

НАУЧНЫЕ ТЕТРАДИ
Выпуск 7

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА (ГосНИОРХ)

199053, Санкт-Петербург
наб. Макарова, 26

Научные тетради
Выпуск № 7

А.Е. КОРОЛЕВ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СУДАКА
(STIZOSTEDION LUCIOPERCA L.)
НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
1999

STATE RESEARCH INSTITUTE ON LAKE AND RIVER FISHERIES
(GosNIORKh)

26, Makarova embankment,
199053, St.-Petersburg, Russia

A.E. Korolev

BIOLOGICAL PARTICULARITIES OF THE SANDER
(STIZOSTEDION LUCIOPERCAL.)
ON EARLY ONTOGENETIC STAGES

ST.-PETERSBURG
1999

Редакционная коллегия:

**М.А. Андрияшева, Г.М. Лаврентьева, М.Р. Майзелис,
Т.П. Михелес** (зам. гл. редактора), **И.Н. Остроумова, М.А. Перевозников,
А.С. Печников** (гл. редактор), **Г.П. Руденко, Ю.А. Стрелков, Г.В. Федорова**

Печатается по решению
Ученого совета ГосНИОРХ
(№ 3 от 09 марта 1999 г.)

Редактор и Корректор. *А.О. Витенко*

Сдано в печать 01.06.99. Подписано к печати 27.09.99.
Формат 60×84 1/16. Бумага офсет. №1. Печать офсетная.
Печ. Л. 2,25. Тираж 200 экз. Заказ № 15406

ГосНИОРХ. 199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26.
Компьютерная верстка и подготовка к печати ТОО «Б.С.К.».
Типография издательско-полиграфической фирмы «Б.С.К.».
199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26.

Оглавление

Введение	6
Влияние абиотических факторов среды на выживание икры, личинок и молоди судака	8
Влияние биотических факторов среды на выживание икры, личинок и молоди судака	19
Литература	27
Реферат.....	35

CONTENRS

Introduction	6
The influence of the abiotic factors on a survival of the Sender's roe, larval and fry ...	8
The influence of the biotic factors on a survival of the Sender's roe, larval and fry ..	19
Bibliography	27
Abstract	35

Введение

Судак — биомелиоратор с высоким темпом роста, обладающий прекрасными вкусовыми качествами. Высокий процент съедобных частей тела (до 70%), отсутствие межмышечных вилочковых костей, белое мясо с низким содержанием холестерина способствуют повышению спроса на судака на внутреннем рынке многих стран. Поэтому в последние годы в странах Европы активно ведутся исследования, направленные на увеличение эффективности разведения судака. Решение этой задачи во многом определяется успехом получения и выращивания его молоди.

Многочисленные исследования, проведенные отечественными и зарубежными ихтиологами-рыбоводами, показали, что основным препятствием при разведении и расселении судака является его высокая чувствительность на ранних этапах развития (икра, личинка, молодь) к отрицательным воздействиям различных абиотических и биотических факторов среды. Порог чувствительности молоди судака значительно выше, чем у молоди других видов рыб. Так, В. Шлюмпбергер и К. Шмидт (Schlumpberger, Schmidt, 1980) указывают, что концентрации таких веществ, как малахитовая зелень, трипофлавин, формалин, NaCl, используемых для обработки молоди рыб в профилактических целях, а также концентрации многих веществ (кислород, азот, железо и др.), допустимых при выращивании рыб, являются летальными для икры и личинок судака. Поэтому выращивание молоди судака сопряжено со значительными трудностями. Многие исследователи отмечают неустойчивые, часто низкие результаты выращивания его молоди и товарной рыбы (Городничий, 1967; Михеев и др., 1970; Пильщиков, 1980; Кириленко, 1984; Стеффенс, 1985; Brezeanu, 1972, и др.). В настоящее время судак является одним из наиболее сложных для разведения видов рыб.

В естественных водоемах низкое выживание молоди судака усугубляется неустойчивыми погодными условиями, переменчивыми показателями среды обитания, наличием огромного количества хищных беспозвоночных и позвоночных животных, болезнетворных организмов и паразитов. Даже несмотря на относительно высокую плодовитость и заботу о потомстве, проявляющуюся в охране самцом икры во время

инкубации, лишь незначительное количество рыб доживает до промыслового возраста. Например, среди основных видов рыб, обитающих в Ладожском озере, у судака промысловый возврат от икры — один из наименьших и составляет 0,0008% (Широков, 1989). Сходные показатели выживания обнаруживаются у судака из южных районов. Так, у кубанского судака этот показатель составляет от 0,00007 до 0,00337%, у донского — от 0,00049 до 0,00878% (Бойко, 1937).

Очевидно, что повышение выживания судака на ранних этапах онтогенеза является крайне важной задачей при его искусственном разведении. Изучение причин, вызывающих гибель молоди судака, может значительно облегчить решение данной задачи.

Начало планомерного изучения судака как объекта рыборазведения относится к середине прошлого столетия. В настоящее время в литературе накоплен большой фактический материал, посвященный биологии ранних онтогенетических стадий судака (икра — мальки).

Целью настоящей работы было на основании обобщения имеющихся в литературе материалов и собственных данных рассмотреть воздействие различных факторов внешней среды на выживание икры и молоди судака и определить оптимальные показатели среды обитания, которых необходимо придерживаться при их выращивании.

Влияние абиотических факторов среды на выживание икры, личинок и молоди судака

Температура воды. Это один из основных факторов среды, определяющий возможность существования рыб в водоеме. Изменение температуры воды приводит к изменениям скорости протекания метаболических процессов и состава ферментов, вырабатываемых в организме для поддержания гомеостаза. Выход температуры воды за область метаболического оптимума даже на короткое время может привести к нарушениям обменного равновесия, инактивации и денатурации ферментов, следствием чего является смерть организма (Константинов, 1979; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989).

Судак относится к рыбам, принадлежащим к древнему верхнетретичному или пресноводному амфибореальному комплексу (Никольский, 1980). Как и большинство рыб этого комплекса, судак является относительно теплолюбивым видом.

В пределах современного ареала начало нереста судака в водоемах отмечается при прогреве воды до 8-10 °С, однако массовый нерест происходит при температурах от 12 до 15-16 °С (Бильй, 1958; Князев, Митюшкин, 1960; Кудерский, 1963; Лавровский, 1964; Полтавчук, 1965; Кукурадзе, 1969; Новокшенов, 1973; Карлов, 1975; Ландышевская и др., 1975; Троицкий, Цуникова, 1976; Перминов, 1977; Брума, 1981; Исмуханов, 1981; Петрова, Попова, 1985; Павловская, Сальников, 1987; Rauch, 1900; Bastl, 1978; Horvath, Tamas, Seagrave, 1992; Ruuhijarvi, Nyvarinen, 1996, и др.).

Исследования, проведенные С. П. Мунтяном и П. Н. Резниковым (1978) по инкубации икры судака в области постоянных температур, показали, что в диапазоне температур от 10 до 11,5 °С на построение тела эмбрионов расходуется наибольшее, а на дыхание, соответственно, наименьшее количество вещества желтка, чем при более низких и высоких температурах.

Однако в интервале от 11,5 до 15,0 °С количество нормально сформированных личинок максимально (минимально количество уродов), и этот интервал температур является оптимальным для инкубации икры судака (Михеев и др., 1970; Мунтян, Резников, 1978; Брума, 1981; Королев, Терешенков, 1986; Жмурова и др., 1995).

Снижение температуры в пределах оптимального диапазона приводит к увеличению сроков инкубации. При этом эмбрионы выклеваются на последних, наиболее жизнеспособных стадиях эмбриогенеза (7-8-я стадии по Крыжановскому и др., 1953). Тем не менее, чрезмерное увеличение длительности инкубации икры в условиях низких температур чревато снижением выживания икры за счет гибели ее от выедания хищниками, заиливания, механических повреждений, поражения икры сапролегнией.

Низкие температуры воды, а также резкие перепады температур отрицательно сказываются на выживании икры (Клер, 1912; Танасийчук, Воноков, 1955; Полтавчук, 1965; Жданова, 1966; Романычева, 1966; Городничий, 1967; Брума, 1981; Rauch, 1900; Schlumberger, Proteau, 1991). Исследованиями И.И. Кузнецовой (1955), В.С. Танасийчук и И.К. Вонокова (1955), О.Д. Романычевой (1966) показано, что температура воды менее 5,5 °С является летальной для икры судака. При температуре 5,5-6,0 °С у эмбрионов происходит повреждение жировой капли (Романычева, 1966). В диапазоне 6,0-8,0 °С наблюдается нарушение нормального хода эмбриогенеза, приводящего к возникновению уродливых личинок до 54%, а выход нормальных личинок уменьшается в 5-7 раз (Жданова, 1966). При быстром снижении температуры воды до 7,0 °С и ниже отход икры может достигать 50-100% (Романычева, 1966; Городничий, 1967). Последнее часто происходит на мелководных нерестилищах в период неустойчивой весенней погоды и обуславливает значительное сокращение численности популяции судака.

Действие низких температур проявляется в нарушении строения жировой капли, желточного мешка, хорды, плавниковой каймы и соотношения размеров частей тела у выклюнувшихся эмбрионов (Городничий, 1967; Жданова, 1974а). Указанные нарушения приводят к гибели постэмбрионов в течение 1-3 дней (Жданова, 1966; 1974а; Романычева, 1966).

В связи с вышеизложенным необходимо отметить, что приводимые в некоторых источниках данные о начале нереста судака в пределах видового ареала при температурах воды 5-6 °С (Танасийчук, Воноков, 1955;

Кузнецова, 1958; Зарянова, 1960; Аль Ахмеди, 1974; Сахаров, 1983), вероятно, являются ошибочными, так как эти температуры находятся в области летального для икры диапазона. Известно, что суточные колебания температуры воды весной могут достигать 10-20 °С (Романычева, 1966; Городничий, 1967; Константинов, 1979). По-видимому, начало нереста судака при столь низких температурах, приводимых авторами, объясняется неточностью их определения в период значительных суточных колебаний.

В свою очередь повышение температуры воды во время инкубации икры выше оптимальных также способствует увеличению гибели икры.

Повышение температуры инкубации до 18,0-20,0° С и более вызывает нарушение синхронности дробления клеток эмбрионов результатом чего является возникновение большого количества уродливых личинок, преждевременный выклев эмбрионов на нежизнестойких стадиях эмбриогенеза (Мусатова, Троицкий, 1951; Танасийчук, Воноков, 1955; Войнарович, 1959; Никанорова, 1964; Михеев и др., 1970; Schlumpberger, Proteau, 1991).

По материалам наших исследований, проведенных в 1990 г., резкое повышение температуры воды до 20-21° С после инкубации икры судака в течение первых трех дней при температуре 12-14,5° С привело к появлению личинок с искривленным телом (до 31%). Другим примером может служить опыт, проведенный нами в 1995 г. В июне 1995 г. на Моторненском рыбоводном участке (Ленинградская область) была получена экспериментальная партия икры от одной самки в количестве 170 тыс. шт. Инкубация икры осуществлялась при средней температуре воды 16,1° С (от 13,8 до 17,4° С). На четвертые сутки в течение 30 мин. икра на стадии образования глазных пузырей (5-6 стадия эмбрионального периода) была перевезена в Приладожский рыбопитомник на доинкубацию. Суточные колебания температуры воды в питомнике в это время составляли от 21,3 до 23,5° С. Резкое повышение температуры воды на 5-6° С привело к выклеву эмбрионов через 7 часов на 6-7 (1) этапе эмбриогенеза, и в течение суток все постэмбрионы погибли.

У личинок судака чувствительность к температурному режиму воды остается достаточно высокой. Исследованиями Е. Войнаровича (Woynarovich, 1960) было показано, что при снижении температуры воды до 15° С личинки начинают ложиться на дно, а при температуре воды 10° С все личинки

оказывались на дне. В естественных водоемах это может привести к повышенной смертности из-за дефицита кислорода в придонных слоях воды, заиливания*, а также доступности личинок хищникам. Кроме того, при снижении температуры до 10° С и ниже отмечается массовая гибель личинок судака (Schlumberger, Proteau, 1991).

На снижение выживания личинок судака влияют не только температуры, выходящие за область оптимальных, но и скорость изменения температур в пределах оптимальных и толерантных показателей или время акклиматизации личинок.

Быстрое снижение температуры воды от 18 до 11 °С приводит к замедлению движений личинок, а при температуре 6,5 °С у личинок отмечается шок (Жданова, 1966). Шок также наблюдается при резком снижении температуры воды от 17 до 8 °С. При постепенном снижении температуры воды личинки способны выдерживать температуру до 7 °С, а шок наблюдается при более низкой температуре — 4 °С (Білый, 1958).

Низкие температуры воды приводят к замедлению роста молоди, задерживают переход личинок судака с одного этапа развития на другой, что также отрицательно сказывается на их выживании. По материалам О.И. Кудринской (1970), снижение температуры воды с 19,3 до 16,0 °С приводит к уменьшению скорости роста личинок судака в 5-6 раз, одновременно увеличивается количество непитающихся личинок — до 80-90%.

В. Хилге (Hilge, 1990) показал, что при 14 °С скорость весового роста снижается по сравнению с 22 °С в 10, а по сравнению с 26 °С в 100 раз, соответственно.

Верхним пределом для нормального существования личинок судака является температура воды, равная 26 °С (Жданова, 1966; Hilge, 1990). Превышение этой температуры приводит к возникновению шока, проявляющегося в нарушении равновесия, и гибели личинок. Общий шок личинок наблюдается при 30 °С, а полная гибель — при 32 °С (Полтавчук, 1965; Жданова, 1966).

Действие повышенной температуры воды начиная от 25 °С проявляется в ухудшении физиологического состояния молоди судака (0+).

*- По материалам А.М. Кукуралдзе (1974), смертность личинок судака от заиливания может достигать 25-30%.

При температуре воды 32 °С сеголетки судака прекращают питаться (Hilge, 1990). Начиная с двухлетнего возраста устойчивость к действию высоких температур повышается. Так, Дж. Уиллемсен (Willemssen, 1978) указывает, что оптимальными для роста двухлеток судака являются температуры 28-30 °С, а критическим порогом — 35,4 °С.

Кислород. Половозрелый судак характеризуется низким содержанием гемоглобина в крови — в среднем 40% по Сали (Трусов, 1950). Поэтому для существования судаку требуется повышенная концентрация растворенного в воде кислорода. Оптимальная концентрация кислорода для судака определена в 4,5-10,0 мг/л; угнетение дыхания наблюдается при 4,5-2,5 мг/л, а асфиксия — при 0,7-0,6 мг/л (Кузнецова, 1958).

Особенно чувствителен к недостатку кислорода судак на ранних стадиях онтогенеза (икра, личинка, молодь).

Нижний порог кислорода, необходимый для нормального развития икры судака, составляет 4,5-6,5 мг/л, что в 3,8 и 3,4 раза выше, чем, соответственно, у леща и сазана (Кузнецова, 1955, 1956).

Снижение уровня содержания кислорода в воде до критического приводит к запуску механизма секреции гиалуранидазы и фермента вылупления — хорионазы. Воздействие гиалуранидазы на оболочки икры способствует разрушению их хорионазой и может привести к вылуплению эмбрионов на ранних этапах эмбриогенеза (Жукинский, 1986). Выклев эмбрионов судака со слабо развитой кровеносной системой на 1 стадии 7 этапа эмбриогенеза в условиях дефицита кислорода приводит к их массовой гибели, так как потребность в кислороде резко возрастает из-за больших затрат энергии, связанных с активным движением.

По сравнению с другими видами рыб выклюнувшиеся постэмбрионы судака имеют слаборазвитую кровеносную систему и малое количество эритроцитов в крови, слабо развитый жаберный аппарат (Крыжановский и др., 1953; Багирова, Алиев, 1967; Ковалев, 1976).

По мере роста и перехода судака от личиночного периода жизни к мальковому устойчивость молоди к недостатку кислорода повышается. Так, летальными концентрациями кислорода в воде при 20 °С для личинок судака длиной менее 10 мм являются 4,7-3,0 мг/л (Полтавчук, 1965),

для личинок 12-15 мм — 3,6-3,1 мг/л (Зарянова, 1960), мальков 21-37 мм — 2,6-1,7 мг/л (Жданова, 19746), сеголеток 47-55 мм 0,96-0,94 мг/л (Зарянова, 1960). При повышении температуры воды нижний критический порог содержания в воде кислорода возрастает.

Молодь судака стремится избегать участков водоема с низким содержанием растворенного кислорода. По наблюдениям И. И. Кузнецовой (1958), молодь судака в рыбхозе, расположенном в дельте Волги, никогда не заходит на мелководья, где содержание кислорода составляет менее 6 мг/л.

В зимний период гибель сеголетков судака отмечается при снижении концентрации кислорода менее 0,4 мг/л (Михеев и др., 1970). Рекомендуемый для успешной зимовки молоди уровень кислорода в воде в зимний период составляет более 2-3 мг/л (Білый, 1958; Никанорова, 1964).

Соленость. Изменение солености воды приводит у гидробионтов к сдвигу механизма осморегуляции, позволяющему им (до определенных предельных показателей солености) выживать в новых условиях среды. В частности, экспериментами было показано, что при увеличении солености воды у молоди судака возрастает уровень содержания свободных аминокислот (до 11%), а также активность окислительных процессов в организме (Жмурова, Сомкина, 1976).

Судак относится к пресноводным видам рыб, но, тем не менее, способен размножаться в осолоненных участках лиманов и рек. Нерест судака происходит нормально при солености воды по хлору 0,5-2,0‰ (Таманская, 1959). Оптимальная соленость воды для развития икры определена в 1,0‰ (Klinkhardt, Winkler, 1989). Повышение солености до 3,0-5,0‰ приводит к гибели 78-99% икры и появлению уродливых эмбрионов (Чугунова, 1937; Коновалов, 1939). Особенно чувствительна к повышению солености икра на этапе гастрюляции — до 66% гибели (Жукинский, 1986).

Отрицательное действие солености проявляется в искривлении хорды у эмбрионов и личинок, замедлении кровообращения, расширении перикарда, появлении мопсовидной головы.

Молодь судака более устойчива к повышенному уровню солености. Соленость в интервале до 4,0‰ обеспечивает нормальный рост молоди

судака (Крыжановский и др., 1953; Аскеров, 1986; Nagieć, 1977). По материалам Г.Г. Таманской (1956), личинки судака до месячного возраста хорошо выдерживают соленость до 1,6‰, а в дальнейшем — до 4,0‰. Исследованиями Д.Н. Логвинович (1955) было установлено, что соленость в интервале 5-7‰ стимулирует рост месячных мальков судака. Последнее подтвердили опыты, проведенные Е.Х. Жмуровой и Н.В. Сомкиной (1976). В их экспериментах в интервале солености от 3,5 до 11,0‰ наилучшие показатели роста и выживания по сравнению с пресной водой наблюдались при солености 6,0‰. Увеличение солености до 11,0‰ в целом приводило к ухудшению физиологических показателей у молоди, но темп роста и выживание были выше, чем в пресной воде.

Молодь судака старших этапов способна существовать в интервале солености до 12,5‰ (Кузнецова, 1955). Дальнейшее увеличение солености приводит к угнетению роста и гибели молоди.

Углекислота и водородный показатель. Влияние углекислоты и активной реакции воды (рН) на ранних этапах онтогенеза судака мало изучено. Максимальные показатели содержания свободной углекислоты при выращивании молоди судака приводит М.А. Полтавчук (1965) — 16-22 мг/л. На примере других видов рыб известно, что при повышении содержания в воде CO_2 способность крови связывать и выводить из организма углекислоту снижается даже при высокой концентрации кислорода. Наблюдаются угнетение дыхания, нарушение равновесия и асфиксия. В водоемах обитания судака концентрация углекислоты, как правило, находится на уровне менее 10 мг/л (Кудерский, 1963; Полтавчук, 1965, и др.).

Активная реакция воды (рН) имеет важное значение для рыб, особенно для их молоди — икры и личинок. Повышение концентрации в воде углекислоты приводит к увеличению значения рН. Выход показателя рН за область оптимального диапазона приводит к нарушению строения респираторной поверхности жаберных лепестков, общего обмена, способности крови связывать кислород, что, в конечном счете, приводит к гибели личинок (Матей, 1996).

Максимальный диапазон рН для водоемов обитания судака (5,8-9,2)

приводится Л.А. Кудерским (1963). В большинстве водоемов показатель pH находится на уровне, близком к нейтральному, со сдвигом в щелочную сторону: 7,0-9,1 (Перминов, 1977), 6,8-7,7 (Никанорова, 1976), 6,1-7,5 (Schlumpberger, Schmidt, 1980), 6,8-8,2 (Аскеров, Гусейнов, 1990). Анализ литературных источников показывает, что для нормального существования судака активная реакция воды (pH) должна находиться в интервале от 6 до 9. Однако, по мнению В. Шлюмпбергера и К. Шмидта (Schlumpberger, Schmidt, 1980), оптимальные для развития и роста икры, личинок и молоди судака значения pH находятся в границах 6,1—7,5.

Сероводород и аммиак. При выращивании в прудах молоди судака в поликультуре с карпом в летний период часто отмечается повышение концентрации сероводорода и аммиака в результате гниения фекалий и не потребленных карпом искусственных кормов. Концентрация сероводорода в придонных слоях может достигать 3 мг/л (Жукинский, 1986).

Сероводород отрицательно влияет на выживание икры и личинок судака. По этой причине не рекомендуется совместное выращивание судака с карпом при кормлении его искусственными кормами (Стеффенс, 1985). Известно, что концентрация H_2S в 0,059 мг/л вызывает возникновение до 54% уродливых личинок судака, а выживание икры снижается до 9% (цит. по: Жукинский, 1986).

Повышение температуры воды и pH способствуют увеличению содержания в воде аммиака, негативное действие которого проявляется в блокировке способности крови переносить кислород, возникновению аномалий в развитии эмбрионов и личинок рыб. Так, например, было показано, что выдерживание карпа в течение 4 ч при концентрации NH_3 — 0,09 мг/л приводило к 50% поражению респираторных складок жаберных лепестков (Лукина и др., 1985). При увеличении концентрации аммиака до 0,12 мг/л поражалось до 70%, а при 0,15 мг/л — до 80% поверхности респираторных складок. Данные по влиянию аммиака на выживание икры, личинок и молоди судака в литературе практически отсутствуют. При проведении инкубации и подращивании личинок судака считаются допустимыми концентрации NH_3 до 0,005 мг/л и NH_4^+ — до 0,4 мг/л (Schlumpberger, Schmidt, 1980).

Кроме перечисленных основных абиотических факторов среды, большое значение для выживания судака на ранних этапах онтогенеза имеют уровень освещенности и скорость течения воды.

Освещенность. Свет не оказывает существенного влияния на икру судака (Белый, 1961; Стеффенс, 1985; Woynarovich, 1960). Оболочки икры эффективно защищают развивающийся эмбрион даже от прямого солнечного света. Не влияет на развитие икры и полное затемнение (Белый, 1961).

При вылуплении постэмбрионы обладают положительным фототаксисом, сохраняющимся до месячного возраста. Совершая в первые 3-4 суток после вылупления так называемые «свечки» (вертикальное перемещение по спиралеобразной траектории и последующее свободное падение), постэмбрионы оказываются в наиболее богатых кислородом поверхностных слоях воды. Одновременно такое поведение способствует их расселению в водоемах (Белый, 1961, 1968; Крыжановский и др., 1953; Полтавчук, 1965; Михеев и др., 1970; Woynarovich, 1960; Schlumberger, Proteau, 1996, и др.). Отмечено также, что в экспериментальных условиях при полном затемнении постэмбрионы ложатся на дно (Woynarovich, 1960), а личинки прекращают питаться (Логвинович, 1955; Бабурина, 1961), что приводит к их повышенным отходам.

С. Г. Крыжановский с соавторами (1953) указывают на наличие малого количества защитного пигмента у личинок судака вплоть до малькового периода жизни. Высокая степень освещенности может приводить к гибели личинок. Особенно чувствительны личинки на ранних этапах развития (А—С). В экспериментах по выявлению влияния света на личинок американского судака (*Stizostedion vitreum*), близкородственного европейскому виду, было показано, что высокая освещенность блокирует пищевой рефлекс (Corazza, Nickum, 1981). В этих условиях непосредственный контакт личинок судака с пищей не вызывал начала питания, что приводило к их массовой гибели. Кроме того, благодаря положительному фототаксису личинки концентрировались в наиболее освещенных участках выростных емкостей, что способствовало дефициту кислорода в местах их скопления и гибели. Аналогичные данные по возникновению дефицита кислорода при

концентрации личинок европейского судака на свету приводит Н.Д. Білый (1958).

Установлено, что воздействие прямого солнечного света на личинок в течение 3-4 ч, а также выдерживание личинок при освещении 300-400 лк в течение 1-3 дней приводят к их гибели (Woynarovich, 1960). Э. Войнарович предположил, что причиной смерти могло быть ослепление и поражение участков нервной системы, отвечающих за движение и равновесие, и считает, что оптимальный уровень освещенности должен быть на уровне менее 250 лк. Более поздние подобные исследования на различных видах рыб показали, что высокое освещение нарушает нормальный ход фотохимических реакций молекулярных белков, нуклеиновых кислот и липидов клеточных мембран (Жукинский, 1986).

Экспериментами В. Шлюмбергера и К. Шмидта (Schlumpberger, Schmidt, 1980) было установлено, что высокая чувствительность личинок судака к освещенности сохраняется в течение первых 14 дней. В этот период уровень освещенности не должен превышать 100 лк. Этого уровня освещенности придерживаются современные рыбоводы при индустриальном подращивании личинок и молоди судака (Королев, Терешенков, 1985, 1986; Стеффенс, 1985; Schlumpberger, Schmidt, 1980; Hilge, Steffens, 1996).

Течение воды и проточность. Первыми из тех, кто обратил внимание на влияние скорости течения воды на выживание икры судака, были сотрудники ВНИОРХ (ГосНИОРХ) Н.Д. Жуковский и Г.Г. Головков. При инкубации икры судака в аппаратах речного типа Чаликова и Сес-Грина Г.Г. Головков (1936) обнаружил, что скорость течения более 0,2 м/с (0,2-0,26 м/с) приводила к 100% гибели икры от механических повреждений. При скорости 0,24 м/с и более икру сносило с нерестового субстрата (Жуковский, 1935). Вероятно, по этой причине судак для нереста выбирает участки водоемов со слабым течением, не превышающим 0,2 м/с (Бочарникова, 1952; Михеев, Мейснер, 1954; Танасийчук, Воноков, 1955; Кузнецова, 1958; Ландышевская и др., 1975, и др.).

При выклеве из икры длина постэмбрионов судака составляет около 4-5 мм, а масса — 0,35-0,5 мг. Это приблизительно в 2 раза меньше массы постэмбрионов карпа и в 10 раз — пеляди. У постэмбрионов судака нет

стадии покоя (прикрепления), и поэтому им трудно противостоять току воды. В естественных водоемах эта биологическая особенность судака способствует расселению его личинок, в то время как при искусственном выращивании молоди судака может привести к гибели личинок. Например, в период с 1988 по 1994 г., во время подращивания личинок судака в аппаратах Вейса и ВНИИПРХ, мы наблюдали массовую гибель личинок из-за прижатия к капроновому газу сливных фонарей при проточности воды в аппаратах более 3,0—4,5 л/мин (Терешенков, Королев, 1997).

При прудовом выращивании личинки судака могут скатиться из прудов при наличии на водоспускном устройстве даже небольшой струи воды, что может свести на нет все рыбоводные усилия (Карлов, Бодареу, 1982).

Постэмбрионы судака, по-видимому, устойчивы к незначительным перепадам воды. В 1984 г. во время проведения инкубации икры судака в Приладожском рыбопитомнике произошел частичный скат вылупившихся постэмбрионов из бассейнов по ручью в оз. Отрадное (Ленинградская область) из-за несоответствия размера ячеи газа фонарей размерам постэмбрионов. По нашим подсчетам, за 10 ч скатилось около 200 тыс. шт. постэмбрионов. Перепад воды составил 70 см и, вероятно, не отразился на их выживании, так как на следующий год годовики судака в большом количестве попадались в заколы, установленные недалеко от места впадения ручья в озеро. До этого года судак в озере не встречался. Молодь судака хорошо росла, и через 4 года мы смогли заготовить икру от производителей судака, отловленных в оз. Отрадном.

У личинок судака чувствительность к перепаду уровня воды резко возрастает. При проведении экспериментального подращивания личинок судака в аппаратах ВНИИПРХ во время чистки аппаратов при помощи шланга часть личинок захватывалась струей воды. Перепад воды в 0,5-1,0 м приводил к возникновению шока у личинки. Личинка судака ложилась на дно таза, куда сливался осадок, и оставалась в таком состоянии в течение 5-10 минут. При этом около 15-20% личинок не выходили из шока и погибали.

Таким образом, абиотические факторы оказывают огромное влияние

на выживание судака на ранних этапах развития. Необходимо отметить, что действие большинства этих факторов ($T^{\circ}C$, O_2 , CO_2 , pH, H_2S и др.) носит, как правило, ограниченный по времени или локальный характер. Не менее важное влияние на выживание молоди судака оказывают биотические факторы среды: беспозвоночные и позвоночные животные, болезнетворные организмы. В отличие от абиотических факторов биотические оказывают постоянное воздействие на молодь, менее зависят от погодных условий, и действие их отмечается во всех водоемах, населенных судаком.

Влияние биотических факторов среды на выживание икры, личинок и молоди судака

В естественных водоемах, а также в прудовых хозяйствах большой урон численности судака наносят хищники. Особенно прессу хищников подвержены икра и личинки судака. Еще в конце прошлого века немецкий рыбовод Г. Раух (Rauch, 1900) указывал на большой вред, который наносит плотва, поедающая икру судака на нерестилищах в огромном количестве. Выедают икру бычки, окунь, колюшка и другие виды рыб (Бочарникова, 1952; Бойко, 1955; Белый, 1958; Никанорова, 1964; Полтавчук, 1965; Аль Ахмеди, 1974). По данным Аль Ахмеди (1974), без охраны самцом икра судака на искусственном субстрате, подвешенном в толще воды, выедалась сорными рыбами до 31,9%. Н.Д. Белый (1958) указывает, что в отсутствии самца на гнезде окунь успевает съесть за 4 ч до 90% икры. В опытах М.А. Полтавчука (1965) незащищенная икра на гнездах, перенесенных на 3 м и далее от места первоначального расположения, выедалась полностью сорными рыбами в течение 12 ч. А.В. Бочарникова (1952) обнаруживала в желудках отловленной на нерестилищах колюшки от 12 до 42 шт. икринок судака, и икра судака также составляла до 30% содержимого желудков головастиков.

Кроме позвоночных животных большой ущерб икре судака наносят беспозвоночные: пиявки, гидры, триходины (Михеев и др., 1970), циклопы, личинки и Imago насекомых, а также моллюски (Полтавчук, 1965). Многие нехищные беспозвоночные (личинки хирономид и других насекомых) способствуют гибели икры, сбивая ее с субстрата на дно водоема (Кузнецова, 1958).

Не меньшей гибели подвержены личинки судака. Выклев

постэмбрионов судака совпадает по времени с посленерестовым жором рыб-аборигенов. Большинство авторов сходится во мнении, что главным врагом судака в этот период является окунь (Белый, 1958; Лавровский, 1964; Полтавчук, 1965; Негоновская, 1971, 1974; Никанорова, 1976; Перминов, 1977, и др.). Так, например, И.Т. Негоновская (1971, 1974) считает, что одной из основных причин малочисленности судака в Псковско-Чудском озере в конце 60-х годов являлась высокая численность окуня. Степень воздействия окуня на численность личинок судака оценил Н.Д. Белый (1958): неполовозрелый окунь средней длиной 5 см способен потребить до 25 шт. личинок судака.

Наши исследования показали, что проникновение в 1982 г. в пруд Приладожского рыбопитомника площадью 1 га 92 экз. окуня (4+ - 6+), 23 экз. плотвы (6+), 4 экз. щуки (0+ - 1+) и одного налима (6+) привело к полному уничтожению молоди пеляди и судака (Королев, 1987). Во время спуска воды из пруда из 20 тыс. шт. личинок пеляди в живых осталось только 97 сеголетков. У судака из 20 тыс. шт. икры выжило всего 24 сеголетка (0,12%). По нормативным показателям возврат молоди судака должен был составить 5-10%, или 1,0-2,0 тыс. шт.

Мирные виды рыб также способны наносить значительный ущерб личинке судака. В 1983 г. мы наблюдали, как молодь пеляди длиной 2-3 см уничтожила большую часть личинок судака в озерном питомнике Сун-Ляmpi (11 га) в первые минуты после выпуска ее из мешков в озеро. Из 100 тыс. шт. личинок судака не выжило ни одного сеголетка.

Кроме рыб, врагами личинок судака являются птицы, ужи, лягушки, ракообразные, личинки хищных насекомых. Вероятно, наиболее существенные потери в водоемах молодь судака несет от многочисленных хищных беспозвоночных — насекомых и их личинок. Так, исследованиями П. Петровича (1939) было установлено, что одна личинка или взрослый жук, принадлежащий к роду *Dytiscus*, способны за сутки уничтожить от 5 до 8; *Acilius*, соответственно, от 3 до 11; *Graphoderes*- до 3; *Hyphidrus* - 1; *Agabus* - до 2; *Hydrophilus*- до 17 экземпляров личинок и мальков рыб.

Г.Г. Таманская (1959) указывает, что крупные личинки жука-плавунца - *Dytiscus marginalis* уничтожают молодь судака до 2-3-месячного возраста.

В большом количестве личинки и молодь судака поедаются

хищными водяными клопами - гладышами. По материалам П. Петровича (1939), одна взрослая особь гладыша *Notonecta glauca* и *N. juvenes* способна за сутки потребить от 7 до 10 личинок и мальков рыб, а клопы, принадлежащие к роду *Neпа* и *Corixa*, соответственно, до 2 экземпляров молоди.

По нашему мнению, основной причиной низкой выживаемости молоди судака в 1995 г. в одном из прудов (1 га) Приладожского рыбопитомника явилась высокая численность гладышей. При проведении контрольных обловов мальковым неводом в куток невода из капронового газа (раскрытие около 1,5 м) попадалось до нескольких тысяч гладышей. Ущерб от клопов-гладышей оказался настолько разительным, что из более чем 300 тыс. шт. личинок судака к моменту облова пруда выжило всего 84 сеголетка, или 0,028%. По сравнению с ожидаемым выход молоди снизился примерно в 200 раз.

Прудовая практика и индустриальная технология выращивания молоди судака на зоопланктоне показали, что большое влияние на численность судака могут оказывать взрослые особи (размером более 0,2 мм) р. *Cyclops* - представители хищного рачкового зоопланктона (Полтавчук, 1965; Sehlumpberger, Schmidt, 1980; Verreth, Kleyn, 1987; Horvath et al., 1992). Проблема оказалась настолько серьезной, что рыбоводы Дании и Венгрии были вынуждены применить химические способы борьбы с циклопами в прудах и специальный режим эксплуатации прудов.

На примере крупной (по сравнению с судаком) личинки белого толстолобика было показано, что на первом этапе личиночного развития при концентрации циклопов от 732 до 2285 шт./л личинка уничтожалась в течение 12 ч, соответственно, на 60 и 100% (Суханова, 1968).

В. Шлюмбергер и К. Шмидт (Sehlumpberger, Schmidt, 1980) указывают, что при индустриальном подращивании личинок судака зоопланктон, подаваемый в выростные емкости, необходимо просеивать через сито с ячейей 0,2 мм. При достижении размеров 9-11 мм молодь судака становится недоступной циклопам и начинает активно ими питаться.

В связи с этим необходимо отметить, что уровень развития хищных беспозвоночных в водоемах зависит от степени зарастания их макрофитами. Водные растения создают благоприятные условия для размножения насекомых, моллюсков, ракообразных и других животных, уничтожающих икру и молодь судака. Кроме того, они способствуют ухудшению кормовой

базы водоемов, перехватывая значительную часть биогенов. Помимо опосредованного влияния на выживание молоди через беспозвоночных животных и уровень развития кормовой базы водоема, макрофиты могут непосредственно снижать численность молоди судака. Так, например, М.А. Полтавчук (1965) наблюдал повышенную гибель икры во время инкубации (до 40%) из-за недостатка кислорода, вызванного осаждением фрагментов нитчатки на икру. Отмечено также, что при спуске прудов во время облова часть молоди судака запутывается в зарослях нитчатки и погибает (Тамаш и др., 1985; Schlumberger, Proteau, 1991). Поэтому многие авторы указывают, что при выращивании молоди судака в прудах наличие водной растительности нежелательно, так как при этом снижается выход молоди.

Большое значение для выживания молоди судака имеет состояние кормовой базы водоема в момент перехода постэмбрионов на внешнее питание. Как отмечают многие исследователи, недостаток корма в этот критический период приводит к массовой гибели личинок (Бойко, 1955; Логвинович, 1955; Белый, 1958; Полтавчук, 1965; Заика, 1966; Кудринская, 1970; Стеффенс, 1985; Зарипова, 1987; Белоголова, 1989; Woynarovich, 1960; Brezeanu, 1972; Antalfi, 1979; Steffens, 1981, и др.).

Немецкие исследователи указывают, что концентрация зоопланктона в момент перехода постэмбрионов на внешнее питание должна быть на уровне не ниже 0,25-0,5 мл/л (Стеффенс, 1985; Schlumpberger, Schmidt, 1980).

На более поздних этапах личиночного развития судака состояние кормовой базы также в значительной степени влияет на выживание его молоди. По материалам исследований Д.Н. Логвинович (1955), удовлетворительной концентрацией зоопланктона, доступного личинке судака массой 0,8—0,85 мг (этап развития Q), является 540 экз./л. В ее эксперименте при плотности зоопланктона 230 экз./л только 10% личинок судака имели наполненный кишечный тракт.

В мальковый период жизни недостаток корма может привести к каннибализму и возникновению бимодальных популяций судака (Романова, 1958; Кудерский, 1961, 1962, 1963; Михеев и др., 1970; Перминов, 1977; Серенко, 1980; Chodorowski, 1974; Nagieć, 1977; Dansen, Vijverberg, 1982; Dansen et al., 1996; Frankiewicz et al., 1996; Hilge, Steffens, 1996). При этом размеры крупных сеголеток могут превышать размеры мелких в 3 раза (Серенко, 1980; Chodorowski, 1974), что в целом позволяет популяции судака более эффективно использовать кормовую базу водоема.

Каннибализм может значительно сократить численность судака в водоеме, но в целом позволяет популяции судака выжить при ухудшении обеспеченности пищей. При прудовом способе выращивания молоди судака потери от каннибализма могут достигать 91% (Полтавчук, 1965). Особенно ощутимы потери от каннибализма при индустриальных способах разведения судака с использованием высоких плотностей посадки личинок (20 и более экз./л). При этом фактор обеспеченности молоди кормом, вероятно, не является основной причиной начала хищного питания. Начало каннибализма наблюдается как при низкой, так и при достаточно высокой степени обеспеченности молоди пищей при достижении ею соответствующего этана развития. По-видимому, в сложившихся условиях переход молоди на хищное питание энергетически оправдан. Судак начинает потреблять более калорийную пищу, затрачивая на ее поимку меньше энергии. Так, например, в опытах П. В. Михеева с соавторами (1970) потери от каннибализма, вызванного недостатком зоопланктона, при выращивании молоди судака в садках достигали 97%. В экспериментах Т. Нагеля (Nagel, 1976) с молодью американского светлоперого судака при достаточной обеспеченности ее кормом гибель от каннибализма в бассейнах составляла от 25 до 30% от общей смертности.

Большую угрозу для молоди судака представляют различные болезнетворные организмы. Эндопаразитические простейшие: микроспоридии - *Myxobolus squame*, *Hennegna loboza*, микроспоридии - *Glugea luciopercae*, экзопаразитические простейшие ихтиофтириусы и триходины - *Trichodina pediculus*, *T. acuta*, *T. nigra*, паразитические рачки - *Argulus foliaceus*, *Caligus lacustris*, нематоды, личинки трематоды - *Posthodiplostomum cuticola* поражают главным образом мальков судака; сапролегния (р. *Saprolegnia*) - икру и личинок судака. Особенно сильное отрицательное воздействие сапролегния оказывает на икру.

Икра судака выметывается на поверхность нерестового гнезда в виде эллипса или круга диаметром 50-80 см. В случае, если нерестовый субстрат в гнезде имеет слабую волокнистость, икра часто приклеивается к субстрату в несколько слоев, образуя комки. Икринки, находящиеся в центре комков, оказываются в условиях дефицита кислорода и гибнут. На мертвой икре развивается сапролегния, гифы которой распространяются на окружающую живую икру и поражают ее. И.Х. Брума (1982) указывает, что оптимальные для развития икры судака температуры 12-15 °С совпадают с оптимумом

развития сапролегнии. Вероятно, в природных условиях потери икры от сапролегнии могут быть значительными, так как даже при искусственном способе получения и инкубации икры с соблюдением оптимальных показателей среды гибель икры от этого грибка может достигать 50-70% и более (Білий, 1958; Полтавчук, 1965). При проведении инкубации икры судака в стандартных делевых садках и бассейнах мы наблюдали в ряде случаев гибель икры на искусственном субстрате от сапролегнии до 100%. При этом выполнение рекомендаций по удалению участков субстрата с икрой, пораженной сапролегнией, оказывалось малоэффективным. Распространения сапролегнии на оставшуюся живую икру устранить не удавалось. Как правило, выход личинки из икры не превышал 40% (Королев, Терешенков, 1985, 1986).

Личинки и мальки судака в меньшей степени, чем икра, поражаются сапролегнией. Сапролегния развивается главным образом на травмированных участках тела личинок и мальков. Последнее часто наблюдается при индустриальных способах подращивания молоди судака в садках, бассейнах, лотках и других емкостях при высоких плотностях посадки. На примере американского судака было показано, что основной причиной высокой смертности молоди в бассейнах было поражение грудных плавников сапролегнией из-за травматизма, вызванного каннибалистическими атаками, и последующего поражения плавников сапролегнией (Colesant, 1989). При садковом подращивании молоди европейского судака с относительно низкими плотностями посадки личинок (10-20 экз./л) смертность от сапролегнии в течение первых 30 дней может достигать 20% от начальной численности рыб (Жилюкас, 1992).

Сеголетки судака более устойчивы к сапролегнии, однако смертность их от других болезнетворных организмов и паразитов может быть весьма ощутимой. Так, опыты, проведенные Т.В. Сафрыгиной и Е.В. Шестаковской (1986), показали, что поражение желудочно-кишечного тракта у молоди судака паразитическим простейшим *Glugea luciopercae* приводит к гибели мальков до 31,3% от общей численности на 30-й день заражения. При этом авторы сделали предположение, что в дальнейшем гибель молоди судака могла составить 100% из-за сильной инвазии и истощенности рыб.

Низкий уровень развития кормовой базы водоемов, недоступность для молоди судака рыб-аборигенов из-за их опережающего темпа роста, короткий период нагула молоди (например, в северо-западном регионе

России) приводят к тому, что сеголетки судака во многих водоемах в пределах видового ареала не достигают осенью размеров, обеспечивающих их нормальную зимовку. В. Стеффенс (1985), Г. Тамаш с соавторами (1985) указывают, что молодь судака размером менее 10 см плохо переносит зимовку. До двухлетнего возраста доживает не более 10% молоди. По материалам наших исследований, гибель сеголеток судака средней массой 7,4 г достигает в зимний период 74%, а до двухлетнего возраста доживает только 8% молоди (Королев, 1989). В то же время показано, что выживание крупной (15—18 см) молоди в период первой зимовки может превышать 50% (Schlumberger, Proteau, 1991). По материалам К.Л. Попе с соавторами (Pope et al., 1996), выживание 14-19 см молоди судака возрастает в 11-37 раз по сравнению с мелкими сеголетками.

Таким образом, анализ литературных источников и собственных исследований показывает, что выживание молоди судака во многом определяется наличием оптимальных абиотических и биотических показателей среды обитания, среди которых можно выделить следующие:

1. Оптимальной для развития икры судака является температура воды 12-15° С, для роста личинок - 20-25° С, молоди (0+) - 26° С, двухлеток (1+) - 28-30° С. Температура воды ниже 8° С является летальной для икры, а ниже 15-16° С, соответственно,— для личинок.

2. Нормальное развитие икры судака происходит при концентрации кислорода в воде не менее 4,5 мг/л, для личинок этот показатель составляет — 3,0 мг/л, для сеголеток — 2 мг/л.

3. Концентрация свободной углекислоты должна находиться на уровне не более 10 мг/л.

4. Оптимальная соленость по хлору составляет для развития икры и роста личинок-мальков месячного возраста до 2 мг/л, для молоди старше 30 дней — менее 6 мг/л.

5. Показатели активной реакции воды (рН), находящиеся в диапазоне 6,1-7,5; аммиака (NH₃) — менее 0,5 мг/л и аммония (NH₄) — менее 0,005 мг/л, являются благоприятными для развития икры и жизнедеятельности личинок и молоди судака.

6. Скорость течения воды менее 0,2 м/с обеспечивает нормальный процесс развития икры во время инкубации. Проточность воды в постэмбриональный (предличиночный) период при промышленных способах

разведения молоди судака в емкостях объемом < 150 л должна составлять не более 0,3-0,45 л/с.

7. Уровень освещенности, составляющий менее 100 лк в первые две недели выращивания личинок судака, обеспечивает их нормальный рост и выживание.

8. В питомниках и емкостях, где производятся инкубация и выращивание молоди судака, должны отсутствовать или сведены до минимума сорные рыбы и хищные беспозвоночные и их личинки.

9. При инкубации икры судака необходимо создавать условия, предотвращающие развитие сапролегнии.

10. Заращение водоемов макрофитами должно быть минимальным.

11. Высокое выживание постэмбрионов при переходе их на внешнее питание обеспечивается при концентрации доступного для потребления зоопланктона более 0,25—0,5 мг/л.

12. Высокие показатели выживания молоди судака в зимний период достигаются при размерах сеголеток от 10 см и выше.

Необходимо отметить, что в естественных водоемах и при экстенсивных способах выращивания молоди судака (например, прудовом), негативное влияние абиотических и биотических факторов среды проявляется чаще, чем при интенсивных или полунтенсивных способах. Индустриальные способы имеют ряд преимуществ, заключающихся в практически полном контроле за температурным и кислородным режимами выращивания, за концентрацией кормовых организмов и т. д., и позволяют выдерживать показатели среды в оптимальных интервалах.

Литература

Аль Ахмеди Ш. А. А.-З. 1974. Биология и промысел судака Каховского водохранилища. Автореф. канд. дис. Л. 23 с.

Аскеров Т.А. 1986. Выживание спермы, икры и личинок судака *Stizostedion lucioperca* (L.) реки Куры в воде различной солености. Ж. "Биол. науки". М. 6 с.

Аскеров Т.А., Гусейнов Ф.М. 1990. Результаты выращивания молоди судака в осетровом пруду. Тез. докл. отрасл. научно-практич. конф. молодых ученых и спец. по пробл. совершенств. хоз. механ. и повыш. техн. уровня произ-ва в рыб. хоз-ве (14-18 мая 1990 г.. п. Рыбное Дмитровского района Моск. обл.). М.: 78-79.

Бабурина Е.А. 1961. Развитие глаз и их функции у зародышей и личинок судака (*Lucioperca lucioperca* Linne). - Тр. ИМЖ, 33: 151-172.

Белоголова Л.А. 1989. Влияние факторов внешней среды на выживание сеголеток воблы, леща и судака в Северном Каспии. Тез. докл. 4 Всесоюз. науч. конф. по пробл. промыс. прогнозир. (долгосроч. аспекты). Мурманск. 24-26 окт. 1989. Мурманск: 22-24.

Белый Н.Д. 1961. Влияние света на развитие икры судака и тарани. - ДАН СССР, т. 138, №4: 935-937.

Белый Н.Д. 1968. Поведение и расселение свободных эмбрионов судака *Lucioperca lucioperca* (L.), выклюнувшихся в условиях глубоководья. - Вопр. ихтиологии, т. 8, вып. 5 (52): 892-899.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология, особи, популяции и сообщества. М., Мир., т. 1. 667 с.

Білий Н.Д. 1958. Розмноження та розведення судака. Київ. АН Укр. ССР. 62 с.

Бойко Е.Г. 1937. О колебаниях урожайности азовского судака. - Рыбное хозяйство, №3.:15-20.

Бойко Е.Г. 1955. Эффективность естественного размножения и основные пути воспроизводства судака Азовского моря. - Труды ВНИРО, т. 31: 108-137.

Бочарникова А.В. 1952. Данные по биологии размножения и развитию Кубанского судака. - Зоол. журн., т. 31, вып. 1:122-127.

Багирова Ш.М., Алиев З.Ш. 1967. Этапы развития молоди судака в Али-Байрамлинском рыбхозе. - Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. наук, №2: 56-64.

Брума И.Х. 1981. Биотехника искусственного воспроизводства судака в условиях Преднепровья. «Соверш. технол. выращивания рыб при высокой степени интенсификации». Кишинев: 63-74.

Брума И.Х. 1982. Устройство для инкубации икры, приклеенной к субстрату нерестового гнезда. Авт. св. 948352. СССР. МКИ М -КлЗ .А 01 К 61/00. №3218940/28-13. заявл. 16.12.80. опубл. в Б.И.. 1982, №29.

Войнарович Э. 1959. Техника инкубации икры в моросильных камерах. М.. Издат. журнала Рыбное хозяйство ВНИРО. 20 с.

Головков Г.Г. 1936. Опытные работы по разведению судака на Ладожском озере в 1935 г.. - За рыбную индустрию Севера, №7: 41-43; №8: 40-42.

Городничий А.Е. 1967. Влияние температурного режима на эффективность нереста судака. Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отдел биол., т. 72, вып. 3: 130-131.

Жданова Н.Н. 1966. Летальная температура и необходимые глубины при искусственном выращивании молоди судака. - Труды Азовского науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, вып. 8: 79-88.

Жданова Н.Н. 1974 а. Морфологическая характеристика и уродства личинок судака при промышленном способе его выращивания в нерестово-выростных хозяйствах Дона. - В сб.: Науч. основы рац. любит. рыболовства. ВНИРО. М.: 71-76.

Жданова Н.Н. 1974 б. Некоторые данные о морфофизиологическом состоянии молоди судака, выпускаемой в нерестово-выростных хозяйств Дона. - В сб.: Науч. основы рац. любит. рыболовства. ВНИРО. М.: 77-83.

Жилюкас В.Ю. 1992. Экологический анализ сообществ молоди рыб и их изменчивость под влиянием антропогенных факторов (на примере бассена р.Нямунас). Автореф. канд. дис. Санкт-Петербург. 23 с.

Жмурова Е.Х., Сомкина Н.В. 1976 . Влияние солености на начальные этапы развития судака *Lucioперca lucioперca* (L.). - Вопросы ихтиологии, т. 6. вып. 3:564-567.

Жмурова Е.Х., Вдовенко Н.Е., Ермолаева Г.В., Мирошник Г.И. 1995. Способ искусственного разведения судака. Пат. 1700802 Россия, МКИ⁶ А01К 61/100; Азов. НИИ рыб. х-ва, №4785973/13; Заявл. 11.10.89, Опубл. 20.08.95б, Бюл. №23.

Жукинский В.Н. 1986. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М. Агропромиздат. 243 с.

Жуковский Н.Д. 1935. Отчет по теме: Разработка методики отсадки и выдерживания икры, а также выхода мальков судака и методов перевозки на дальние расстояния оплодотворенной икры судака и леща. Фонды ГосНИОРХ. 162 с.

Заика М.С. 1966. Пути обеспечения личинок судака необходимым

кормом на первых этапах активного питания. - Труды АзНИИР. вып. 8: 121-127.

Зарипова Р.С. 1987. Агрегированность зоопланктона как фактор обеспеченности пищей личинок рыб. Биол. ресурсы водоемов бассейна Балт. моря. Матер. 22 Науч. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс.: 61.

Зарянова Е.Б. 1960. Биология судака Нижней Волги. - Тр. Саратовск. отд-ния. ГосНИОРХ, т. 6: 38-75.

Исмуханов Х.К. 1981. Морфо-экологическая изменчивость и промысловое значение леща и судака, акклиматизированных в Бухтарминское водохранилище. Автореф. канд. дис. Л. 16 с.

Карлов В.И. 1975. Биологические основы культуры судака (*Lucioперca lucioперca* L.) в искусственных водоёмах Молдавии. Автореф. канд. дис. Кишинев. 20 с.

Карлов В.И., Бодареу Н.Н. 1982. Разведение и выращивание судака. Киев. 30:

Кириленко Л.В. 1984. Зарыбление озер судаком. - Рыбное хозяйство. №6: 32.

Клер В.О. 1912. Разведение судака в Венгрии и возможность его культуры в пресных лиманах Бессарабии. Кишинев. 20с.

Князев А.К., Митюшкин В.А. 1960. Сбор и транспортировка озерного судака при акклиматизационных работах. - Рыбное хозяйство, №7: 53-60.

Ковалев П.М. 1976 Личиночное развитие судака *Lucioперca lucioперca* (L.) в природных условиях. Вопр. ихтиологии, т. 16. вып. 4 (99): 670-681.

Коновалов П.М. 1939. Рыбоводный учет при разведении частиковых рыб. - Рыбное хозяйство, №11: 40-41.

Константинов А.С. 1979. Общая гидробиология. М. Высшая школа. 480 с.

Королев А.Е., Терешенков И.И. 1985. Инкубация икры судака в лотках. - Рыбное хозяйство, №7: 31-32.

Королев А.Е., Терешенков И.И. 1986. Биотехника инкубации икры судака. - Сб. науч. тр. ГосНИИОРХ, вып. 221: 17-19.

Королев А.Е. 1987. Воздействие сорных рыб на выращивание рыбопосадочного материала в прудовом хозяйстве. - Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, т. 266: 85-86.

Королев А.Е. 1989. Оценка биомелиоративной роли двухлеток судака (на примере оз.Гусиног). - Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, т. 292:51-59.

Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окунёвых рыб (*Percoidei*). - Тр.

Института морфологии животных им.А.Н.Северцева, вып. 10. Издат. АН СССР: 3-138.

Кудерский Л.А. 1961. О внутривидовых пищевых взаимоотношениях суака (*Luciperca luciperca* (L.) - *Вопр. ихтиологии*, т.1, вып. 3(20): 533-542.

Кудерский Л.А. 1962. Особенности биологии судака озер Карелии. Биол. внутр. вод. Прибалтики. Тр. 7 науч. конф. по изуч. внутр. вод. Прибалтики. Петрозаводск, М.: 67-76.

Кудерский Л.А. 1963. Особенности биологии судака водоемов Карелии и перспективы увеличения его промысловых запасов. Автореф. канд. дис. Л. 43 с.

Кудринская О.И. 1970. Влияние пищевого и температурного факторов на рост, развитие и выживаемость личинок судака и окуня. - *Вопр. ихтиологии*, т. 10, вып. 6 (65): 1035-1046.

Кузнецова И.И. 1955. Эколого-физиологические наблюдения над молодью судака в рыбоводном хозяйстве дельты Волги. - *Вопр. ихтиологии*, вып. 4: 159-172.

Кузнецова И.И. 1956. Элементы газообмена у леща, сазана и судака на ранних этапах развития. - Тр. совещ. по физиол. рыб. М. Изд-во АН СССР: 346-358.

Кузнецова И.И. 1958. Выращивание молоди судака в нерестово-выростных хозяйствах. М. 76 с.

Кукурадзе А.М. 1969. Биология судака низовья Дуная и придунайских водоемов. Автореф. канд. дис. Л. 19:

Кукурадзе А.М. 1974. Характеристика нерестового стада и размножения судака *Luciperca luciperca* (L.) дельты Дуная и придунайских водоемов. *Вопр. ихтиологии*, т. 14, вып. 3(86): 445-453.

Лавровский В.В. 1964. Экология нереста судака Курского залива и условия его воспроизводства. Автореф. канд. дис. Калининград. 20 с.

Ландышевская А.Е., Ющенко П.С., Савельева Э.Ф., Грудин П.И. 1975. Рыбоводный завод для получения молоди судака. - *Рыбное хозяйство*, №8: 23-26.

Логвинович Д.Н. 1955. Влияние солености и плотности кормовых объектов на питание и рост личинок и мальков донского леща [*Abramis brama* (L.)] и судака [*Luciperca luciperca* (L)]. - *Труды ВНИРО*, т. 31: 85-96.

Лукина Т.М., Андронников Б., Иванов Э.В., Шестерин И.С., 1985. Влияние качества воды на состояние жаберного аппарата карпа в прудах. - *Сб. науч. трудов ВНИИПРХ*, вып. 45: 188-191.

Матей В.Е. 1996. Жабры пресноводных костистых рыб: Морфофункциональная организация, эволюция. СПб.: Наука. 204 с.

Михеев П.В., Мейснер Е.В. 1954. Сбор и транспортировка икры судака и леща для зарыбления водохранилищ. - Рыбное хозяйство, №3: 36-41.

Михеев П.В., Мейснер Е.В., Михеев В.П. 1970. Садковое рыбноводное хозяйство на водохранилищах. Пищ. пром.. М. 159 с.

Мунтян С.П., Резников П.Н. 1978 Зависимость длины тела зародышей судака от температуры инкубации. - В кн.: Эколого-морфол. и эколого-физиол. исследования развития рыб. М.. Наука.: 124-136.

Мусатова Г.Н., Троицкий С.К. 1951. Продолжительность инкубации икры и размеры личинок судака и тарани в момент выклева. - Рыбное хозяйство, №4: 31-33.

Негоновская И.Т. 1971. Об условиях естественного воспроизводства *Lucioperca lucioperca* L. Псковско-Чудского водоема. -Вопр. ихтиологии, т. 11, вып. 4 (69): 740-744.

Негоновская И.Т. 1974. Судак Псковско-Чудского водоёма. - Изв. ГосНИОРХ, т. 83: 101-110.

Никанорова Е.А. 1964. Методические указания по искусственному разведению озерного судака. Изд. ГосНИОРХ. Л.. 24 с.

Никанорова Е.А. 1976. Биология и искусственное разведение озерного судака. Автореф. канд. дис. Л. 23 с.

Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М. Пищ. пром. 184 с.

Новокишинов Ю.Д. 1973. Биология и хозяйственное значение судака Аральского моря. Автореф. канд. дис. Л. 21 с.

Павловская Л.П., Сальников В.Б. 1987. Размножение и питание судака в озере Сарыкамыш. - Изв. АН ТССР. Сер. биол. н., №2: 31-37.

Перминов Л.Г. 1977. Морфо-экологическая характеристика судака, акклиматизированного в водоемах Челябинской области. Автореф. канд. дис. Л. 26 с.

Петрова Л.П., Попова Э.К. 1985. Особенности размножения судака (*Lucioperca lucioperca* L.), акклиматизированного в озерах Карелии. - Сб. науч. тр. ГосНИИ оз. и реч. рыб. х-ва, вып. 239: 95-104.

Петрович П. 1939. Насекомые - вредители прудовых хозяйств "Слепянка" и "Волма" и меры борьбы с ними. - Зоол. журн., т. 18, вып. 5: 835-841.

Пильщиков В.В. 1980. Об акклиматизации судака в озере Ханка. - Рыбное хозяйство, №3: 31-32.

Полтавчук М.А. 1965. Биология и разведение днепровского судака в замкнутых водоемах. Киев. Наукова Думка. 259 с.

Романова Г.П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. - Тр. биол. станции «Борок», вып. 3: 273-303.

Романычева О.Д. 1966. Влияние резких колебаний температуры воды на развивающуюся икру судака. - Тр. АзНИИРХ, вып. 8: 107-111.

Сальников В.Б. 1987. Размножение и питание судака в озере Сарыкамыш. - Изв. АН ТССР. Сер. биол. н., №2: 31-37.

Сафрыгина Т.В., Шестаковская Е.В. 1986. О патогенном влиянии *Glugia luciopercae* на молодь судака. 10 Конф. Укр. Общ-ва паразитологов. Материалы конф. Ч. 2. Киев Наукова думка.: 193.

Сахаров В.А. 1983. Опыт получения оплодотворенной икры судака в условиях садков. Животные водоемов Новгородской области. Л.:69-74.

Серенко В.А. 1980. Рост молоди судака в озере Белом. - Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, вып. 157: 56-63.

Стеффенс В. 1985. Индустриальные методы выращивания рыб. М. Агропромиздат. 384 с.

Суханова Е.Р. 1968. Роль циклопов (*Acanthocyclops vernalis* Fish.) в выживании личинок белого толстолобика. - Вопр. ихтиологии, т. 8, вып. 3(50): 584-586.

Таманская Г.Г. 1959. Промышленное разведение судака в Кубанских лиманах. Изд-во журн. Рыбное хозяйство. ВНИРО. М. 12с.

Тамаш Г., Хорват Л., Тельг И. 1985. Выращивание посадочного материала в рыбоводных хозяйствах Венгрии. М. Агропромиздат. 128 с.

Танасийчук В.С., Воноков И.К. 1955. Нерест судака в низовьях дельты Волги. - Зоол. журнал, т. 34, вып. 5: 1119-1127.

Терешенков И.И., Королев А.Е. 1997. Методические рекомендации по выращиванию жизнестойкой молоди судака. - Издат. ГосНИОРХ. Л. 28 с.

Троицкий К., Цуникова Е.П. 1976. О времени нерестовых миграций и нереста судака *Lucioperca lucioperca* (L.) в Азовско-Кубанском районе. - Вопр. ихтиологии, т. 16, вып. 4 (99): 654-660.

Трусов В.З. 1950. К проблеме разведения судака. - Вестн. ЛГУ, № 8: 187-195.

Чугунова Н. 1937. Азовский судак. - Рыбное хозяйство, №1: 18-24.

Широков Л.В. 1989. Опыт составления банка ихтиологических данных на примере Ладожского озера. - Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, вып. 290: 114-128.

Antalfi A. 1979. Propagation and rearing of Perch in Pond cultur. EIFAC Techn. Pap., №35. Suppl. № 1: 120-125.

Bastl I. 1978. Raný vývoj zubáča jbyčajného-*Stizostedion lucioperca* (Linnaeus.1758) v podmienkach Oravskej údolnej nádzre. - Biol. prace, 24, №3: 99-179.

Brezeanu G. 1972. Hrana și relațiile trofice ale larvelor și puilor de *Stizostedion lucioperca* (L.) în condiții naturale și artificial-experimentale. - *Bul. cerc. piscic.* 31, №3-4: 35-46.

Chodorowski A. 1974. Quelques problemes ecologiques concernant l'élevage combiné des carnassiers en pisciculture de repeuplement. «*Ann. Stat. biol. Besse-en-Chandesse*», №8: 235-272.

Colesant R.T. 1989. Improved Survival of Walleye Fry during the First 30 Days of Intensive Rearing on Brine Shrimp and Zooplankton. - *Prog. Fish-Cult.*, 51: 109-111.

Corazza L., Nickum J.G. 1981. Possible Effects of Phototactic Behavior on Initial Feeding of Walleye Larve. - *Proceedings of the Bio-Engineering Symposium for Fish Culture*. (FCS Publ.1): 48-52.

Densen W.L.T., Vijverberg J. 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and the vulnerability of Pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, to angling in the Frisian lakes. - *Hydrobiologia*, 95: 321-336.

Densen W.L.T., Ligtoet W., Roozen R. W.M. 1996. Intra-cohort variation in the individual size of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, and perch, *Perca fluviatilis*, in relation to the size spectrum of their food items. *Pap. PERCID II: 2nd Int. Percid Fish Symp.*, Vaasa, 21-25 Aug.. *Ann. zool. fenn.* 33, №3-4: 495-506.

Frankiewicz P., Dąwrowski K., Zalewski M. 1996. Mechanism of establishing bimodality in size distribution of age-0 Pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in the Sulejow Reservoir, Central Poland. *Pap. PERCID II: 2nd Int. Percid Fish Symp.*, Vaasa, 21-25 Aug.. *Ann. zool. fenn.*, 33, №3-4: 321-327.

Hilge V. 1990. Beobachtungen zur zucht von Zander (*Stizostedion lucioperca*) im Labor. *Arch. Fischereiwiss.*, 40, №1-2: 167-173.

Hilge V., Steffens W. 1996. Aquaculture of fry and fingerling of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) - a shot review. - *J. Appl. Ichthyol.*, vol. 12 (3-4): 167-170.

Horvath L., Tamas G., Seagrave C. 1992. CarP and Pond Fish Culture Including Chinese. Herbivorous Species. Pike. Tench. Zander. Wels. Catfish and Goldfish. *Fishing News Books*. Oxford. 158 p.

Klinkhardt M.B., Winkler H.M. 1989. Einflub der Salinität auf die Befruchtungs - und Entwicklungsfähigkeit der Eier von vier Subwassertischarten Plotz (*Rutilus rutilus*), Barsch (*Perca fluatilis*), Kaulbarsch (*Gymnocephalus cernua*) und Zander (*Stizostedion lucioperca*). - *Wiss. Z. Univ. Rostock. Naturwiss.*, K. 38, №5: 23-30.

Nagel T. 1976. Intensive Culture of Fingerling Walleyes on Formulated Feeds. *Progressive Fish-Cultarist.*, vol. 38, №2: 90-91.

Nagięć M. 1977. Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland. - J. Fish. Res. Board Can., 34: 1581-1585.

Pope K.L., Flammang M.K., Willis D.W. 1996. Influence of size at stocking on survival of saugeye in a northern-latitude impoundment. - J. Freshwater Ecol., 11, №4: 447-458.

Rauch G. 1900. Der Zander. - Fischerei Zeitung, Bd. 3, №3:40-42, 57-58.

Ruuhijärvi J., Hyvärinen P. 1996. The status of pike-perch culture in Finland. - J. Appl. Ichtiol. Gent. Belgium., vol. 12 (3-4): 185-188.

Schlumpberger W., Schmidt K. 1980. Vorläufiger Stand der Technologie zur Aufzucht von vorgestreckten Zander [*Stizostedion lucioperca* (L.)]. - Z. Binnenfisch. DDR, 27, №9: 284-286.

Schlumberger O., Proteau J.P. 1991. Production de juveniles de sandre (*Stizostedion lucioperca*). - Aqua-revue. 36: 25-28.

Schlumberger O., Proteau J.P. 1996. Reproduction of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) in captivity. Journal of Applied Ichthyology, vol. 12, № 3-4: 149-152.

Steffens W. 1981. Moderne Fishwirtschaft - Grundlagen und Praxis. - J. Neumann-Neumann. Melsungen. 375 p.

Verreth J., Kleyn K. 1987. The effect of biomanipulation of the zooplankton on the growth, feeding and survival of pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) in nursing ponds. - Z. angew. Ichthyol., 3, №1: 13-23.

Willemsen J. 1978. Influence of temperature on feeding, growth and mortality, of pikeperch and perch. - Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol., 20, №3: 2127-2133.

Wojnárovich E. 1960. Aufzucht der Zanderlarven bis zum Raubfischalter. - Zeitschrift für Fischerei. IX. №1-2: 73-82.

РЕФЕРАТ

«Биологические особенности судака (*Stizostedion lucioperca* L.) на ранних этапах онтогенеза»

А. Е. Королев

Эффективность нереста, инкубации икры, выживания и роста личинок и молоди судака в естественных водоемах и при его искусственном разведении во многом определяется наличием оптимальных показателей среды обитания. Настоящая статья представляет собой обзор литературных данных отечественных и зарубежных исследований, а также собственных данных, посвященных влиянию различных абиотических и биотических факторов среды на выживание икры, личинок и молоди судака. На основании обобщения имеющегося материала приводится диапазон оптимальных показателей среды, оказывающих наиболее существенное влияние на выживание судака на ранних этапах онтогенеза.

Данные, приводимые в статье, могут представлять интерес для широкого круга исследователей, занимающихся вопросами разведения судака и прогнозирования его запасов в естественных водоемах.

Библ. 114.

ABSTRACT

Biological particularities of the Sander (*Stizostedion lucioperca* L.) on early ontogenetic stages

A.E. Korolev

The efficiency of the spawning, roe incubation, survival and fry growth of the Sander under both natural and artificial conditions depends mainly on favorable environmental factors. The present paper aims to review works of our country and those of foreign researchers as well as the data of mine dealing with the influence of both biotic and abiotic factors on the survival of the roe, larvae and fry of the Sander. The analysis of the available material permits to reveal the optimal ranges of the most important of these factors.

Data presented may be of interest for a wide circle of researchers, involved in the problems of the Sander rearing and forecasting its storage in natural reservoirs.

Bibl. 114.