впервые созревающих самцов варьирует в пределах 3+...7+ лет и 40-55 см, самок – 4+...8+ лет и 45-67 см, массовое половое созревание для обоих полов наступает спустя 1-2 года. Самцы созревают раньше самок и при меньших размерах тела. Позднее созревание особей определяется низким темпом линейного и весового роста. Индивидуальная абсолютная плодовитость щуки имеет положительную взаимосвязь с длиной и массой тела, а также возрастом рыб.

4. Спектр питания щуки подвержен значительной биотопической, сезонной и размерной изменчивости. Основу рациона щуки в р. Анадырь и ряда других рек составляют сиговые рыбы. В зависимости от условий биотопа щука может потреблять любой доступный корм.

5. Под влиянием антропогенного фактора происходит изменение биологических показателей щуки. При сильной промысловой нагрузке происходит значительное омоложение облавливаемого стада, снижение темпа линейного и весового роста особей, увеличение плодовитости самок. В

условиях снижения или полного прекращения промысла происходит восстановление стада щуки.

6. Численность и запасы щуки в водоёмах Северо-Востока России в последние годы находятся на относительно высоком уровне. На основании полученных данных по биологии щуки, следует увеличить промысловую меру щуки до 50 см.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Агапов, И.Д.** Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана / И.Д. Агапов // Рыбы и рыбный промысел в низовьях рек Енисея, в реке Хатанге и в Анадырском лимане. – Л., М.: Главсевморпуть, 1941. – С. 73-113.
2. **Алеев, Ю.Г.** Характеристика и топография функций плавников рыб / Ю.Г. Алеев // Вопросы ихтиологии. – 1957. – Вып. 8. – С. 55-76.
3. **Алимов, А.Ф.** Закономерности связи плодовитости с массой тела и скоростью роста у рыб / А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущкая // Журнал общей биологии. – 2003. – Т. 64. – № 2. – С. 112-127.
4. **Аполлова, Т.А.** О плодовитости рыб Куршского залива / Т.А. Аполлова // Тр. Балт. отд. и.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. – Вып. 14. – С. 67-77.
5. **Ахназаров, Э.Б.** Введение / Э.Б. Ахназаров, Т.В. Тарасенко // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – С. 9-20.
6. **Бакланов, М.А.** Биологическая характеристика сеголетков щуки некоторых водоёмов Прикамья / М.А. Бакланов, С.И. Грунин // Биология и экология рыб Прикамья. – Пермь: Пермский университет, 2003. – С. 67-76.
7. **Банёнене, Я.К.** Биология щуки водоёмов Литовской ССР / Я.К. Банёнене // Тр. АН ЛитССР. – 1979. – Т. 4. – С. 71-76.
8. **Берг, Л.С.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. / Л.С. Берг. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 1 ч. – 466 с.
9. **Биология реки Анабар** / отв. ред. А.Ф. Кириллов. – Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2007. – 224 с.
10. **Биология щуки *Esox lucius* L.** озера Лача / Р.Ф. Федяхина, Э.Г. Спивак, Г.Н. Пинус, А.К. Козьмин // Вопросы ихтиологии. – 1980. – Т. 20. – Вып. 1. – С. 59-64.

11. **Биоресурсы внутренних водоёмов Чукотки и прилегающих вод Берингова моря** / А.Н. Макоедов, В.Г. Мясников, М.И. Куманцов, А.В. Датский, Г.П. Смирнов, П.Ю. Андронов, Ю.А. Коротаев, В.Г. Чикилев. – М.: Экономика и информатика, 1999. – 219 с.
12. **Бойко, Е.Г.** Колебания роста судака Азовского моря / Е.Г. Бойко // Тр. Азово-Черноморск. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 1955. – Вып. 16. – С. 139-156.
13. **Бретт, Дж. Р.** Факторы среды и рост / Р. Дж. Бретт // Биоэнергетика и рост рыб. – М.: Легкая и пищ. пром-ть, 1983. – С. 275-339.
14. **Веденеев, В.П.** Биологическое состояние нерестового стада озёрно-речного налима *Lota lota* реки Водла (Онежское озеро) / В.П. Веденеев, А.А. Бабий, Л.П. Петрова // Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т. 43. – № 3. – С. 361-366.
15. **Винберг, Г.Г.** Скорость роста и интенсивность обмена у животных / Г.Г. Винберг // Успехи современной биологии. – 1966. – Т. 61. – Вып. 2. – С. 274-292.
16. **Водно-болотные угодья России. Т. 1. Водно-болотные угодья международного значения** / под общ. ред. В.Г. Кривенко. – М.: Wetlands International Publication, 1998. – 256 с.
17. **Водно-болотные угодья России. Т. 4. Водно-болотные угодья Северо-Востока России** / сост. А.В. Андреев. – М.: Wetlands International, 2001. – 296 с.
18. **Войтович, В.В.** Морфоэкологический очерк щуки рек Пенжина и Таловка / Н.В. Войтович, В.В. Войтович, К.А. Яковлев // Ихтиология, гидробиология, энтомология и паразитология: Тез. докл. XI Всесоюз. сипм. «Биол. пробл. Севера». – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 20-21.

19. **Войтович, Н.В.** Итоги изучения сиговых рыб бассейна р. Таловка (Камчатка) / Н.В. Войтович, В.В. Войтович // Современные проблемы сиговых рыб. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. – Ч. 1. – С. 82-90.
20. **Вышегородцев, А.А.** Рыбы Енисея: Справочник / А.А. Вышегородцев. – Новосибирск: Наука, 2000. – 188 с.
21. **Георгиев, А.П.** Характеристика популяций щуки (*Esox lucius* L.) и налима (*Lota lota* L.) Топо-Пяозерского водохранилища с рыбохозяйственной точки зрения / А.П. Георгиев // Научные дискуссии. – 2014. – Т. 3. – С. 5-10.
22. **Герасимов, Ю.В.** Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954-2010 гг. / Ю.В. Герасимов, А.С. Стрельников, М.Н. Иванова // Вопросы ихтиологии. – 2013. – Т. 53. – № 1. – С. 57-68.
23. **Головин, О.С.** Гидрография / О.С. Головин // Природа и ресурсы Чукотки. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1997. – С. 16-21.
24. **Госькова, О.А.** Биологическая характеристика щуки в период нагульно-зимовальной миграции / О.А. Госькова, А.Л. Гаврилов // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. – 2007. – Вып. 6, часть 2. – С. 11-15.
25. **Гриценко, О.Ф.** Экологические взаимоотношения гольцов рода *Salvelinus* и лососей рода *Oncorhynchus* в реках Сахалина: автореф. дис. канд. биол. наук / О.Ф. Гриценко. – Калининград, 1969. – 20 с.
26. **Груздева, М.А.** Фенетическое разнообразие щук (сем. Esocidae) Евразии: автореф. дис. канд. биол. наук / М.А. Груздева. – Москва, 1996. – 17 с.
27. **Грунин, С.И.** Линейный и весовой рост обыкновенной щуки *Esox lucius* из водоёмов Северо-Востока России / С.И. Грунин // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. – Владивосток: Дальнаука, 2003 – С. 382-386.

28. **Грунин, С.И.** Размерная изменчивость внешнеморфологических признаков сеголетков щуки *Esox lucius* L. / С.И. Грунин, М.А. Бакланов // Вестн. Перм. гос. ун-та. – 2004. – Вып. 2: Биология. – С. 99-101.

29. **Грунин, С.И.** Изменение биологической структуры популяции обыкновенной щуки *Esox lucius* L. среднего течения р. Анадырь в условиях воздействия промысла разной интенсивности / С.И. Грунин // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2005а. – Вып. 3. – С. 92-95.

30. **Грунин, С.И.** Размерная изменчивость внешних морфологических признаков сеголетков щуки *Esox lucius Linnaeus* среднего течения р. Анадырь / С.И. Грунин // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. – Владивосток: Дальнаука, 2005б. – С. 479-482.

31. **Грунин, С.И.** Новые данные по биологии щуки *Esox lucius* L. (Esocidae) среднего течения р. Анадырь / С.И. Грунин // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России. Материалы Дальневост. региональн. Конференции посвящ. памяти А.П. Васьковского. Магадан, 28-30 ноября 2006 г. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. – С. 335-338.

32. **Грунин, С.И.** Рост обыкновенной щуки *Esox lucius* L. в водоемах Северо-Востока России / С.И. Грунин // Идеи, гипотезы, поиск...: сб. статей по материалам научной конференции аспирантов, соискателей и молодых исследователей Северо-Восточного государственного университета. – Магадан: Изд-во СВГУ, 2007. – С. 4-6.

33. **Грунин, С.И.** Питание обыкновенной щуки *Esox lucius* в среднем течении р. Анадырь (Чукотка) / С.И. Грунин // Тез. докл. X съезда гидробиологического общества РАН. Владивосток. 28 сентября – 2 октября 2009 г. – Владивосток: Дальнаука, 2009а. – С. 109-110.

34. **Грунин, С.И.** Биологическая характеристика производителей обыкновенной щуки *Esox lucius* L. среднего течения р. Анадырь / С.И. Грунин // «Проблемы разнообразия и охраны животного мира на Севере». Материалы

докладов всеросс. науч. конф. – Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2009б. – С. 164-166.

35. **Грунин, С.И.** Влияние различных факторов среды на рост щуки *Esox lucius* р. Анадырь (Чукотка) / С.И. Грунин // Первые Международные Беккеровские чтения. Сборник научных трудов по материалам конференции 27-29 мая 2010 г. Часть 1. – Волгоград: Волгоградский государственный университет, 2010. – С. 353-355.

36. **Грунин, С.И.** Современное состояние популяции щуки *Esox lucius* среднего течения р. Анадырь (Чукотка) / С.И. Грунин, А.В. Шестаков // Вопросы рыболовства. – 2011. – Т. 12 – № 3. – С. 457-471.

37. **Грунин, С.И.** Динамика популяционных показателей щуки *Esox lucius* L. (Esocidae) р. Анадырь за период 1971-2010 гг. / С.И. Грунин // Известия ТИНРО. – 2014. – Т. 179. – С. 45-54.

38. **Гулидов, М.В.** Эмбриональное развитие щуки *Esox lucius* L. при различных условиях инкубации / М.В. Гулидов // Вопросы ихтиологии. – 1969. – № 6. – С. 1046-1058.

39. **Дгебуадзе, Ю.Ю.** Экологические закономерности изменчивости роста рыб / Ю.Ю. Дгебуадзе. – М.: Наука, 2001. – 276 с.

40. **Делямуре, С.Л.** Природа Крыма: Рыбы пресных водоёмов / С.Л. Делямуре. – Симферополь: Крым, 1964. – 69 с.

41. **Дементьева, Т.В.** Биологическое обоснование промысловых прогнозов / Т.В. Дементьева. – М.: Пищевая промышленность, 1976. – 240 с.

42. **Доманевский, Л.Н.** Промыслово-биологическая характеристика щуки Цимлянского водохранилища / Л.Н. Доманевский // Известия ВНИОРХ. – 1958. – Т. 45. – С. 201-212.

43. **Ефимова, А.И.** Щука Обь-Иртышского бассейна / А.И. Ефимова // Известия ВНИОРХ. – 1949. – Т. 28. – С. 114-174.

44. **Желтенкова, М.В.** Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.) / М.В. Желтенкова // Зоологический журнал. – 1949. – Т. 28. – № 3. – С. 257-268.
45. **Живков, М.Т.** К вопросу об относительной плодовитости рыб / М.Т. Живков // Гидробиология. – 1983. – № 19. – С. 70-85.
46. **Жизнь животных** в шести томах / Т.С. Расс. – М.: Просвещение, 1971. – Т. 4. – Ч. 1. – 655 с.
47. **Зайцев, В.Ф.** Некоторые вопросы биологии и хозяйственного значения щуки оз. Сартлан / В.Ф. Зайцев, А.А. Ростовцев, Е.В. Егоров // Биологические аспекты рационального использования и охраны водоёмов Сибири: мат. всерос. конф. – Томск: «Лито-принт», 2007. – 127-133.
48. **Захарова, Л.К.** Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища / Л.К. Захарова // Тр. Биол. станции «Борок». – 1956. – Вып. 2. – С. 200-265.
49. **Зиновьев, Е.А.** О формировании стада щуки в камских водохранилищах / Е.А. Зиновьев, В.А. Ткаченко // Ученые записки Пермского Государственного университета. – 1965. – № 125. – С. 35-44.
50. **Зиновьев, Е.А.** Размерно-возрастная изменчивость внешнеморфологических признаков хищных видов рыб камских водохранилищ / Е.А. Зиновьев, Ю.А. Пушкин // Основы рационального использования рыбных ресурсов камских водохранилищ. Межвуз. сб. науч. тр. – Пермь: Изд-во ПГУ, 1978. – 35-52.
51. **Иванков, В.Н.** Репродуктивная биология рыб / В.Н. Иванков. – Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2001. – 224 с.
52. **Иванников, В.П.** Щука (*Esox lucius* L.) в биоценозе озера Ильмень и её рациональное использование: автореф. дис. канд. биол. наук / В.П. Иванников. – Санкт-Петербург, 1992. – 22 с.

53. **Иванова, М.Н.** Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища / М.Н. Иванова // Вопросы ихтиологии. – 1965. – № 1. – С. 127-134.
54. **Иванова, М.Н.** К методике определения рационов у хищных рыб / М.Н. Иванова, А.Н. Лопатко // Вопросы ихтиологии. – 1979. – № 4. – С. 747-750.
55. **Иванова, М.Н.** О разнокачественности сеголетков щуки / М.Н. Иванова, А.Н. Лопатко // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб: тез. докл. всесоюз. конф. – М.: Изд-во ВНИРО, 1982. – С. 145-146.
56. **Иванова, М.Н.** Некоторые особенности питания и пищевого поведения личинок щуки *Esox lucius* L. (Esocidae) из потомства одной пары производителей / М.Н. Иванова, А.Н. Лопатко // Вопросы ихтиологии. – 1983. – Т. 23. – Вып. 4. – С. 691-693.
57. **Иванова, М.Н.** Питание и рост молоди щуки при выращивании в условиях изменённого температурного режима / М.Н. Иванова, А.Н. Свирская // Вопросы ихтиологии. – 1991. – Вып. 1. – С. 115-122.
58. **Иванова, М.Н.** О линейном росте молоди щуки *Esox lucius* L. / М.Н. Иванова, А.Н. Свирская // Вопросы ихтиологии. – 1995. – Т. 35. – № 6. – С. 835-839.
59. **Иванова, М.Н.** Число позвонков и некоторые биологические показатели молоди щуки *Esox lucius* / М.Н. Иванова, А.Н. Свирская // Вопросы ихтиологии. – 2000. – № 5. – С. 606-613.
60. **Иванова, М.Н.** Сезонные изменения variability линейного роста и морфометрических характеристик сеголеток щуки *Esox lucius* из потомства одной пары производителей / М.Н. Иванова, А.Н. Свирская // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – № 3. – С. 394-401.

61. **Иванова, М.Н.** Рост мелких и крупных сеголеток щуки *Esox lucius* в последующие годы жизни в мелководных прудах / М.Н. Иванова, А.Н. Свирская // Вопросы ихтиологии. – 2005. – Т. 45. – № 3. – С. 380-388.
62. **Иванова, М.Н.** О размерной иерархии у молоди щуки *Esox lucius* / М.Н. Иванова, А.Н. Свирская // Вопросы ихтиологии. – 2013. – Т. 53. – № 3. – С. 327-340.
63. **Иоганзен, Б.Г.** Плодовитость рыб и определяющие её факторы / Б.Г. Иоганзен // Вопросы ихтиологии. – 1955. – Вып. 3. – С. 57-68.
64. **Иогансон, В.Е.** Реки / В.Е. Иогансон, А.С. Кузнецов, Г.И. Деев // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – С. 186-202.
65. **Кагановский, А.Г.** Промысловые рыбы реки Анадыря и Анадырского лимана / А.Г. Кагановский // Вести ДВФ АН СССР. – 1933. – № 1-3. – С. 137-139.
66. **Камышная, М.С.** Материалы к экологии щуки *Esox lucius* L. низовьев р. Умбы / М.С. Камышная, Е.А. Цепкин // Вопросы ихтиологии. – 1973. – Т. 13. – Вып. 6. – С. 1108-1111.
67. **Карасёв, Г.Л.** Рыбы Забайкалья / Г.Л. Карасёв. – Новосибирск: Наука, 1987. – 296 с.
68. **Карась, В.А.** Краткая биологическая характеристика представителей семейства сиговых рыб на Камчатке / В.А. Карась // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Тезисы докладов XV международной научной конференции, посвящённой 80-летию со дня основания Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2014. – С. 53-57.
69. **Карзинкин, Г.С.** Основы биологической продуктивности водоёмов / Г.С. Карзинкин. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 341 с.

70. **Каталог позвоночных** Камчатки и сопредельных морских акваторий / отв. ред. Р.С. Моисеев, А.М. Токранов. – Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2000. – 166 с.
71. **Кацыка, А.П.** Климат / А.П. Кацыка // Камчатская область: статьи и очерки по географии. – Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1966. – С. 60-66.
72. **Кириллов, А.Ф.** Промысловые рыбы Вилуйского водохранилища / А.Ф. Кириллов. – Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1989. – 108 с.
73. **Кириллов, А.Ф.** Промысловые рыбы Якутии / А.Ф. Кириллов. – М.: Научный мир, 2002. – 194 с.
74. **Кириллов, А.Ф.** Влияние промысла на состояние популяций рыб в водоёмах Якутии / А.Ф. Кириллов // Вестник Якутского государственного университета. – 2005. – Т. 2. – № 2. – С. 48-57
75. **Кириллов, Ф.Н.** Рыбы Якутии / Ф.Н. Кириллов. – М.: Наука, 1972. – 360 с.
76. **Кириллов, Ф.Н.** Биология Вилуйского водохранилища / Ф.Н. Кириллов, А.Ф. Кириллов, Т.М. Лабутина. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
77. **Клюкин, Н.К.** Климат / Н.К. Клюкин // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – С. 101-132.
78. **Коновалов, С.М.** Особенности паразитофауны щуки р. Пенжины / С.М. Коновалов // Паразитология. – 1967. – Вып. 6. – С. 539-546.
79. **Копориков, А.Р.** Питание щуки и налима во время нерестовой миграции сиговых на р. Собь / А.Р. Копориков, М.В. Шишмарев // Первый конгресс ихтиологов России: тезисы докладов. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 156.
80. **Коржуев, С.С.** Орография и ее связь с геологическим строением / С.С. Коржуев // Дальний Восток и берега морей, омывающих территорию СССР. – М.: Наука, 1982а. – С. 10-26.

81. **Коржуев, С.С.** Речная сеть / С.С. Коржуев // Дальний Восток и берега морей, омывающих территорию СССР. – М.: Наука, 1982б. – С. 79-88.
82. **Костицын, В.Г.** Динамика популяционных параметров леща (*Abramis brama* L.) Камских водохранилищ: автореф. дис. канд. биол. наук / В.Г. Костицын. – Санкт-Петербург, 1994. – 22 с.
83. **Котляревская, Н.В.** Процесс вылупления у щуки *Esox lucius* / Н.В. Котляревская // Вопросы ихтиологии. – 1969. – № 1. – С. 116-128.
84. **Коцюк, Д.В.** Рост амурской щуки *Esox reichertii* в условиях Зейского водохранилища / Д.В. Коцюк, М.В. Кошечкин // Вопросы рыболовства. – 2009. – Т. 10. – № 3. – С. 500-509.
85. **Крайнюк, В.Н.** Питание и упитанность щуки *Esox lucius* L., 1758 в водохранилищах канала им. К. Саптева / В.Н. Крайнюк // Вестник Казах. нац. ун-та. Серия экологическая. – 2012. – № 1 (33). – С. 91-93.
86. **Крайнюк, В.Н.** Рост щуки *Esox lucius* L. 1758 (Esocidae) в водохранилищах канала им. К. Саптева / В.Н. Крайнюк, С.Ж. Асылбекова // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. – 2014. – № 3. – С. 19-28.
87. **Крохин, Е.М.** Источники обогащения нерестовых озёр биогенными элементами / Е.М. Крохин // Известия ТИНРО. – 1957. – Т. 45. – С. 29-55.
88. **Крохин, Е.М.** Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфатный режим нерестовых озёр / Е.М. Крохин // Известия ТИНРО. – 1967. – Т. 9. – С. 25-38.
89. **Кузьмина, В.В.** Роль индуцированного аутолиза в процессах пищеварения рыб на примере щуки *Esox lucius* (Esocidae) / В.В. Кузьмина // Вопросы ихтиологии. – 2014. – Т. 54. – № 6. – С. 734-740.
90. **Кузнецов, В.А.** Флуктуация численности промысловых рыб в условиях зарегулированного стока реки (на примере Куйбышевского водохранилища) / В.А. Кузнецов // Вопросы ихтиологии. – 1980. – Т. 20. – Вып. 5. – С. 805-811.

91. **Кузнецов, В.А.** Размерно-возрастная структура, рост и плодовитость леща *Abramis brama* Свяжского и Мешинского заливов Куйбышевского водохранилища в 1996-1998 гг. / В.А. Кузнецов, В.В. Кузнецов // Вопросы рыболовства. – 2001. – Т. 2. – № 3. – С. 432-447.
92. **Кулемин, А.А.** Возрастной состав, темп роста и упитанность щуки *Esox lucius* L. Плещеева озера / А.А. Кулемин, И.И. Макковеева, М.И. Солопова // Вопросы ихтиологии. – 1971. – Т. 11. – Вып. 1. – С. 40-48.
93. **Кулиев, З.М.** Изменение структуры популяций рыб среднего и южного Каспия под влиянием антропогенных факторов / З.М. Кулиев // Динамика численности промысловых рыб. – М.: Наука, 1986. – С. 173-176.
94. **Куманцов, М.И.** Рыбохозяйственное районирование Чукотки / М.И. Куманцов., Ю.А. Коротаев // Вопросы рыболовства. – 2001. – Т. 2. – № 3. – С. 476-493.
95. **Купчинская, Е.С.** Щука *Esox lucius* L. (Esocidae) Усть-Илимского водохранилища / Е.С. Купчинская // Вопросы ихтиологии. – 1985. – Т. 25. – Вып. 1. – С. 74-81.
96. **Лакин, Г.Ф.** Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1973. – 343 с.
97. **Лапин, Ю.Е.** Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла / Ю.Е. Лапин. – М.: Наука, 1971. – 173 с.
98. **Леванидов, В.Я.** Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока / В.Я. Леванидов // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 3-21.
99. **Ледяев, О.М.** Питание щуки Хантайского водохранилища / О.М. Ледяев // Вопросы географии Сибири. – 1983. – Вып. 14. – С. 98-99.
100. **Лососевидные рыбы** Северо-Востока России / И.А. Черешнев, В.В. Волобуев, А.В. Шестаков, С.В. Фролов – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 496 с.

101. **Лукин, А.В.** Щука / А.В. Лукин // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. – Казань: Татарское кн. изд-во, 1972. – С. 126-131.

102. **Ландшафты суши** / А.В. Беликович, А.В. Галанин, О.Д. Трегубов, В.Н. Купецкий // Природа и ресурсы Чукотки. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1997. – С. 62-76.

103. **Макеева, А.П.** Половая структура нерестовой популяции рыб, её приспособительное значение и способы регуляции / А.П. Макеева, Г.В. Никольский // Теоретические основы рыбоводства. – М.: Наука, 1965. – С. 53-72.

104. **Макковеева, И.И.** Питание молоди щуки Рыбинского водохранилища / И.И. Макковеева // Вопросы ихтиологии. – 1956. – Вып. 7. – С. 60-95.

105. **Меньшиков, М.И.** Материалы по географической изменчивости щуки (*Esox lucius* L.) / М.И. Меньшиков // Изв. ЕНИ при Перм. ун-те. – 1947. – Т. 12. – Вып. 5. – С. 169-175.

106. **Методическое пособие** по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / отв. ред. Е.В. Боруцкий.– М.: Наука, 1974. – 254 с.

107. **Мина, М.В.** Рост животных / В.М. Мина, Г.А. Клевезаль.– М.: Наука, 1976. – 291 с.

108. **Михайлов, А.В.** Современное состояние популяции щуки (*Esox lucius* L.) Гилёвского водохранилища Алтайского края / А.В. Михайлов // Теоретические и прикладные аспекты современной науки. – 2014. – № 5-1. – С. 124-128.

109. **Мохов, Г.М.** Размерно-возрастная характеристика щуки Ладожского озера / Г.М. Мохов // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – 1979. – Вып. 141. – С. 126-130.

110. **Нечаева, Н.А.** Внутренние воды / Н.А. Нечаева, В.Ч. Зданович // Камчатская область: статьи и очерки по географии. – Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1966. – С. 67-75.
111. **Никольский, Г.В.** О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов / Г.В. Никольский, В.А. Пикулева // Зоологический журнал. – 1958. – Т. 37. – Вып. 7. – С. 972-989.
112. **Никольский, Г.В.** Частная ихтиология / Г.В. Никольский. – М.: Высшая школа, 1971. – 472 с.
113. **Никольский, Г.В.** Теория динамики стада рыб / Г.В. Никольский. – М.: Пищевая промышленность, 1974. – 448 с.
114. **Новиков, А.С.** Рыбы реки Колымы / А.С. Новиков. – М.: Наука, 1966. – 136 с.
115. **Новиков, А.С.** Рыбы озёр средней части Колымо-Индибирской низменности / А.С. Новиков, А.Ф. Кириллов, О.Д. Замащикова // Рыбохозяйственное освоение озёр бассейна Средней Колымы. – Якутск: Якутское книжное изд-во, 1972. – С. 5-38.
116. **Одум, Ю.** Экология / Ю. Одум – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.
117. **Орлова, Э.Л.** Особенности питания хищных рыб сома *Silurus glanis* Linne и щуки *Esox lucius* Linne в дельте Волги после зарегулирования стока реки / Э.Л. Орлова, О.А. Попова // Вопросы ихтиологии. – 1976. – Т. 16. – Вып. 1. – С. 84-98.
118. **Орлова, Э.Л.** Особенности питания хищных рыб в зависимости от концентрации кормовых организмов / Э.Л. Орлова, О.А. Попова // Вопросы ихтиологии. – 1986. – Т. 26. – Вып. 5. – С. 757-764.
119. **Остроумов, А.А.** О нахождении щуки и других пресноводных рыб Анадырского зоогеографического округа в водоёмах Камчатки / А.А. Остроумов // Вопросы ихтиологии. – 1964. – Т. 4. – Вып. 2. – С. 385-386.

120. **Первозванский, В.Я.** Материалы по экологии щуки *Esox lucius* р. Кереть (бассейн Белого моря) / В.Я. Первозванский, В.Ф. Бугаев // Вопросы ихтиологии. – Т. 32. – Вып. 1. – С. 94-102.
121. **Петрова, Л.П.** Обыкновенная щука / Л.П. Петрова, Л.А. Кудерский // Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел. – Петрозаводск, 2006. – С. 80-87.
122. **Планирование, организация** и обеспечение исследований рыбных ресурсов дальневосточных морей России и северо-западной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. – 231 с.
123. **Плохинский, Н.А.** Основы биометрии / Н.А. Плохинский. – М.: МГУ, 1967. – 81 с.
124. **Позвоночные животные** Северо-Востока России / отв. ред. И.А. Черешнев. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 308 с.
125. **Поляков, Г.Д.** Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяций рыб с условиями питания / Г.Д. Поляков // Материалы по изменчивости и экологии рыб. – 1962. – Вып. 42. – С. 5-63.
126. **Полякова, Н.И.** Экология щуки *Esox lucius* в р. Тетерев в период после аварии на Чернобыльской АЭС / Н.И. Полякова, И.Н. Рябов, Н.В. Белова // Ихтиологические исследования на внутренних водоёмах: материалы междунар. науч. конф. – Саранск: Мордов. гос. ун-т, 2007. – С. 129-131.
127. **Попова, О.А.** Экология щуки и окуня в дельте Волги / О.А. Попова // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. – М.: Наука, 1965. – С. 91-170.
128. **Попова, О.А.** Биологические показатели щуки и окуня в водоёмах с различным гидрологическим режимом и кормностью / О.А. Попова // Закономерности роста и созревания рыб. – М.: Наука, 1971. – С. 102-152.

129. **Попова, О.А.** Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоёмах разных широт / О.А. Попова // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. – М.: Наука, 1979. – С. 93-112.
130. **Попова, О.А.** Обыкновенная щука / О.А. Попова // Атлас пресноводных рыб России. – М.: Наука, 2002. – Т. 1. – 178-180.
131. **Попова, О.А.** О комплексных индексах при изучении питания рыб / О.А. Попова, Ю.С. Решетников // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51. – № 5. – С. 712-717.
132. **Постников, В.М.** О сырьевых ресурсах основных озёр Чукотки / В.М. Постников // Известия ТИНРО. – 1965. – Т. 59. – С. 227-245.
133. **Правдин, И.Ф.** Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. – М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 376 с.
134. **Правила рыболовства** для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Российская газета. – № 6367 от 25 апреля 2014 г.
135. **Пресноводные рыбы** Анадырского бассейна / И.А. Черешнев, А.В. Шестаков, М.Б. Скопец, Ю.А. Коротаев, А.Н. Макоедов. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 336 с.
136. **Пресноводные рыбы**, обитающие в водоемах на территории Нижнеколымского района Республики Саха (Якутия) / А.Ф. Кириллов, Е.А. Федорова, В.В. Ходулов, Н.М. Соломонов. – Якутск, 2008. – 26 с.
137. **Промысловые рыбы** внутренних вод Чукотки / А.Н. Макоедов, М.И. Куманцов, Ю.А. Коротаев, О.Б. Коротаева. – М.: УМК «Психология», 2000. – 208 с.
138. **Промысловые рыбы** России. В двух томах / О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляр, Б.Н. Котенёв. – М.: ВНИРО, 2006. – Т. 1. – С. 244-246.
139. **Радищева, О.Л.** Сенсорные основы пищевого поведения ранней молоди щуки *Esox lucius* / О.Л. Радищева, Г.В. Девицина, А.О. Касумян // Вопросы ихтиологии. – 1990. – № 6. – С. 994-1001.

140. **Река Анадырь**, ее рыбы и рыболовство (история, современность, проблемы и перспективы) / И.А. Черешнев, А.Н. Макоедов, А.В. Шестаков, Ю.А. Коротаев // Вопросы рыболовства. – 2000. – Т. 1. – № 1. – С. 45-73.

141. **Рикер, У.Е.** Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб / У.Е. Рикер. – М.: Пищ. пром-сть, 1979. – 408 с.

142. **Рыбы Рыбинского водохранилища**: популяционная динамика и экология / отв. ред. Ю.В. Герасимов. – Ярославль: Филигрань, 2015. – 418 с.

143. **Сазонова, Е.А.** Питание и рационы молоди щуки Псковско-Чудского озера / Е.А. Сазонова // Тр. ГосНИИОРХ. – 1981. – Вып. 173. – С. 76-85.

144. **Сакун, О.Ф.** Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб / О.Ф. Сакун, Н.А. Буцкая. – Мурманск: ПИНРО, 1968. – 47 с.

145. **Самохвалова, Л.К.** Биологическая характеристика щуки / Л.К. Самохвалова // Тр. Балт. отд. и.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. – 1971. – Вып. 46. – С. 148-153.

146. **Силивров, С.П.** Изменчивость показателей плодовитости щуки *Esox lucius* L. в разнотипных водоёмах Среднего Урала / С.П. Силивров // Вестник Тюменского государственного университета. – 2007. – Вып. 6. – С. 185-192.

147. **Силивров, С.П.** О росте щуки в водоёмах Урала / С.П. Силивров // Современное состояние водных биоресурсов: мат. междунар. конф. (26-28 марта 2008 г.). – Новосибирск: Агрос, 2008а. – С. 190-195.

148. **Силивров, С.П.** Значение щуки как объекта рыболовства в водоёмах Урала / С.П. Силивров // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование: материалы науч.-практ. конф. – Пермь: ПГУ, 2008б. – С. 107-111.

149. **Силивров, С.П.** Межпопуляционная изменчивость щуки *Esox lucius* (L.) в водоёмах Среднего и Южного Урала / С.П. Силивров, А.В. Гилев // Сибирский экологический журнал. – 2008в. – Вып. 1. – С. 77-87.

150. **Скопец, М.Б.** Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. 1. Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensi* / М.Б. Скопец, Н.М. Прокопьев // Вопросы ихтиологии. – 1990. – Т. 30. – Вып. 4. – С. 469-474.

151. **Скрябин, А.Г.** Рыбы Баунтовских озёр Забайкалья / А.Г. Скрябин. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 150-162.

152. **Сметанин, М.М.** Погрешности количественных показателей роста рыб / М.М. Сметанин // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. – Рыбинск, 1982. – С. 63-74.

153. **Сокольников, Н.П.** Река Анадырь, ее рыбы и рыболовство / Н.П. Сокольников // Русское судоходство. 1910. – № 12. – С. 55-74.

154. **Состояние репродуктивных желез щуки *Esox lucius* из водоёмов чернобыльского следа в 1999-2004 гг.** / Н.В. Белова, Н.Г. Емельянова, А.П. Макеева, И.Н. Рябов // Вопросы ихтиологии. – 2006. – № 5. – С. 686-693.

155. **Спановская, В.Д.** К методике определения плодовитости единовременно и порционно икроточущих рыб / В.Д. Спановская, В.А. Григораш // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс: Мокслас, 1976. – Ч. 2. – С. 54-62.

156. **Спановская, В.Д.** О плодовитости щуки *Esox lucius* L. (Esocidae) в пределах её ареала / В.Д. Спановская, Л.Н. Солонинова // Вопросы ихтиологии. – 1983. – Т. 23. – Вып. 5. – С. 797-804.

157. **Спановская, В.Д.** Подотряд Щуковидные рыбы (Esocoidei) / В.Д. Спановская // Жизнь животных: издание 2-е, перераб. – М.: Просвещение, 1983. – Т. 4. – С. 168-173.

158. **Столяров, И.А.** Щука *Esox lucius* Кизлярского залива северного Каспия / И.А. Столяров, К.С. Абушева // Вопросы ихтиологии. – 1997. – Т. 37. – № 2. – С. 278-281.
159. **Суворов, Е.К.** Основы общей ихтиологии / Е.К. Суворов. – Л.: ЛГУ, 1940. – 433 с.
160. **Суханова, Г.И.** О нересте и плодовитости щуки *Esox lucius* L. Вилуйского водохранилища / Г.И. Суханова // Вопросы ихтиологии. – 1979. – Т. 19. – Вып. 2. – С. 278-283.
161. **Суханова, Г.И.** Щука в экосистеме некоторых водоёмов бассейна реки Лены: автореф. дис. канд. биол. наук / Г.И. Суханова. – Свердловск, 1982. – 23 с.
162. **Сычева, В.Н.** Реакция половых желез щуки *Esox lucius* L. на изменение экологических условий / В.Н. Сычева // Вопросы ихтиологии. – 1965. – Т. 5. – Вып. 2. – С. 296-301.
163. **Тарнавский, И.П.** Биология щуки верхнего Днепра / И.П. Тарнавский // Рыбное хозяйство. – 1967. – Вып. 3. – С. 61-69.
164. **Терешенков, И.И.** Смена зубов у щуки *Esox lucius* L. / И.И. Терешенков // Вопросы ихтиологии. – 1972. – Т. 12. – Вып. 5. – С. 880-885.
165. **Токранов, А.М.** О «бесчешуйном звере» и других обитателях камчатских вод / А.М. Токранов. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – 152 с.
166. **Томирдиаро, С.В.** Озера / С.В. Томирдиаро, Е.М. Крохин // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – С. 203-209.
167. **Тюрин, В.П.** Нормальные кривые распределения, кривые выживания и темпов естественной смертности рыб, как теоретическая основа регулирования рыболовства / В.П. Тюрин // Известия ГОСНИОРХ. – 1972. – Т. 71. – С. 71-126.

168. **Фан Чонг Хау.** Питание молоди щуки (*Esox lucius* L.) озера Ильмень на первом году жизни / Фан Чонг Хау // Тр. ГосНИИОРХ. – 1971. – Т. 75. – С. 114-118.
169. **Фортулатова, К.Р.** Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб дельты Волги / К.Р. Фортулатова, О.А. Попова. – М.: Наука, 1973. – 299 с.
170. **Хохлов, Ю.Н.** Особенности питания обыкновенной щуки *Esox lucius* L. в среднем течении р. Анадырь в осенний период / Ю.Н. Хохлов, Ю.Е. Хохлова // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2006. – № 2. – С. 54-58.
171. **Цепкин, Е.А.** О максимальных размерах щуки *Esox lucius* L. / Е.А. Цепкин // Вопросы ихтиологии. – 1986. – № 5. – С. 867-869.
172. **Черешнев, И.А.** Первые данные по биологии пенжинского омуля *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky из бассейна р. Таловка (Пенжинская губа Охотского моря) / И.А. Черешнев, М.Б. Скопец, Ф.Г. Челноков // Современные проблемы сиговых рыб. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. – Ч. 1. – С. 66-81.
173. **Черешнев, И.А.** Пресноводные рыбы Северо-Востока Азии: фауна, систематика, история расселения: автореф. док. биол. наук в форме научного доклада / И.А. Черешнев. – Владивосток, 1992. – 75 с.
174. **Черешнев, И.А.** Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России / И.А. Черешнев. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 198 с.
175. **Черешнев, И.А.** Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России / И.А. Черешнев, А.В. Шестаков, М.Б. Скопец. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 129 с.
176. **Черешнев, И.А.** Влияние величины подходов кеты на рост жилых сиговых рыб р. Анадырь / И.А. Черешнев, А.В. Шестаков // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. – Тольятти: ИЭБВ РАН, 2003. – С. 304.
177. **Черешнев, И.А.** Пресноводные рыбы Чукотки / И.А. Черешнев. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2008. – 324 с.

178. **Чугунова, Н.И.** Методика изучения возраста и роста рыб / Н.И. Чугунова. – М.: Советская наука, 1952. – 115 с.

179. **Чугунова, Н.И.** О закономерностях роста рыб и их значении в динамике популяций / Н.И. Чугунова // Труды совещаний Ихтиологической комиссии Академии наук СССР. – 1960. – Вып. 13. – С. 94-107.

180. **Чучукало, В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и нектобентоса в дальневосточных морях / В.И. Чучукало. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2006. – 484 с.

181. **Шатуновский, М.И.** Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский. – М.: Наука, 1980. – 288 с.

182. **Шатуновский, М.И.** Механизмы и адаптивное значение размерно-весовой изменчивости молоди рыб / М.И. Шатуновский // Вопросы рыболовства. – 2001. – Приложение 1. – С. 296-298.

183. **Шестаков, А.В.** Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь / А.В. Шестаков. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 114 с.

184. **Шестаков, А.В.** Биология чира *Coregonus nasus* (Coregonidae) Анадырского бассейна / А.В. Шестаков // Вопросы ихтиологии. – 2002. – Т. 41. – № 6. – С. 784-792.

185. **Шестаков, А.В.** Особенности биологии сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* и сига-вожжика *C. anaulorum* (Coregonidae) среднего течения р. Анадырь / А.В. Шестаков // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2006. – № 4. – С. 53-60.

186. **Шестаков, А.В.** Влияние величины подходов кеты на рост камчатского хариуса *Thymallus arcticus mertensii* р. Анадырь (Чукотка) / А.В. Шестаков // X съезд Гидробиологического общества при РАН (28 сентября – 2 октября 2009 г.): тез. докл. – Владивосток, 2009. – С. 446-447.

187. **Шестаков, А.В.** Современное состояние популяции нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) среднего течения р. Анадырь / А.В.

Шестаков, С.И. Грунин // Вопросы рыболовства. – 2011. – Т. 12. – № 4. – С. 705-714.

188. **Шестаков, А.В.** Влияние величины подходов кеты на рост промысловых жилых рыб р. Анадырь (Чукотка) / А.В. Шестаков, С.И. Грунин // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2012. – № 3. – С. 77-84.

189. **Шестаков, А.В.** Состояние рыбных ресурсов среднего течения р. Анадырь (Чукотка) / А.В. Шестаков, С.И. Грунин // Фундаментальные и прикладные проблемы науки. Т. 5. Материалы VIII Международного симпозиума (10-12 сентября 2013 г., г. Непряхино). – М.: РАН, 2013. – С. 65-76.

190. **Шестаков, А.В.** Новые данные по биологии сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Coregonidae) р. Анадырь / А.В. Шестаков // Известия ТИНРО. – 2014. – Т. 179. – С. 55-64.

191. **Шестаков, А.В.** Хозяйственное использование ресурсов жилых видов рыб среднего течения р. Анадырь (Чукотка) / А.В. Шестаков, С.И. Грунин // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2015. – № 2. – С. 75-83.

192. **Шилин, Ю.А.** Питание и пищевые взаимосвязи рыб нижнего течения реки Анадырь / Ю.А. Шилин // Ихтиология, гидробиология, энтомология и паразитология: Тез. докл. XI Всесоюз. сипм. «Биол. пробл. Севера». – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 27-28.

193. **Шило, Н.А.** Рельеф и геологическое строение / Н.А. Шило // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – С. 21-83.

194. **Штундюк, Ю.В.** Материалы по биологии озёрно-речной и озёрной форм сибирской ряпушки бассейна реки Анадырь / Ю.В. Штундюк // Современные проблемы сиговых рыб. Ч. 2. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. – С. 249-263.

195. **Экология рыб** Обь-Иртышского бассейна. – М. Т-во научных изданий КМК, 2006. – 596 с.

196. **Яблоков, А.В.** Популяционная биология /А.В. Яблоков. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.
197. **Гейна, К.М.** Динамика вікової структури щуки (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) пониззя Дніпра у зв'язку з промислом / К.М. Гейна, П.С. Кутіщев // Рибогосподарська Наука України. – 2014. – № 1. – С. 5-15.
198. **Berg, S.** Pike (*Esox lucius* L.) stocking as a biomanipulation tool: 1. Effects on the fish population in Lake Lyng, Denmark / S. Berg, E. Jeppesen, M. Søndergaard // Hydrobiologia. – 1997. – Vol. 342/343. – Pp. 311-318.
199. **Bevelhimer, M.S.** Assessing significance of physiological differences among three Esocids with a bioenergetics model / M.S. Bevelhimer, R.A. Stein, R.F. Carline // Can. Journ. of Fisher. and Aquat. Sci. – 1985. – Vol. 42. – №1. – Pp. 57–69.
200. **Beverton, R.J.H.** Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish population / R.J.H. Beverton. – North Carolina, 1994. – 153 p.
201. **Bujalska, G.** Ecological structure of the population. Sex ratio / G. Bujalska // Actatheriol. – 1983. – Vol. 28. – Suppl. 1. – Pp. 251-316.
202. **Craig, J.F.** Pike: Biology and exploration / J.F. Craig. – London: Chapman & Hall, 1996. – 298 p.
203. **Crossman, E.J.** *Esox lucius* Linnaeus / E.J. Crossman // Atlas of North American Freshwater Fishes. – North Caroline. Biol. Surv. Publ, 1980. – Pp. 133-134.
204. **Dominguez, J.** Desarrollo longitudinal y ponderal del lucio (*Esox lucius*) en un area de reciente colonization: Cuenca del Esla, NW Espana / J. Dominguez, J.C. Pena // Limnetica. 1996. – Vol. 12. – Pp. 79-92.
205. **Dominguez, J.** Spatio-temporal variation in the diet of northern pike (*Esox lucius*) in a colonized area (Esla basin, NW Spain) / J. Dominguez, J.C. Pena // Limnetica. – 2000. – Vol. 19. – Pp. 1-20.

206. **Growth of pike larvae (*Esox lucius*)** under different conditions of food quality and salinity / J. Engström-Öst, M. Lehtiniemi, S.H. Jónasdóttir, M. Viitasalo // Ecology of freshwater fishes. – 2005. – Vol. 14. – Pp. 385-393.

207. **Hokanson, K.E.F.** Temperature requirements for embryos and larvae of the northern pike *Esox lucius* (Linnaeus) / K.E.F. Hokanson, J.H. McCormick, B.R. Jones // Trans. Am. Fish. Soc. – 1973. – Vol. 102. – № 1. – Pp. 89–100.

208. **Hubenova, T.** Investigation on fecundity, follicles and free embryo size of pond-reared pike (*Esox lucius*) of different age and size / T. Hubenova, A. Zaikov, P. Vasileva // Aquacult. Int. – 2007. – Vol. 15. – Pp. 235-240.

209. **Kipling, C.** Variation in the fecundity of the pike *E. lucius* in Windermere / C. Kipling, W.E. Frost // J. Fish. Biol. – Vol. 1. – № 3. – Pp. 221-237.

210. **Kline, T.C.** The effect of salmon carcasses on Alaskan freshwaters / T.C. Kline, J.J. Goering, R.J. Piorkowski // Freshwaters of Alaska, ecological syntheses. – New York: Springer-Verlag, 1997. – Pp. 179-204.

211. **Lenhardt, M.** Seasonal reproductive cycle of pike, *Esox lucius* L., from the River Danube / M. Lenhardt, P. Cakić // J. Appl. Ichthyol. – 2002. – Vol. 18. – Pp. 7-13.

212. **Lessard, J.L.** Investigating the effect of marine-derived nutrients from spawning salmon on macroinvertebrate secondary production in southeast Alaskan streams / J.L. Lessard, R.W. Merritt, M.B. Berg // J. N. Am. Benthol. Soc. – 2009. – № 28(3). – Pp. 683-693.

213. **Minakawa, N.** Ecological effects of a chum salmon (*Oncorhynchus keta*) spawning salmon run in a small stream of the Pacific Northwest / N. Minakawa, R.I. Gara // J. Freshw. Ecol. – 1999. – № 14. – Pp. 327-335.

214. **McPhail, J.D.** Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska / J.D. McPhail, C.C. Lindsey // Bull. Fish. Res. Board Canada. – 1970. – № 173. – 373 p.

215. **Morphological and** molecular evidence of three species of pikes *Esox spp.* (Actinopterygii, Esocidae) in France, including the description of a new species / G.P.J. Denys, A. Dettai, H. Persat, M. Hautecoeur, P. Keith // Comptes Rendus Biologies. – 2014. – Vol. 337. – Pp. 521-534.

216. **Nelson, J.S.** Family Esocidae / J.S. Nelson // Fishes of the World. – Toronto: A Wiley-Interscience publication, 1984. – Pp. 157-158.

217. **Nilsson, J.** Wetlands for northern pike (*Esox lucius* L.) recruitment in the Baltic Sea / J. Nilsson, O. Engstedt, P. Larsson // Hydrobiologia. – 2014. – Vol. 721. – Pp. 145-154.

218. **Northern pike** (*Esox lucius*) growth and mortality in a northern Ontario river compared with that in lakes: influence of flow / R.W. Griffiths, N.K. Newlands, D.L.G. Noakes, F.W.H. Beamish // Ecology of freshwater fish. – 2004. – Vol. 13. – Pp. 136-144.

219. **Page, L.M.** A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico / L.M. Page, B.M. Burr. – Boston: Houghton Mifflin Company, 1991. – 432 p.

220. **Peterson, D.P.** Disturbance of small-stream habitat by spawning sockeye salmon in Alaska / D.P. Peterson, C.J. Foote // T. Am. Fish. Soc. – 2000. – № 129. – Pp. 924-934.

221. **Predation risk** allocation or direct vigilance response in the predator interaction between perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) / A. Vainikka, T. Jokelainen, R. Kortet, H. Ylönen // Ecology of freshwater fishes. – 2005. – Vol. 14. – Pp. 225-232.

222. **Roche, W.** Some characteristics of a pike *Esox lucius* L. population in an Irish reservoir / W. Roche, M. O'Grady, J.J. Bracken // Hydrobiologia. – 1999. – № 392. – Pp. 217-223.

223. **Roy, H.H.D.** Growth and reproduction of the longnose sucker *Catostomus catostomus* (Forster) in Great Slave Lake / H.H.D. Roy // Journ. Fish. Res. Board Canada. – 1962. – Vol. 19. – № 1. – Pp. 113-126.

224. **Russell, E.S.** Some theoretical considerations of the overfishing problem / E.S. Russell // ICES Journal of Marine Science. – 1931. – № 6. – Pp. 3-20.

225. **Scott, W.B.** Freshwater fishes of Canada / W.B. Scott, E.J. Crossman // Bulletin of Fisheries Research Board of Canada. – 1973. – №. 184. – 966 p.

226. **Some biological** characteristics and the stock size of the pike (*Esox lucius* L., 1758) population in lake Karamık (Afyon, Turkey) / H. Çubuk, İ. Balik, R. Uysal, R. Özkök // Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences. – 2005. – Vol. 29. – Num. 4. – Pp. 1025-1031.

227. **Søndergaard, M.** Pike (*Esox lucius* L.) stocking as a biomanipulation tool: 2. Effects on lower trophic levels in Lake Lyng, Denmark / M. Søndergaard, E. Jeppesen, S. Berg // Hydrobiologia. – 1997. – Vol. 342/343. – Pp. 319-325.

228. **Temporal changes** and affective population size of an Italian isolated and supportive-breeding managed northern pike (*Esox lucius*) population / L. Lucentini, A. Palomba, L. Gigliarelli, G. Sgaravizzi, H. Lancioni, L. Lanfaloni // Fisheries Research. – 2009. – Vol. 96. – Pp. 139-147.

229. **Winfield, I.J.** Northern pike (*Esox lucius*) in a warming lake: changes in population size and individual condition in relation to prey abundance / I.J. Winfield J.B. James, J.M. Fletcher // Hydrobiologia. – 2008. – № 601. – Pp. 29-40.