



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Самойлов Константин Юрьевич

**Структура популяции и фенетическое разнообразие судака *Sander
luciperca* (L.) Волго-Ахтубинской системы нижней Волги**

03.02.06 — ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Кузищин Кирилл Васильевич

МОСКВА — 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Судак в пределах естественного ареала и в местах интродукции. К вопросу о пластичности вида в разных условиях существования (обзор литературы).....	7
Глава 2. Волго-Ахтубинская водная система как совокупность разнообразных по условиям местообитаний судака (район работ)	13
Глава 3. Материал и методика	19
Глава 4. Структура популяции, биологические особенности и фенетическое разнообразие судака из русловых участков Волго-Ахтубинской водной системы (результаты исследования)	35
4.1. Распределение судака в реке Ахтуба в безледный период.....	35
4.2. Распределение судака в районе работ в период ледостава.....	42
4.3. Размерно-возрастной состав популяции	44
4.4. Рост судака р. Ахтуба.....	47
4.5. Разнообразие жизненных стратегий судака.....	51
4.6. Морфология судака Волго-Ахтубинской водной системы	57
4.7. Размножение	66
4.8. Питание.....	69
Глава 5. Судак Волго-Ахтубинской водной системы: частные адаптации и статус русловой группировки (обсуждение результатов)	73
Заключение	95
Выводы.....	96
Список литературы	98

ВВЕДЕНИЕ

Анализ внутривидовой дифференциации, изучение параметров структуры популяций видов рыб и установление особенностей их жизненного цикла в водных системах разного типа имеют важное значение для решения широкого круга вопросов современной ихтиологии (Никольский, 1980; Мина, 1986). Сведения такого рода позволяют выявлять особенности адаптаций на уровне популяции, выявлять масштабы изменчивости, оценивать микроэволюционные процессы, совершенствовать подходы рационального использования водных биоресурсов.

Структура вида, закономерности изменчивости на уровне популяций и разнообразие жизненной стратегии в настоящее время активно изучаются у лососевых рыб семейства Salmonidae, тогда как другие группы рыб изучены недостаточно. В то же время известно, что многие виды карповых (сем. Cyprinidae), окуневых (сем. Percidae) и др. также характеризуются сложной структурой вида и высоким разнообразием биологических особенностей на уровне популяций. Одним из таких видов является судак *Sander lucioperca* (L.), который характеризуется неоднородной внутривидовой структурой на ареале, в том числе связанной со сложной картиной миграций между пресными, солоноватыми и морскими водами (Воноков, Танасийчук, 1955; Белый, 1965; Танасийчук, 1974; Lappalainen, Lehtonen, 1995; Kafemann и др., 2000; Дирипаско, 2004).

Обыкновенный судак – один из важнейших пресноводных объектов промысла во внутренних водах Российской Федерации (Бражник и др., 2012). Этот вид обладает обширным природным ареалом от Западной Европы до Урала, кроме того, начиная с 30-х годов прошлого века активно проводились работы по акклиматизации судака, что способствовало расширению его области распространения (Кудерский, 1966). Судак стал обычным в водохранилищах Сибири, озерах северной Карелии, бассейнах рек Европейского Севера, натурализовался в оз. Ханка и в бассейне Амура (Рюкшиев, 2009; Свирский, Барабанщиков, 2009; Рыбы в заповедниках ..., 2010; Семенченко, Подорожнюк, 2014). Наиболее многочисленные и хозяйственно ценные популяции судака на территории нашей страны приурочены к нижнему течению крупных рек Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов (Кудерский, 1966; Рыбы в заповедниках..., 2010). Тем не менее, в последние годы запасы судака в местах промысла оцениваются как низкие, а уловы зачастую имеют тенденцию к уменьшению. Это касается, в том числе, и Волго-

Каспийского рыбохозяйственного подрайона (Бражник и др., 2012; Материалы..., 2014). В то же время, судак – ценный промысловый вид нижеволжского бассейна, а также один из важнейших объектов спортивного и любительского рыболовства в Астраханской и Волгоградской областях.

В разных водоемах или участках крупных рек судак характеризуется высокой изменчивостью размерного и возрастного состава, возраста полового созревания и других параметров структуры популяции (Танасийчук, 1974; Небольсина, 1976; Стрельников, 1996; Кушнаренко, Попов, 2010). Однако изученность судака на ареале неравномерная. Значительная часть исследований отечественных ученых посвящена судаку из водоемов Северо-Западной части страны бассейна Балтийского моря, в Рыбинском водохранилище (Рыбы Рыбинского ..., 2015) и группировкам судака из Азовского и Каспийского морей (Танасийчук, 1974; Небольсина, 1976; Стрельников, 1996; Кушнаренко, Попов, 2010). В то же время, литература по судаку нижней Волги посвящена преимущественно группировке из дельты Волги, где осуществляется его основной промысел (Танасийчук, 1974; Кушнаренко, Попов, 2010). Наоборот, сведения по судаку из русловых участков Волги и Ахтубы от Волгограда до верхних участков дельты Волги (Волго-Ахтубинская водная система) отрывочные, хотя условия обитания судака в русловых участках Ахтубы существенно отличаются от таковых в дельте Волги.

Вышеуказанные предпосылки позволили сформулировать следующую цель работы:

исследовать разнообразие жизненных стратегий, структуру популяции, биологические и морфологические особенности судака из русловых участков Волго-Ахтубинской водной системы.

Для достижения цели поставлены следующие задачи:

- с помощью рентгенофлуоресцентного анализа элементного состава отолитов выявить разнообразие жизненных стратегий судака;
- установить сезонные распределения судака на контрольных участках русла Ахтубы;
- изучить особенности биологии размножения судака;
- определить размерный, весовой, половой и возрастной состав судака, стадии зрелости гонад, возраст полового созревания и исследовать особенности питания в разные сезоны года;
- исследовать изменчивость пластических и меристических признаков судака;
- оценить географическую изменчивость биологических и морфологических особенностей судака.

Положения, выносимые на защиту

1. Судак Волго-Ахтубинской водной системы неоднороден по составу и представлен особями с разной степенью выраженности анадромии и резидентности, различающимися протяженностью миграций и временем нахождения в пресных и морских водах. По образу жизни и характеру перемещений большая часть судака исследованного района принадлежит к реодромной группировке.

2. Судак из русловых участков рек Ахтуба и Волга по основным биологическим и морфологическим параметрам отличается от других популяций вида, в том числе и от группировки дельты Волги.

3. Антропогенная трансформация русловых участков нижневолжского бассейна способствовала появлению ряда специфических особенностей в биологии размножения и сезонном распределении судака в Волго-Ахтубинской водной системе.

Научная новизна

Успешно апробирован метод анализа элементного состава отолитов судака, а также протокол сбора массового научного материала с привлечением рыболовов-любителей.

Впервые использованный на судаке Волго-Ахтубинской водной системы метод рентгенфлуоресцентного анализа отолитов показал наличие 4-х вариантов реализации жизненного цикла: туводный речной (реодромный), полупроходной с морским периодом в первый год жизни, полупроходной с чередованием морских и речных периодов и проходной, с пребыванием в море в течение более одного года.

Установлено, что в Волго-Ахтубинской водной системе распределение судака приурочено к участкам с вихревым течением в безледный период и к прибрежным зарослям ивняка при значительном поднятии уровня, связанном с повышенным сбросом воды Волгоградской ГЭС в зимний период.

Впервые дана морфобиологическая характеристика судака Волго-Ахтубинской водной системы.

Предложена гипотеза, что судак р. Ахтуба на участке Бугор – Харабали представляет собой субпопуляцию по отношению к судаку из дельты Волги, поскольку имеет целый ряд отличий в морфологии и поведении, вызванных антропогенным воздействием.

Теоретическое и практическое значение работы

Выявленные особенности структуры популяции и биологии судака Волго-Ахтубинской водной системы вносят свой вклад в понимание биологии этого вида.

Результаты настоящей работы по распределению, миграционной активности, питанию и размножению судака Волго-Ахтубинской водной системы могут быть использованы при его промысле, а также широко применимы в спортивном и любительском рыболовстве.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю Кузищину Кириллу Васильевичу за чуткое руководство, а также Груздевой Марине Александровне за помощь в обработке данных и ценные советы. Благодарен Пашину Владиславу Михайловичу за помощь в сборе и обработке гидроакустических данных, Пельгуновой Любви Андреевне за обработку препаратов отолитов, Павлову Дмитрию Сергеевичу за помощь и всестороннюю поддержку, Сенчуковой Анне Леонидовне и Лобыреву Федору Сергеевичу за помощь в оформлении работы и поддержку.

Автор выражает благодарность директору рыболовно-охотничьей базы «Успех» Арифуллину Марату Алимжановичу, а также всему персоналу базы и ее гостям за неоценимую помощь в организации работы и сборе материала.

ГЛАВА 1. СУДАК В ПРЕДЕЛАХ ЕСТЕСТВЕННОГО АРЕАЛА И В МЕСТАХ ИНТРОДУКЦИИ. К ВОПРОСУ О ПЛАСТИЧНОСТИ ВИДА В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ СУЩЕСТВОВАНИЯ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Обыкновенный судак (*Sander lucioperca* (L.)) – представитель семейства окуневых рыб (Percidae) отряда окунеобразных Perciformes. Род судаки (*Sander*) включает в себя 5 видов, 2 из которых (*S. vitreum* – желтый и *S. canadensis* – канадский судаки) обитают в Северной Америке, 1 вид (морской судак *S. marinus*) в Черном и Каспийском морях, а еще 2 вида (*S. volgensis* – берш и *S. lucioperca* – обыкновенный судак) – в восточной Европе и Азии (Берг, 1949; Нельсон, 2009).

Из всех видов рода *Sander* обыкновенный судак имеет наиболее широкое распространение. Нативный ареал этого вида приурочен к бассейнам Аральского, Каспийского, Черного и Балтийского морей (Кудерский, 1966). В связи с высокой хозяйственной значимостью судака, на протяжении последних 150 лет велись активные работы, направленные на акклиматизацию этого вида в новых для него водоемах и водотоках. Благодаря этому ареал судака в значительной мере расширился: он продвинулся на север до 65° северной широты, на юг до водоемов Марокко и Туниса и на восток до р. Амур (Болотова и др., 1995). Типичные водоёмы, где судак многочисленен – это крупные реки, обширные водохранилища и озера. Однако, зачастую он встречается и в относительно небольших реках, протоках и пойменных водоемах (Кудерский, 1966). Наиболее многочисленные и хозяйственно ценные популяции судака на территории нашей страны приурочены к нижнему течению крупных рек Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов (Кудерский, 1966). В то же время, несмотря на высокую значимость судака как объекта промысла (Кузьмин, 1958а; Бойко, 1964; Кузнецов и др., 2012), в научной литературе редко встречаются исследования, посвященные подробному изучению распределения этого вида в различных водных объектах.

Обыкновенный судак – самый крупный представитель своего рода, который достигает длины более 1 м и массы более 12 кг (Берг, 1949). Согласно данным литературы, длина судака может составлять даже 130 см, а масса – 18 кг (Рыбы в заповедниках..., 2010). Однако, темп роста, средний и максимальный размеры особей в разных водоемах и водотоках могут в значительной степени варьировать (Петрова, 1980а; Poulet и др., 2003; Зыков, Иванов, 2008; М'Hetli и др., 2011; Pérez-Bote, Roso, 2012; Дельмухаметов, Пьянов, 2014). Продолжительность жизни судака в значительной мере зависит от условий его обитания. Так, в северном Каспии волжское и уральское стада судака представлены рыбами возраста от 0+ до 8+ лет. При этом, наибольшая доля в уловах принадлежит судакам двух- и трехлетнего возраста, тогда как

семилетние рыбы встречаются редко, а восьмилетние – крайне редко (Кузьмин, 1958b). В южной части Финляндии продолжительность жизни судака выше и составляет не менее 11 лет у самок и 9 лет у самцов (Milardi и др., 2011). В водохранилище Кастиллон (Франция) судак достигает возраста 14 лет (Argillier и др., 2012). За пределами естественного ареала судак также может иметь высокую продолжительность жизни. Например, в Амуре это 14 лет (Семенченко, Подорожнюк, 2014). Несмотря на то, что судака искусственно расселили в северных водоемах, он все же больше тяготеет к водоемам, расположенным в относительно теплой климатической зоне по сравнению, например, с окунем (Ložys, 2004). Темп роста сильно зависит от климатических условий в конкретном участке ареала (Lappalainen, Lehtonen, 1995). Скорость роста годовиков в последующем онтогенезе имеет прямую зависимость от географической широты данного участка ареала. Так, по данным некоторых исследователей, чем теплее и мягче климат, тем выше темп роста рыб: двухлетки 1+ в северном Каспии и Азове достигают длины тела более 200 мм (Зыков, Иванов, 2008).

В одних популяциях у судака по ряду признаков внешней морфологии выражен половой диморфизм (Parés-Casanova, Cano, 2014; Коваленко, 2015). Зачастую различия между самцами и самками обусловлены объемом гонад и, соответственно, «полнотой» рыб, а также темпами роста особей разного пола (Семенченко, Подорожнюк, 2014). В других популяциях половой диморфизм практически отсутствует (Korbuly и др., 2007), что свидетельствует о высокой морфологической пластичности вида. Половое созревание судака может происходить в разном возрасте, но самцы обычно созревают раньше самок. Незначительная часть особей (обычно это самцы) созревают уже в двухлетнем возрасте. В возрасте трех – четырех лет происходит массовое созревание судака. Тем не менее, иногда попадаются неполовозрелые четырех- и пятилетние особи (Кузьмин, 1958b). Нерест судака проходит позже, чем у многих других хищных рыб, а время начала нереста может варьировать в зависимости от множества абиотических и биотических условий среды. Обычно в водоемах средней полосы России судак нерестится в апреле – мае, но в южных частях ареала икрометание может начаться в марте, а в северных – в июне. При этом половые продукты у разных особей созревают неодновременно (асинхронность оогенеза у самок), поэтому нерест судака в некоторых местах может быть растянутым на 1 – 1,5 месяца (Фулга и др., 2014). Икра может быть отложена на глубине 0,25 – 15 м и, вероятно, более (Кузьмин и др., 1941; Белый, 1965; Marshall, 1977; Кузнецов, 2010), на различные субстраты, такие, как корни растений, песок, мелкая галька и др. То есть нерестовые субстраты судака могут быть весьма разнообразны: главное – чтобы они не имели примеси ила и были бы хорошо омываемыми (Белый, 1965). Для кладки самцы судака роют небольшое углубление – «гнездо». После икрометания самец остается у кладки, охраняя икру и раннюю молодь (Попов, 2014). На

нижней Волге сам нерест, а также численность молоди судака, как и других полупроходных рыб, в значительной мере зависит от стока реки в апреле – июне. В годы, характеризующиеся большим стоком воды, урожайность судака может в несколько раз (в 3-4 раза) превышать таковую в те годы, когда водность Волги невелика (Белоголова, Ткач, 2013). Для некоторых популяций судака (например, в Куйбышевском водохранилище) характерны различия в сроках и местах нереста в рамках одного водоема (Кузнецов и др., 2012).

Молодь судака длиной до 15 – 30 мм питается разнообразными планктонными организмами (Ginter и др., 2012). В солоноватых участках одним из основных кормовых объектов молоди судака являются рачки мизиды (*Mysis sp.*). Взрослый судак – облигатный хищник, подавляющая доля его рациона представлена рыбой (Balik и др., 2006). Молодь других видов рыб появляется в спектре питания судака достаточно рано – уже на первом году жизни, при длине тела около от 1,5 до 5 см (Фесенко, 1955). С ростом судака доля рыбы в его рационе растет, достигая практически 100% при длине тела хищника 30 см и более, при этом, соответственно, значение беспозвоночных в качестве пищевых объектов уменьшается. Видовое разнообразие кормовых объектов судака достаточно велико и зависит, в первую очередь, от доступности того или иного вида рыб в конкретном водоеме (Майский, 1955; Peltonen и др., 1996). Известно, что судак часто локализован вблизи скоплений своих пищевых объектов и перемещается вслед за ними (Keskinen, 2008). В качестве кормовых объектов для взрослого судака могут выступать, помимо рыб, различные амфибии, крупные ракообразные и некоторые другие организмы (Yilmaz, Ablak, 2003; Balik и др., 2006). В периоды, когда происходит локальное увеличение численности потенциальных кормовых объектов судака, например, нерестовой ход воблы или каспийской сельди в Волге, судак переходит на питание преимущественно этими рыбами в виду их массовости и доступности. Таким образом, в течение года доминирующие кормовые виды рыб для судака могут изменяться (Porova, Sytina, 1977). В редких случаях, когда других видов корма недостаточно, судак может проявлять каннибализм, поедая молодь своего вида (Kangur, Kangur, 1998; Balik и др., 2004). Согласно распространенному мнению, судак проявляет наибольшую пищевую активность в сумеречное время и ранним утром. При этом, даже в пределах одного участка водного объекта, судак в разное время дня может питаться преимущественно разными видами рыб. К примеру, в Азовском море в темное время суток судак питается пелагическими видами (тюлька, хамса), поднимающимися в это время к поверхности воды. Тогда как утром различные придонные бычки становятся чаще поедаемым кормом (Майский, 1955).

Ввиду своего хищного образа жизни, судак является ценным биомелиоратором, снижающим численность сорных и малоценных видов рыб, обитающих в водоемах, на которых осуществляется активный промысел (Трусов, 1958; Коновалов, 2003).

Интенсивность питания судака зависит от ряда факторов, таких как температура, соленость воды, наличие и количество потенциальных кормовых объектов и т. д. (Buijse, Houthuijzen, 1992). Одним из таких параметров косвенно служит количество кислорода, растворенного в воде. Чаще всего судак обитает в водах с относительно высоким содержанием кислорода (крупных реках, обширных озерах и водохранилищах и т. д.), относясь, таким образом, к группе оксифильных видов рыб. По этой причине его невозможно встретить в мелких стоячих и, тем более, в заморных водоемах.

Судак, обитающий в крупных реках, может совершать миграции в солоноватые и соленые воды морей, в которые эти реки впадают. Речь идет о так называемом полупроходном образе жизни судака, когда нагул происходит при относительно высокой солености воды, а на нерест половозрелые особи поднимаются в пресные воды вверх по течению реки (Логвинович, 1955). Полупроходные особи в период нагула обычно встречаются в тех районах морей, где соленость не превышает 14 ‰; по этой причине, при изменении солености воды, распределение судака в морях может сильно изменяться (Ермаханов и др., 2013). Виду в разной степени может быть свойственна миграционная активность (Nyberg и др., 1996; Рыбы в заповедниках..., 2010). При недостатке пищи судак может преодолевать достаточно большие расстояния в ее поисках, проявляя кормовое миграционное поведение. В то же время, в северных озерах зимние и летние места скоплений судака зачастую отстоят друг от друга на десятки километров (Keskinen, 2008), что связано с такими абиотическими факторами, как температура воды и содержание в ней кислорода. По мнению некоторых авторов, потомство полупроходного судака имеет врожденную «предрасположенность» к скату в море, а туводного – не имеет таковой. Иными словами, полупроходной образ жизни передается по наследству (Трусов, 1958). Другие исследователи небезосновательно полагают, что такой «предрасположенности» не существует, а образ жизни молоди судака определяется совокупностью условий окружающей среды (Белый, 1965). Молодь судака, как и половозрелые особи, также может обитать в местах с относительно высокой соленостью, выживая и активно питаясь при солености до 14‰ (Логвинович, 1955).

Способность судака совершать миграции в морскую воду может приводить к выраженной дифференциации на уровне локальных стад. Например, в северном Каспии нагуливаются 2 крупных стада судака: волжское и уральское (Кузьмин, 1958b; Кушнарченко, Попов, 2010). При этом в обеих реках существуют и оседлые, резидентные особи судака, не предпринимающие значительных миграций в течение жизни. Не исключено, что эти туводные особи могут размножаться вместе с полупроходными (Кузьмин и др., 1941). Остается открытым вопрос о том, каким образом происходит детерминация жизненной стратегии судака. Более того, некоторые авторы описывают 2 формы у полупроходного судака: озимую и яровую (Берг, 1949). Озимое

стадо судака осенью заходит из моря в реку, зимует в ней, после чего нерестится и скатывается обратно в море, где и нагуливается до следующей осени. Яровой судак поднимается на нерест весной, непосредственно перед нерестом, по прошествии которого отправляется в море на нагул. Отмечено, что в ряде случаев с увеличением возраста у судака увеличивается и миграционная активность. Так, в Азовском море судаки младше 5 лет нагуливаются лишь в Таганрогском заливе и у восточного побережья, в то время как более старшие особи – по всей территории Азова (Белоусов, 2004; Подойницын, 2008).

В связи с зачастую высокой миграционной активностью судака возникает множество вопросов касательно истинного распределения рыб этого вида по акваториям водных объектов. Так, результаты экспериментов по мечению и перемещению судака на значительные расстояния от места поимки, но в пределах одной водной системы говорят о наличии у этого вида явления хоминга: с помощью ультразвуковых меток удалось установить, что возвращение части особей судака к месту поимки происходило в достаточно сжатые сроки (Keskinen и др., 2005). С другой стороны, в последние десятилетия стали появляться исследования, в рамках которых вопросы подобного рода предлагается решать с помощью изучения микроэлементного состава отолитов рыб (Radtke, 1989; Otake и др., 1994; Kafemann и др., 2000; Megalofonou, 2006; Brown, Severin, 2009; Clément и др., 2014).

Внутривидовая структура судака с одной стороны, представляется достаточно простой: подвидов в литературе не описано (Берг, 1949). С другой стороны, обширный ареал, охватывающий водоемы разного типа и расположенные в разных природно-климатических зонах, предопределяет появление специфических особенностей вида на популяционном и более низком уровне. В частности, согласно литературным источникам, популяции судака могут быть представлены различными экологическими группировками, выделяемыми по особенностям биологии (Небольсина, 1976; Стрельников, 1996). В частности, в зависимости от нерестового субстрата, сроков нереста, температуры воды и глубины, при которых происходит нерест (Трусов, 1958; Танасийчук, 1974). Соотношение таких группировок неодинаково в разных водоемах и определяется наличием разнообразных биотопов, используемых судаком на разных этапах его жизненного цикла (Трусов, 1958). Кроме того, на ареале наблюдается весьма разнородная картина возрастного состава рыб, темпа роста, продолжительности жизни, возраста наступления полового созревания. Считается, что влияние на эти параметры оказывает комплекс абиотических и биотических условий конкретного водоема, в котором обитает популяция (Белый, 1965; Петрова, 1981b). В то же время, остается открытым вопрос, насколько глубоки наблюдаемые различия между популяциями, насколько обособлены популяции или экологические группировки, а также возможен ли взаимный переход. Есть сведения, что судак

легко адаптируется к местным условиям и меняет образ жизни, предпочитаемые нерестовые субстраты и т.д. Так, результаты зарыбления судаком озер и водохранилищ Крымского полуострова говорят о том, что потомки полупроходных рыб нормально существуют в замкнутых водных системах и приспособились нереститься в условиях, отличных от нативных для популяций-доноров (Белый, 1965; Петрова, 1981b).

Разница между популяциями судака по разным аспектам биологии не может не отражаться на его внешнем строении: вид в значительной мере проявляет полиморфизм (Петрова, 1980b; Poulet и др., 2004; Naponski, 2013; Коваленко и др., 2014). Эти различия, по всей видимости, отражают высокий уровень экологической пластичности судака, способного обитать в широком диапазоне параметров внешней среды, выработав к этим условиям различные приспособления (Петрова, 1981a; Akbarzadeh и др., 2009; Eschbach и др., 2014). Результаты генетических исследований (по изменчивости микросателлитных локусов), напротив, порой свидетельствуют о низком уровне полиморфизма судака (Gharibkhani и др., 2014).

Анализ литературы, посвященной судаку, позволяет прийти к заключению, что, несмотря на большое количество опубликованных материалов, а также высокую его ценность как объекта промысла и аквакультуры, ряд особенностей биологии этого вида остаются слабо- или вовсе неизученными. Судак весьма изменчив, и локальные адаптации проявляются на микроуровне (популяции или субпопуляции). При наличии неоднородности среды обитания или существенном антропогенном воздействии в сопредельных водоемах, или даже в разных участках одной крупной водной системы, благодаря высокой пластичности судака, происходят сдвиги в показателях структуры его популяции и образе жизни. Этот факт требует тщательного анализа популяционной структуры судака, выявления группировок популяционного уровня организации, установления взаимоотношений между ними, определении границ популяций и изолирующих механизмов. Именно поэтому наша работа направлена на то, чтобы составить более полную и объективную картину внутривидовой изменчивости в одном из районов экологического оптимума судака, который претерпел масштабную антропогенную трансформацию. В связи с этим, представляет теоретический и практический интерес изучение судака в русловых участках Ахтубы и Волги, так как биотические и абиотические условия его обитания в них значительно отличаются от таковых в дельте Волги, и поэтому существуют предпосылки для формирования внутривидовой дифференциации.

ГЛАВА 2. ВОЛГО-АХТУБИНСКАЯ ВОДНАЯ СИСТЕМА КАК СОВОКУПНОСТЬ РАЗНООБРАЗНЫХ ПО УСЛОВИЯМ МЕСТООБИТАНИЙ СУДАКА (РАЙОН РАБОТ)

Волго-Ахтубинская долина – часть долины Волги ниже Волгограда, характеризующаяся рядом геоморфологических черт. Особенностью Волго-Ахтубинской долины является исключительное развитие поймы, достигающей нескольких десятков километров. Пойма пересечена густой гидросетью, где имеется множество рукавов, протоков и ериков – Ахтуба, Герасимовка, Кузнецовка, Матвеевка, Борисовка, Ашулук и многие более мелкие, что придает Волго-Ахтубинской пойме некоторые черты, свойственные дельтовым участкам реки (Николаев, 1962). Ахтуба является наиболее крупным боковым рукавом основного русла Волги и в современный послеледниковый период приобрела черты частично обособленной водной системы благодаря особенному рельефу речных террас, составу речных и береговых грунтов и гидрологическому режиму (Николаев, 1962).

По преобладанию форм рельефа в пойме Волги и Ахтубы выделяют две зоны – приречная и внутренняя, различия которых проявляются в геоморфологическом и ландшафтном аспектах (Плюскин, 1936; Летунов, 1942; Владыченский, 1954). Ландшафтные различия обуславливаются характером рельефа, ходом процесса осадконакопления и другими. Степень дренированности поймы, преобладание легких грунтов, значительная рассеченность в приречной ее части в силу близости от русла всегда бывает лучшей, чем во внутренней части поймы. Кроме того, в приречной пойме преобладают линейно вытянутые старичные озера, затоны, воложки и ерики, между которыми нередко сохраняется связь с руслом главного водотока и между собой. Для внутренней поймы типичны разобщенные озера и болота, которые обычно имеют округлую форму и разбросаны по ее поверхности без видимого порядка. Отмеченные различия в характере гидросети приречной и внутренней зон поймы определяются общим ходом развития пойменного рельефа (Николаев, 1962).

Волго-Ахтубинская пойма исторически претерпела множество геоморфологических трансформаций, причем эти процессы продолжают сохранять активность. Ее характерной особенностью в настоящее время является множество переходящих друг в друга в результате русловых процессов водных и сухопутных биотопов, постоянное перераспределение стока между руслами Волги, Ахтубы и более мелких протоков, возникновение молодых аллювиальных наносов, размывом старых участков поймы и подмывом коренных берегов. Такого рода динамичные процессы в речных системах с развитой поймой получили название «мозаика меняющихся биотопов» - «the shifting habitat mosaic» (Stanford и др., 2005). Под влиянием

паводков в краткосрочной и долгосрочной перспективах происходит постоянное изменение глубины отдельных участков, конфигурации русловых ям, превращение протоков в култуки и, наоборот, и т. д. Из-за весьма сложного строения гидросети Волго-Ахтубинской поймы сложился изменчивый гидрологический режим, порождающий высокую мозаичность температуры и ее динамики на разных участках (Филиппов и др., 2005). В результате геоморфологических процессов возникло и существует разнообразие местообитаний для различных гидробионтов на всех этапах их жизненного цикла. Такая сложность строения речного бассейна является основой высокой продуктивности экосистем и биоразнообразия рыб на видовом и внутривидовом уровнях организации (Яковлев, 2010; Яковлев и др., 2010).

В то же время, изменчивый гидрологический режим и активные геоморфологические процессы приводят к постоянным изменениям среды обитания рыб, и, как следствие, достаточно быстрому адаптивному ответу на популяционном уровне. После масштабных изменений в строении реки для большинства рыб наблюдается перераспределение путей миграций как молодых, так и взрослых особей, изменение районов нагула, зимовальных стаций, мест нереста, эффективности естественного воспроизводства и важнейших параметров структуры популяций рыб: продолжительность жизни, темп роста, возраст полового созревания, повторность нереста, что требует системного подхода в изучении рыбного населения Волго-Ахтубинской поймы в районе базы «Успех».

Сбор материала проводился на реках Волга и Ахтуба (рис. 1). Данный участок удален от устья Волги более, чем на 200 км, а по руслу реки – на расстояние около 250 км.

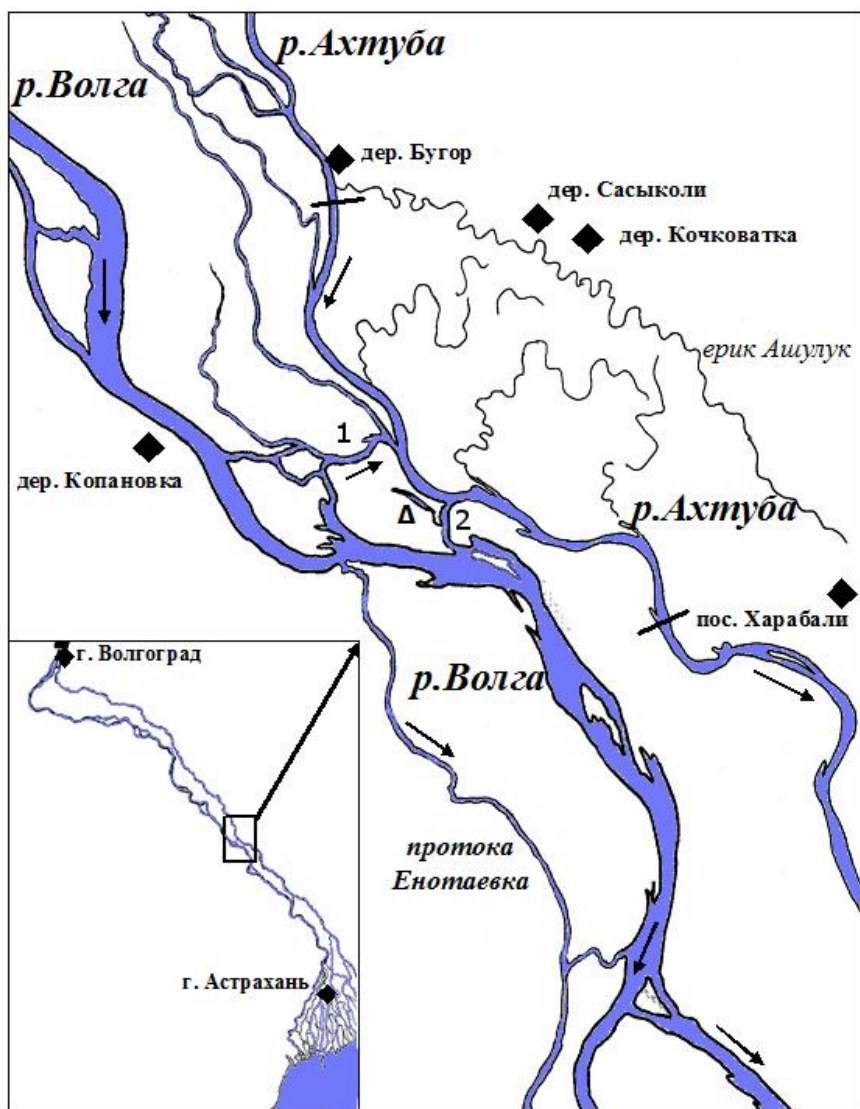


Рисунок 1. Схема-карта района работ. Цифрами 1 и 2 обозначены протоки Парашкина и Пол-Даниловка соответственно, между ними – Буховской остров

В рамках выбранного участка Волга и Ахтуба протекают практически параллельно друг другу, при этом волжская вода через две протоки (Прасковьиного протока, или Парашкина и Пол-Даниловка) попадает в р. Ахтуба (рис. 1, 2).



Рисунок 2. Протока Пол-Даниловка – один из двух соединяющих Волгу и Ахтубу водотоков в районе работ. Ширина протоки 45-55 м, глубина 3.5-6 м, скорость течения около 1 м/с в межень

В период половодья уровень воды значительно увеличивается, и происходит практически полное затопление островов, расположенных между Ахтубой и Волгой (рис. 3). Длительность этого явления может быть различной, но за последние десятилетия его сила и продолжительность значительно изменились в сторону уменьшения (Горелиц, Землянов, 2013).



Рисунок 3. В период паводка (с 20-22 апреля по 10-14 июня) происходит затопление огромных пойменных участков в междуречье Волги и Ахтубы. На фотографии – затопленный тополевый лес на Буховском острове, май 2016 г

Уровень воды порой поднимается до отметки +7.5 м по отношению к межени. В междуречье также имеется множество пойменных водоемов, изолированных в межень и соединяющихся с руслами Ахтубы и Волги в паводок.

Обследованный участок Ахтубы по своему строению существенно не отличается от таковых выше и ниже по течению и, в целом, соответствует особенностям реки в целом (Николаев, 1962). Хотя работы проводили на большом протяжении русла Ахтубы (около 25 км), основной материал собран в пределах двух плесов общей протяженностью 3.6 км.

Таким образом, на обследованном участке в значительной мере развита пойменная зона с множеством рукавов, протоков и озер (рис. 4). Это делает ее в некоторой степени схожей с дельтой Волги (Николаев, 1962). В своем историческом развитии расположение русла Волги претерпело значительные изменения, отчасти в связи с периодическими изменениями уровня воды в Каспии. Постоянно происходят и менее масштабные изменения гидрогеоморфологических параметров русел Ахтубы и Волги на участке Бугор-Харабали. Например, за последние 10 лет сильно изменилась проходимость протоков Парашкиной и Пол-Даниловки из-за намывания песка в первую и, напротив, резкого увеличения проточности последней. Изменяются, соответственно, и глубины ям и плесов, некоторые из них просто исчезают или размываются. Существенные изменения гидрологических условий стали заметны даже за период сбора материала в 2011 – 2015 гг.



Рисунок 4. Протока, соединяющая между собой Буховские пойменные озера (апрель 2014 г.). В период высокой воды и эта протока, и оба озера, и значительные площади вокруг, полностью затопляются

На выбранном участке Волго-Ахтубинской водной системы ширина Ахтубы составляет порядка 200-400 м, Волги – около 1 км и более (в летний период). Температура воды в Ахтубе в теплое время года превышает таковую в Волге, а со скоростью течения – обратная картина. Обе реки характеризуются обилием как плесов и кос с небольшими глубинами, так и глубоких ям (до 21 м в Ахтубе и более 30 м в Волге). Берега обеих рек подвержены значительно эрозии, отчего являются крутыми и высокими. Растущие на них деревья подмываются течением, падают и оказываются в воде, образуя густые коряжники. При этом, в период половодья коряги могут уноситься течением, скапливаясь в одних местах и освобождая другие. Таким образом, участок Волго-Ахтубинской водной системы характеризуется разнообразными и переменчивыми условиями существования для обитающих там представителей ихтиофауны, в том числе и для судака, что, безусловно, должно отражаться на его популяционных характеристиках.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для настоящего исследования собирали в течение всего года за исключением периода запрета, устанавливаемого ежегодно в Астраханской области с 20 апреля по 20 июня. Полевые работы проводили в экспедициях длительностью в 7 – 20 дней в январе-феврале, марте-апреле, июне-июле, сентябре, ноябре и декабре в 2011 – 2015 гг. Для проведения полевых работ использовали инфраструктуру (флот, причалы, жилые и лабораторные помещения, морозильные и холодильные установки, инструменты и станочный парк, средства связи, топливо) рыболовно-охотничьей базы «Успех» (ООО «Дельта Ахтубы»).

В качестве основного метода использован отлов с помощью удебных снастей, главным образом, спиннинговой снасти. При проведении ихтиологических исследований обычной практикой является отлов рыб с помощью уменьшенных аналогов промысловых орудий лова – ставных и плавных сетей, неводов и разного рода ловушек – мереж и вентерей (Правдин, 1966). Удебные снасти в ихтиологических исследованиях получили распространение только в конце XX – начале XXI вв. Метод сбора ихтиологических проб с помощью удебных снастей разработан в 50-60-х гг. XX века Службой рыбы и дикой природы/Службой рыбы и дичи США (Fish and wildlife/Fish and Game Service, USA), протестирован на разных видах рыб и типах водоемов (Wydoski, 1977; Bartholomew, Bohnsack, 2005; Arlinghaus и др., 2007) и рекомендован к широкому использованию Департаментом Коммерции США (Department of Commerce, 2001; Department of Commerce, 2002). Удебный лов применялся в повседневной практике ихтиологов США и Канады преимущественно для сбора нелетальных проб от лососевых рыб на реках бассейна Тихого океана для минимизации смертности рыб в реках, претерпевших антропогенную трансформацию (Wertheimer и др., 1989; Muoneke, Childress, 1994; Casselman, 2005; Brink, Bourland, 2008). Препятствием для активного применения удебных снастей для отлова карповых, лососевых и окуневых рыб, обитающих в крупных водоемах, являются недостатки удебных орудий, указанные в официальных директивных документах Службы рыбы и дичи США. К основным недостаткам относятся следующие: 1) низкая эффективность удебных снастей – улов на единицу усилия (CPUE – catch per unit effort) существенно ниже объецаивающих и отцеживающих орудий лова; 2) узкая локализация применения орудия, резко снижающая объективность выборочных оценок; 3) растянутость периода сбора репрезентативных выборок, в результате чего существенно возрастает вероятность их гетерогенности (ASIH, AIFRB, 1988; Department of Commerce, 2001; Department of Commerce, 2002). В то же время, в директивных документах отмечалось, что все указанные недостатки нивелируются за счет наращивания рыболовного усилия, другими словами

– за счет привлечения большого количества рыболовов для сбора проб (ASIH, AIFRB, 1988). Более того, считается, что в условиях сложного подводного рельефа и наличия большого количества трудно облавливаемых мест (каменные рифы, завалы древесного материала в сочетании с сильными горизонтальными течениями) с помощью массового применения удебных снастей можно добиться более достоверных результатов и репрезентативных выборок, чем с применением сетей (ASIH, AIFRB, 1988; Department of Commerce, 2001; Department of Commerce, 2002; Casselman, 2005).

На предварительном этапе работ (2010-2011 гг.) при анализе литературных источников и опыта ловли рыболовов-любителей и рыболовов-промысловиков на обследованном участке, было установлено, что основные скопления судака встречаются на глубинах более 3 м и в местах с пересеченным подводным рельефом и сильным течением. Такое распределение рыб подтверждено гидроакустическими съемками, выполненными экспедиционной группой ученых ИПЭЭ РАН имени А.Н.Северцова и кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова (Борисенко и др., 2014). Также подтверждено, что на участке р. Ахтуба длиной около 16 км и на р. Волга длиной 12 км более 90% особей судака придерживаются глубоких участков русла (более 4 м) с сильным течением (до 0.8 м/с), в районе резких свалов глубин, по кромкам русловых ям и в коряжниках – (рис. 5, (Борисенко и др., 2014)). Пробные постановки сетей с шагом ячеи от 30x30 до 50x50 мм показали крайне низкую эффективность целевой ловли судака по целому ряду причин: сложных гидрологических условий, обилия карповых рыб, забивающихся в сети, множества коряг и большого количества плавсредств, затрудняющих постановку и проверку сетей.

Поэтому удебные снасти были выбраны как основной метод добывания судака для проведения дальнейшего анализа рыб. Как выяснилось, удебные снасти обладают низкой селективностью – на одни и те же приманки в одних и тех же местах попадают судаки длиной тела от 180 до 1000 мм (рис. 6). Кроме того, на такую снасть зачастую попадает и малоактивная, не голодная рыба, рефлекторно атакующая раздражитель. Преимуществом базирования экспедиционной группы на рыболовно-охотничьей базе «Успех» была возможность привлечения для сбора материала рыболовов-любителей, что резко повышало результативность сбора полевого материала, когда в сжатые сроки удавалось собирать репрезентативные выборки.

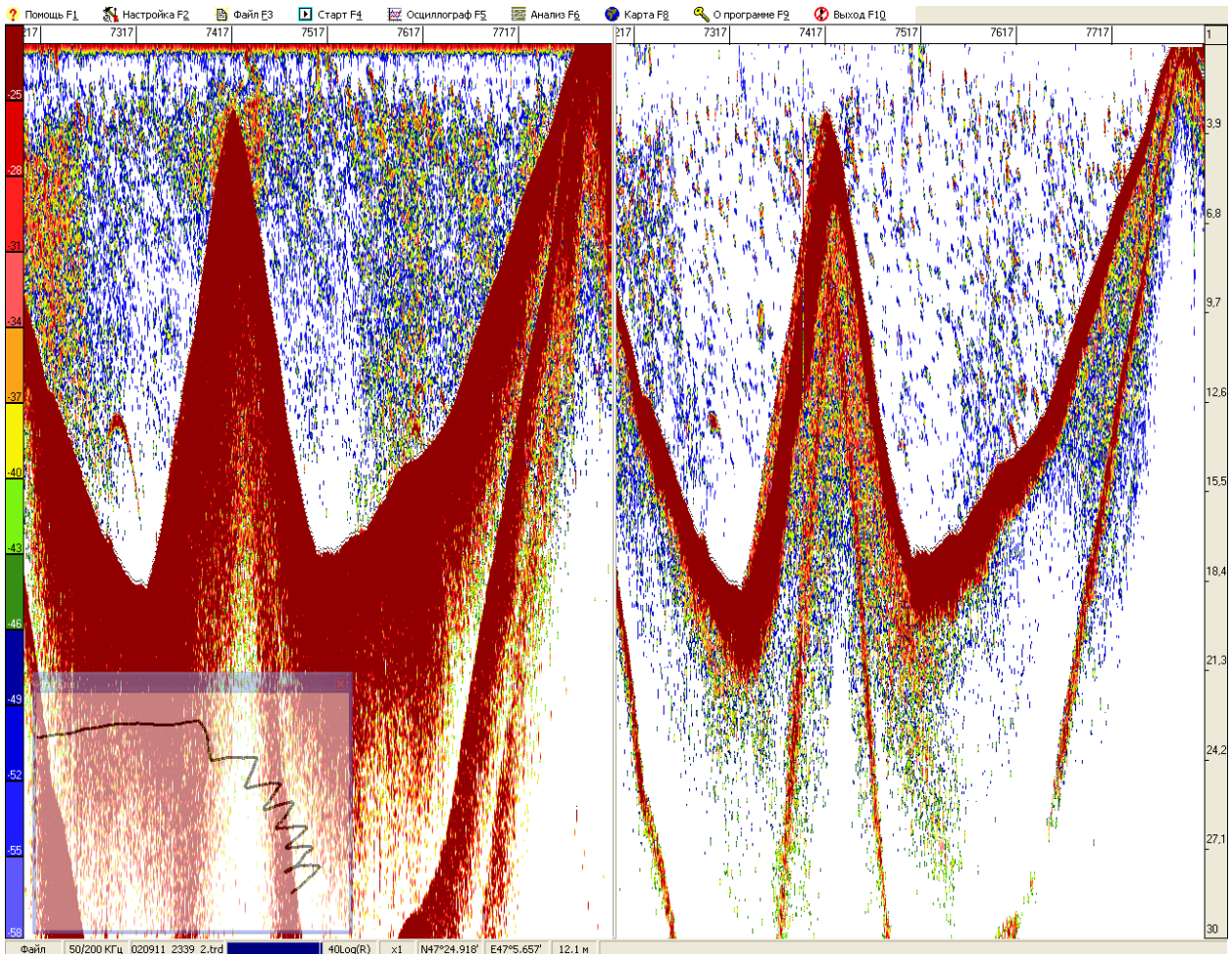


Рисунок 5. Эхограмма Большой Ахтубинской ямы – картина распределения рыб разного размера по глубине, сентябрь 2011 года, ночь. Шкала справа – глубина в метрах. Цветная шкала слева – сила цели: синий и серый цвета (сила сигнала -55...-58 дБ) – мелкие рыбы длиной 5-8 см; красный и бордовый цвета (сила цели -26...-24 дБ) – крупные особи длиной тела около 1 м. Экран слева – отраженные сигналы лучей с частотой 50 Гц, экран справа – отраженные сигналы лучей с частотой 200 Гц

Для сбора материала с привлечением рыболовов-любителей был разработан оригинальный Протокол, предусматривающий выполнение стандартной процедуры регистрации поимки каждой рыбы, включая время поимки, тип используемой приманки, картирование точки поимки с помощью приборов-навигаторов GPS/GPRS (вероятное круговое отклонение $\pm 3-4$ м), интегрированных в бортовые эхолоты-картплоттеры LowranceGen2 или Gen3, Hummingbird HDSI, RaymarineDragonfly HDS8 или их аналоги. Глубину поимки рыбы определяли по тем же эхолотам с точностью до 0.2 м. По возвращении с лова рыболовы-любители предоставляли нам «карточки улова» (табл. 1) с информацией о поимках рыб.



Рисунок 6. Выбранное орудие лова демонстрирует относительно невысокую селективность: в уловах встречались судаки длиной от 18 см

Таблица 1. Пример «карточки лова» от 28 июня 2013 г

Команда: Давыдов/Афлятонов			Начало ловли: 05:00				Окончание ловли: 08:30	
Дата	Время	Место	Локализация по показаниям GPS	Глубина поимки, м	Масса, кг	Тип воблера	Расцветка	Рыболов
28.06.2013	05:15	Черный Рынок	47.380281, 47.107972	5.5	1.7 кг	Bandit	Кислотный салатовый	А.Е.Давыдов
28.06.2013	05:25	Черный Рынок	47.387292, 47.102179	5.5	1.9 кг	Bandit	Желтые крылья	Р.Ф.Афлятонов
28.06.2013	05:55	Третья Водокачка	47.422665, 47.085235	6.2	1.2 кг	Bandit	Кислотный салатовый	А.Е.Давыдов

Таким образом, судаки для настоящего исследования были отловлены как собственными усилиями, так и трудом заинтересованных рыболовов-любителей. Всего в разные годы и сезоны было задействовано от 22 до 75 рыболовов, которые принимали активное участие в сборе полевого материала в строгом соответствии с протоколом и охотно предоставляли нам свои уловы для анализа (Рис. 7).



Рисунок 7. Проведение биологического анализа судаков одного из предоставленных нам рыболовами уловов

Суммарное время лова в 2011-2015 гг. составило более 59 тыс. часов. В ледовый период помощь в работах по сбору материала оказывали 5-10 рыболовов-любителей, суммарное время лова составило 19 тыс. часов. Оценка распределения судака проведена по локализации поимок более 76 тыс. рыб в безледный и 8.5 тыс. рыб в ледовый период. Для уточнения картины распределения судака анализировали также уловы браконьерских плавных и ставных сетей, конфискованных оперативными группами рыбоинспекторов и любезно предоставленных нам для ознакомления. Таким образом, нами была разработана и применена специфическая методика сбора материала и сведений с привлечением рыболовов-профессионалов и их высокоточных технических средств, что позволило в разы расширить горизонты работ и поспособствовало получению по-настоящему уникальных данных о распределении и некоторых аспектах биологии судака в районе работ.

При отлове рыб применяли метод облова больших площадей («разноглубинный троллинг») и метод точечных обловов («джиг»), обловы проводили в светлое время суток, от рассвета до заката, включая сумеречный период. В качестве приманок для троллинга использовали воблеры с установленной глубиной погружения (рис. 8). Приманками для ловли на джиг были разнообразные силиконовые и поролоновые имитации мелкой рыбки (рис. 9).



Рисунок 8. Наиболее успешные типы и цветовые варианты приманок в июне-начале июля 2013 года. А – Rapala ShadRap, применялся для глубин 4,5-5,5 м; Б – Walleeye Bandit, для глубин 5,5-6,5 м; В – Mann's Stretch Minnow 20+, для глубин 7-7,5 м; Г – Halco Sorcerer 8+, для глубин 8-10 м

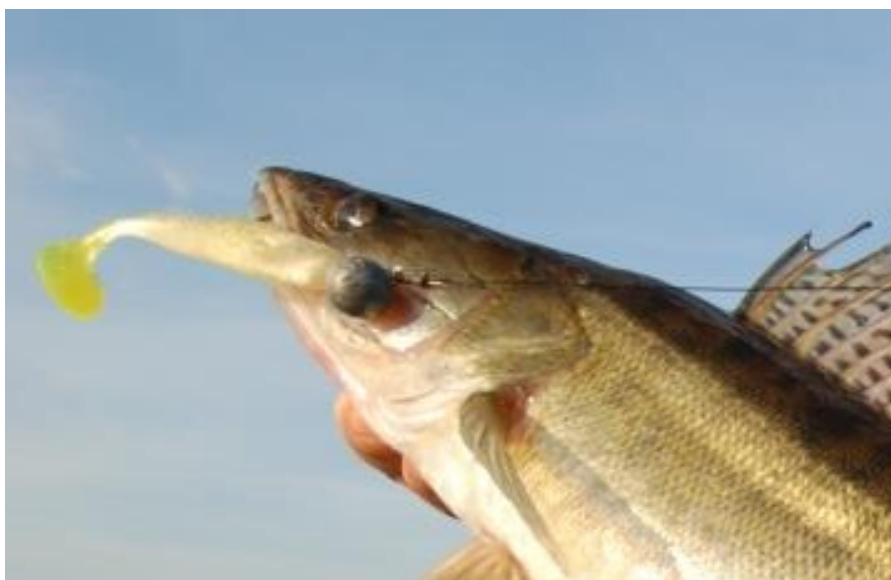


Рисунок 9. Спиннинговая приманка для ловли на джиг – силиконовая рыбка Berkley Соруто 7” WY, смонтированная на «глухой» головке, укомплектованной одинарным крючком

В общей сложности за весь период исследований на разные виды анализа собрано более 1000 экземпляров судака (табл. 2). Кроме того, для установления картины распределения рыб на участках реки, были использованные данные по поимкам судаков рыболовов-любителей, суммарно по более 45 тыс. случаям поимок (табл. 2).

Таблица 2. Объем выборок, использованных для разного вида анализа в разные годы

Год	2011	2012	2013	2014	2015	Всего
Всего отловлено, экз.	85	74	546	436	57	1198
Морфометрия, экз.	0	50	278	46	7	381
Поймано рыболовами-любителями для анализа распределения	-	-	>25 000	≈12 000	≈8 000	>45 000
Обработано отолитов на элементный состав	-	2	63	30	-	95

Большая часть материала собрана в русле Ахтубы. В связи с этим, основные результаты настоящего исследования относятся именно к этому участку водной системы. Материал, собранный из русла Волги, использован, в значительной степени как сравнительный.

Распределение рыб на участке определяли по протоколу поимок, учитывающих GPS-позицию и глубину. Данные координат точки поимки наносились на спутниковое изображение с режимом географической привязки к долготе и широте (система GoogleEarth или ICONOS, обработка в программе ArcGISView 4.2). На основании нанесенного вручную массива точек с помощью программы ScanExImageProcessor ® (Thematic Image processing: www.scanex.com) проводилась классификация растровых изображений и выстраивались полигоны плотностей рыб на выбранном участке. В итоге получались растровые изображения участка реки с нанесенными слоями плотностей рыб.

Часть отловленных судаков сразу подвергали биологическому анализу по стандартной схеме (Правдин, 1966). Были взяты также пробы тканей рыб для проведения генетических исследований. Другая их часть была перевезена в лабораторию для проведения морфометрического анализа, взятия проб печени для анализа на тяжелые металлы и фрагментов мышц для анализа методом стабильных изотопов. В данном исследовании эти виды анализа по ряду объективных причин не были выполнены. При проведении морфометрического анализа было использовано 38 пластических и 9 меристических признаков. Некоторые исследования говорят о том, что в случае применения компьютеризированных методов морфометрического анализа по фотографиям имеет место большая погрешность, ставящая под сомнение целесообразность таких методов (Petrůl и др., 2013). Другие авторы утверждают обратное: современные методы так называемой «геометрической морфометрии» предпочтительны (Mojekwu, Anumudu, 2015). Мы же в своей работе использовали опробованные в многолетней практике классические методы: значения признаков определяли с помощью линеек и циркулей-измерителей с точностью 0.5 мм. Схема промеров большинства пластических признаков приведена в рис. 10 – 11, а обозначения признаков – в табл. 3.

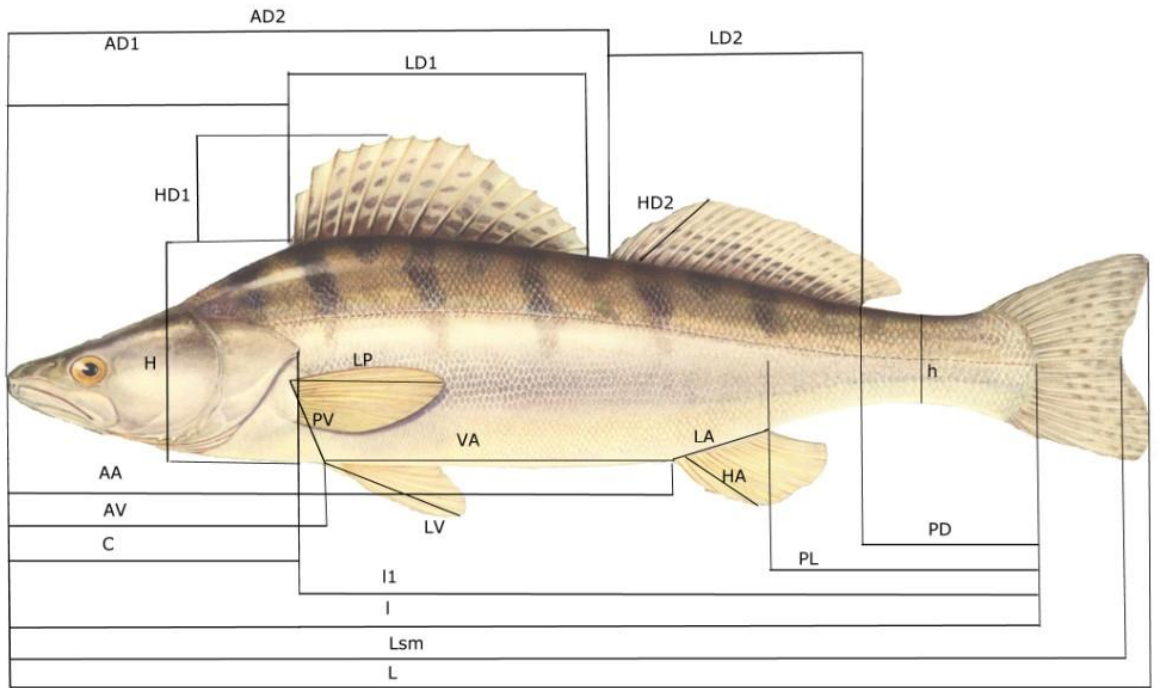


Рисунок 10. Схема промеров пластических признаков тела судака (обозначения см. табл. 3)

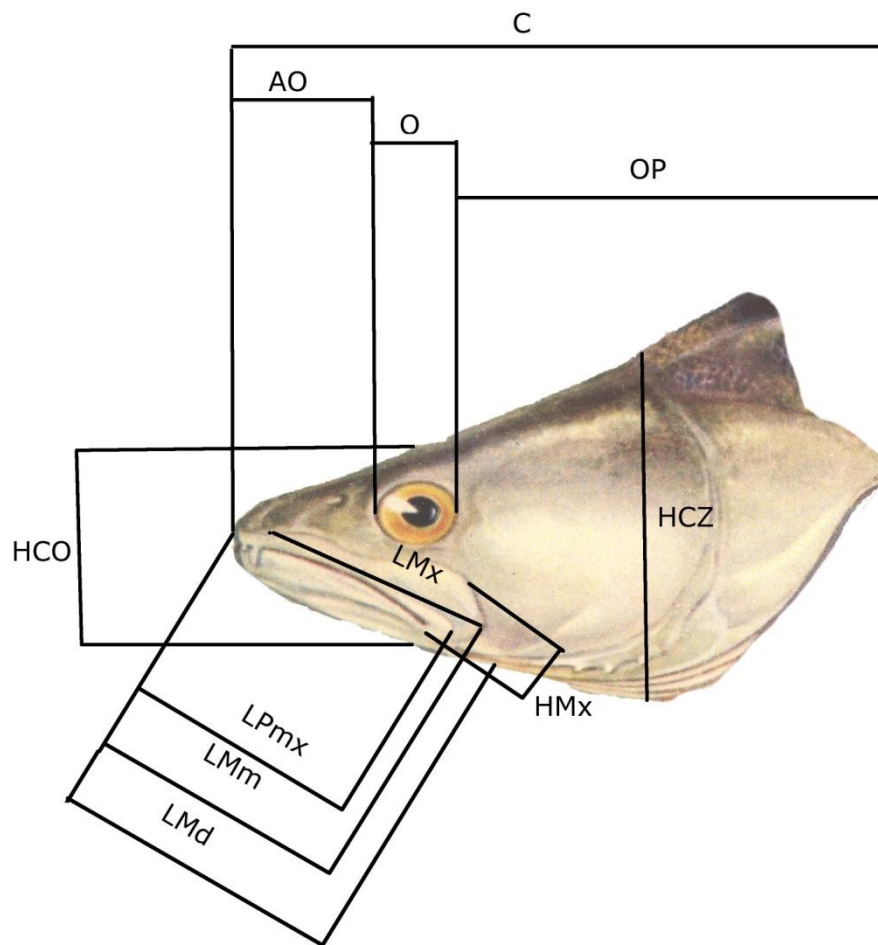


Рисунок 11. Схема промеров пластических признаков головы судака (обозначения см. табл. 3)

Таблица 3. Обозначения пластических и меристических признаков судака

Признак	Условное обозначение признака (см. рис. 10 – 11)
<i>Пластические признаки</i>	
Полная длина тела	L
Длина тела по Смиту	Lsm
Длина тела до конца чешуйного покрова	l
Длина тушки	ll
Обхват тела по наибольшей высоте на уровне 3-4 луча первого спинного плавника*	G
Длина головы	C
Предглазничное расстояние	AO
Горизонтальный диаметр глаза	O
Заглазничное расстояние	OP
Межглазничное расстояние*	IO
Высота головы на уровне предкрышки	HCZ
Высота головы на уровне глаза	HCO
Длина верхней челюсти	LMm
Длина предчелюстной кости	LPmx
Длина верхнечелюстной кости	LMx
Высота верхнечелюстной кости	HМx
Длина нижней челюсти	LMd
Наибольшая высота тела	H
Наименьшая высота тела	h
Длина хвостового стебля	PL
Длина основания первого спинного плавника	LD1
Высота первого спинного плавника	HD1
Длина основания второго спинного плавника	LD2
Высота второго спинного плавника	HD2
Длина основания анального плавника	LA
Высота анального плавника	HA
Длина левого грудного плавника	LP
Длина левого брюшного плавника	LV
Антедорсальное расстояние	AD1
Расстояние от кончика рыла до начала основания второго спинного плавника	AD2
Постдорсальное расстояние	PD
Антевентральное расстояние	AV
Антеанальное расстояние	AA

Таблица 3 (продолжение)

Расстояние от основания грудного до основания брюшного плавника	PV
Вентроанальное расстояние	VA
<i>Меристические признаки</i>	
Число прободенных чешуй боковой линии	II
Число лучей в первом спинном плавнике	D1
Число лучей во втором спинном плавнике	D2
Число мягких лучей анального плавника	A
Число лучей грудного плавника	P
Число мягких лучей брюшного плавника	V
Число жаберных лучей на левой стороне тела	RB1
Число жаберных лучей на правой стороне тела	RB2
Число позвонков	Vert

Примечание: звездочками обозначены пластические признаки, не отмеченные на схемах

Возраст всех особей определялся по чешуе. Использовали не менее 15 чешуй, взятых под первым спинным плавником ниже боковой линии из 2-5 рядов. Выбирали чешую с неразрушенным центром, отбирали не менее трех от одной особи. С помощью гидравлического пресса Carver-15A при давлении 200 Па и температуре 85⁰С получали отпечатки чешуи на акрилацетатных пластинках. При помощи системы цифровой обработки изображения (микроскоп LeicaDMLS с набором объективов кратностью от X2,5 до X10, цифровая камера CanonX500-D или MinoltaDimageScan 5400) с отпечатков получали электронное изображение чешуи в виде файла в формате TIFF, по которому оценивали возраст особи (рис. 12, 13).

Для построения графиков роста судаков мы использовали данные величины приростов на чешуе соответствующих рыб, измеренных по фотографиям и выраженные в пикселях. Обратное расчисление длины l для каждого возраста произведено по формуле (Lea, 1910):

$$L_n = V_n / V * L,$$

Где L – измеренная длина рыбы, V – длина чешуи от центра до края, L_n – вычисленная длина рыбы в возрасте n , лет; V_n – расстояние от годового кольца до центра чешуи в возрасте n , лет.

Также определяли пол каждой особи, стадию зрелости гонад, содержимое желудка и некоторые особенности, такие как обилие паразитов в полости тела или отложения жира (Правдин, 1966).

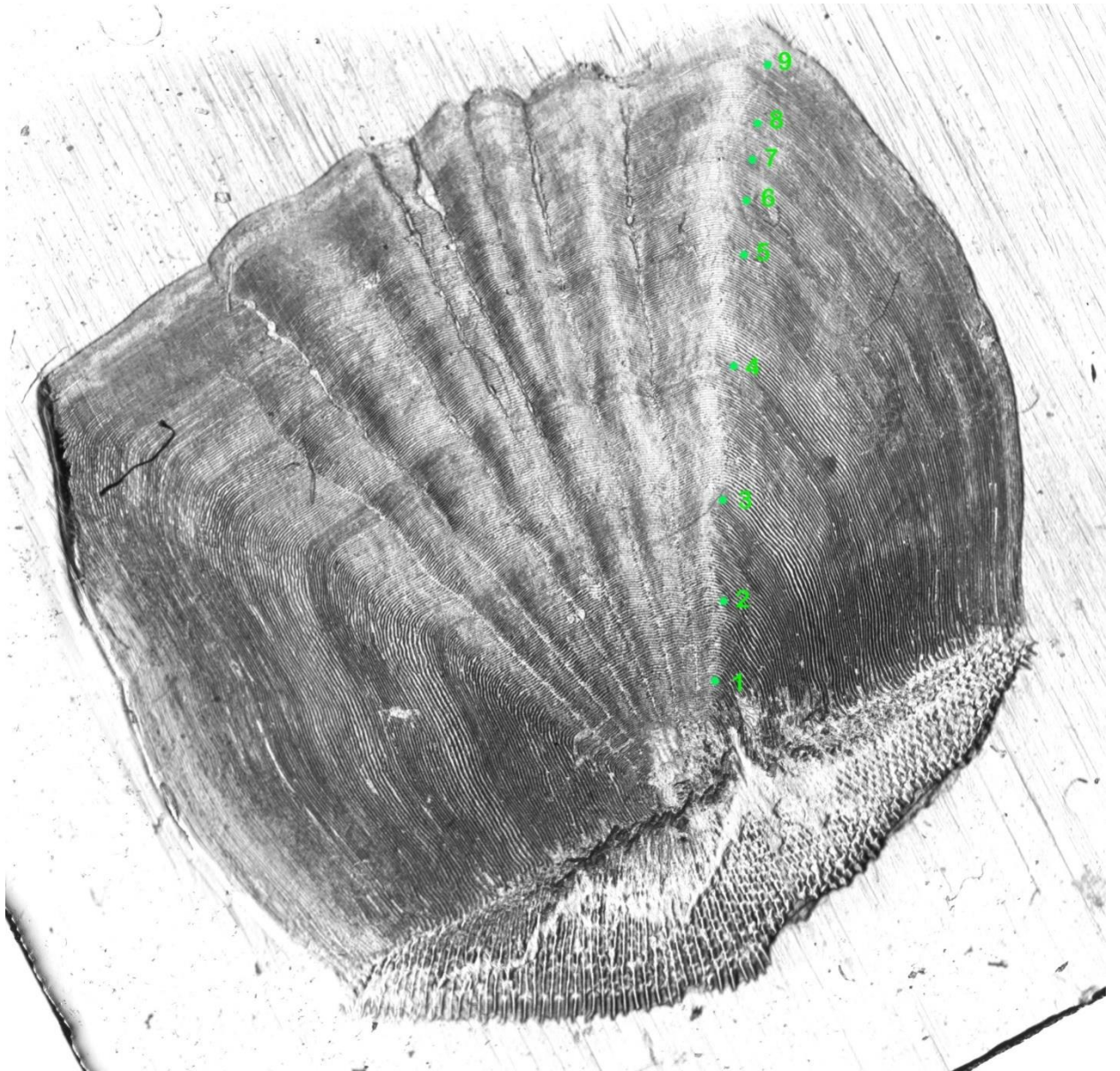


Рисунок 12. Фотография чешуи судака № SL11/031VL[АН] длиной тела 722 мм, массой тела 3960 г, выловлен 15.11.2011 года, команда «Ярославцы». Возраст 9+ лет. Зелеными точками обозначены границы годовых зон, цифрами – соответствующий год жизни

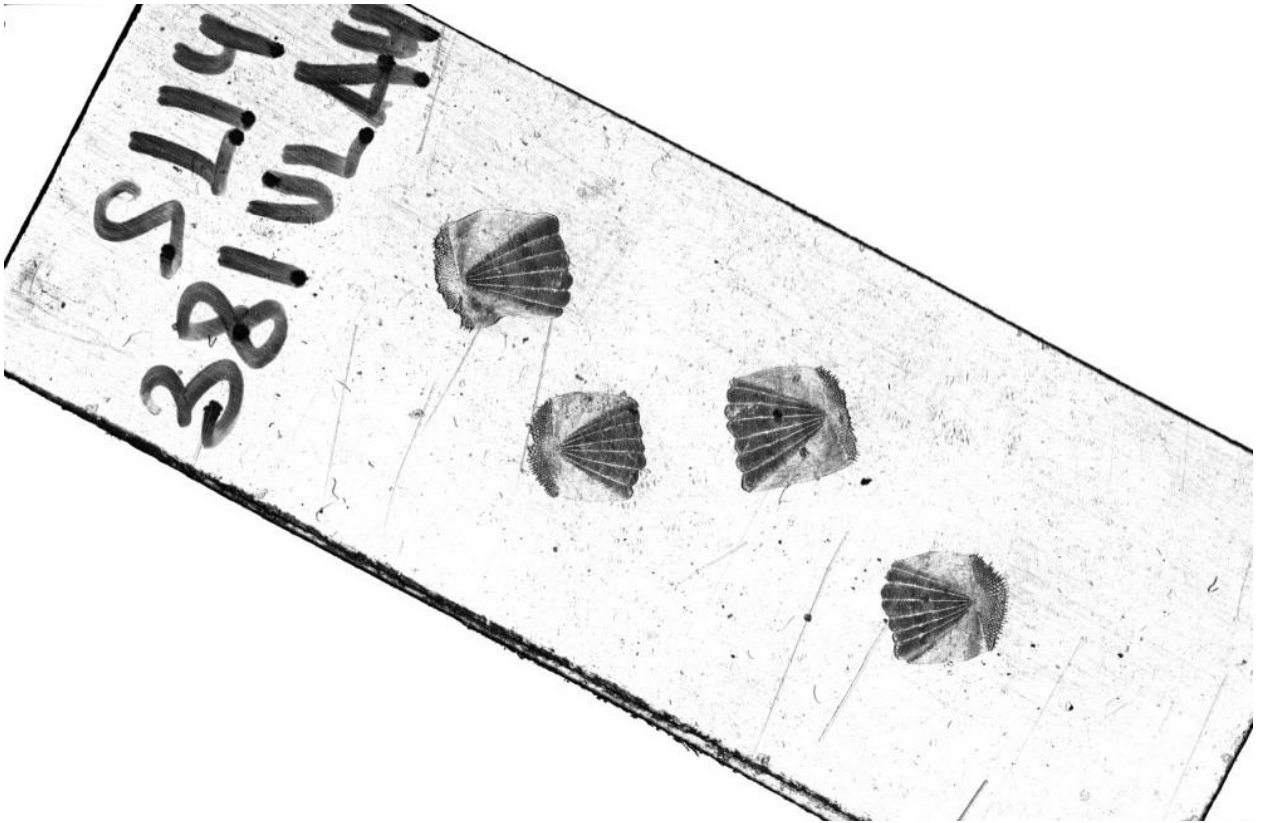


Рисунок 13. Пример фотографии полимерной пластинки с отпечатками четырех чешуй, взятых у одной и той же особи судака

По ходу проведения промеров и взятия проб, полученные данные были занесены в сводные таблицы базы с целью дальнейшего их анализа стандартными статистическими методами с использованием программ Microsoft Office Excel, Statistica 10.

Отолиты рыб являются одними из регистрирующих структур, позволяющих в той или иной мере восстановить особенности роста и биологии конкретной особи (Мина, Клевезаль, 1970; Дгебуадзе, Чернова, 2009). Отолит растет за счет того, что отолин (низкомолекулярный протеин в составе отолитов) и гликопротеины захватывают и связывают двухвалентные ионы из эндолимфы отолитовой камеры. Чаще всего ими служат ионы кальция, но при относительно большом количестве других элементов в воде (например, стронция) белковый матрикс отолита связывает и их. Причем химический состав отолита в последствии остается неизменным вне зависимости от условий среды (Касумян, 2004). Основываясь на эти особенности формирования отолитов, разработана методика определения жизненной истории рыб по соотношению стронция и кальция в составе отолитов. Известно, что в пресной воде доля ионов кальция очень велика, тогда как стронция в ней относительно мало, поэтому в состав отолитов включается преимущественно кальций. В соленой морской воде, напротив, количество стронция гораздо выше, и его доля в отолитах рыб также относительно велика. Поэтому, оценив соотношение

стронция и кальция в разных точках отолита, соответствующих разным периодам жизни рыбы, можно восстановить особенности ее миграционной активности (Kalish, 1990; Зиммерман и др., 2003; Chang и др., 2004; Daverat и др., 2005; Hicks и др., 2005; Arai и др., 2005). Так, если на участке трансекты отображены низкие значения соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} (для разных видов рыб этот уровень варьирует от 0.5 до $6.0 \cdot 10^{-3}$), то принято считать, что этот период жизни особь провела в пресной воде. Когда на трансекте отображается существенное возрастание значений соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} , то это свидетельствует о переходе особи из пресной воды в морскую. Для разных групп рыб индикатором этого перехода является 3-4-х кратное возрастание соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} (Casselmann, 1982; Radtke и др., 1988; Kalish, 1989; Kalish, 1990; Secor и др., 1993; Secor и др., 1995; Radtke и др., 1996; Secor, Piccoli, 1996; Radtke и др., 1997). Для рыб, выходящих из пресной воды в солоноватоводные эстуарии, возрастание соотношения Sr^{2+}/Ca^{2+} на трансектах не столь резкое – в 1.4-2 раза (Secor и др., 1993; Kafemann и др., 2000; Secor, Rooker, 2000). В связи с тем, что нагул судака в Каспийском море происходит при относительно низкой солености (6-8‰ – Белоголова, 2001; Белоголова, 2010), то индикатором перехода из пресной воды в море и обратно, мы приняли 1.5-2-х кратное изменение значений ионов Sr/Ca по трансекте. Таким образом, отолит является очень точной и информативной регистрирующей структурой, на строении и химическом составе которой отражается множество особенностей онтогенеза особи (Lombarte, Leonart, 1993; Radtke и др., 1996). То есть, резюмируя литературные данные, можно заключить, что по отолиту рыбы можно определить, выходила ли она в море, сколько раз это происходило, в каком возрасте, а также как долго длился морской период жизни.

У 609 экземпляров судака были взяты отолиты (сагитты – самые крупные). Из них отобрали 200 пар от преимущественно половозрелых судаков, отловленных в 2014 г из р. Ахтуба на небольшом русловом участке (порядка 2,3 км) с глубинами 4-8 м. Из 200 пар отолитов было изготовлено 95 препаратов (соответствующих 95 особям судака), которые и стали основой анализа.

Отолиты судаков для проведения элементного анализа были обработаны по оригинальной модифицированной методике (Павлов и др., 2013): каждый отолит крепился с помощью плавкого полимера «Crystal Bond 509» (Aremco Products, Inc) на пластиковую чашку Петри, после чего была проведена шлифовка абразивными материалами с последовательным переходом размера зерна Р 400 – Р 12000 единиц шкалы ANSI-74. После шлифовки отолита с обеих сторон получали тонкую пластинку (шлиф не более 50 мкм) с центральной зоной (примордиум) отолита.

Готовый препарат промывали дистиллированной водой, чтобы исключить попадание загрязнителей, и подвергали рентгенфлуоресцентному анализу на приборе.

Для проведения количественного анализа микроэлементов использовали метод рентгенофлуоресцентного микроанализа (РФА) отоликов рыб (Павлов и др., 2013) с помощью энергодисперсионного спектрометра Tornado M4 (Bruker AXS, Германия). РФА – метод элементного анализа, основанный на взаимодействии вещества образца с высокоэнергетическим рентгеновским излучением, которое приводит к испусканию вторичного рентгеновского излучения (рентгеновская флуоресценция). Вторичное излучение является характеристическим, так как атомы каждого химического элемента излучают фотоны со строго определенной энергией, которую прибор и фиксирует (Armstrong, Morrow, 1980). Измерения проводили без вакуума, при максимальной мощности трубки (50 кВ, 600 мкА), диаметр рентгеновского луча составлял 20 мкм. На экранном изображении отолика вручную намечали трансекту из точек, в которой проводили измерение содержания Ca^{2+} и Sr^{2+} , от примордиума к краю отолика, в направлении нарастания колец. В результате для каждого отолика выстраивали трансекту, в которой через равные промежутки в точках с интервалом 20 мкм определяли весовую долю ионов стронция и кальция и вычисляли их соотношение (далее по тексту – «соотношение $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ »). На фотографии отолика расстояния от точек трансекты и от границ опаковых и гиалиновых колец до примордиума рассчитывали в программе «Image J», версия 1.4.3.67 (Broken Symmetry Software), по полученным расстояниям в Statistica 8.0 строили графические профили соотношения Sr/Ca от зоны примордиумов к краю отолика.

Места нереста судака определяли методом визуального обследования акваторий 8 пойменных водоемов общей площадью около 96 га придаточной системы и прибрежного мелководья основного русла р. Ахтуба. Для уточнения локализации мест нереста судака в условиях мутной воды в период с 25 апреля по 10 мая 2013-2015 гг. в режиме 1 раз в 2 дня применяли рыбопоисковые эхолоты LowranceHDS-12 Gen3/StructureScan или Hummingbird 989схiHDSI/SideImaging с датчиками бокового обзора с охватом пространства до 36 м в каждую сторону при ширине луча 55°. Это позволило в экспресс-режиме обследовать 75 га участков прибрежного мелководья в русле Ахтубы на глубине от 0 до 4 м. В качестве контрольного нерестового водоема выбрано пойменное оз. Буховское – рис. 1, А (длина 3.1 км, средняя ширина 48 м, площадь водного зеркала около 15.5 га), расположенное в междуречье Ахтубы и Волги, которое является типичным в обследованном районе, особенности размножения судака в нем в полной мере соответствуют таковым в других подобных водоемах.

Полученные данные обработаны методами стандартного унивариантного анализа (Лакин, 1990). Помимо этого, применяли методы многомерной статистики – метод главных компонент и кластерный анализ. При группировке методом главных компонент вычисляли вариационно-ковариационную матрицу, длину собственного вектора приравнивали к корню квадратному

собственного значения. Для кластеризации выборок по средним использован метод невзвешенного попарно-группового анализа (UPGMA). Для расчетов и построения графиков и диаграмм использовали программу Statistica 7.0.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ФЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СУДАКА ИЗ РУСЛОВЫХ УЧАСТКОВ ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ (РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ)

4.1. Распределение судака в реке Ахтуба в безледный период

Период открытой воды в р. Ахтуба длится обычно с конца марта до конца декабря. В течение этого промежутка времени судак в районе работ обнаруживался практически повсеместно. С другой стороны, состояние его скоплений оказывалось в высокой степени изменчивым по плотности и расположению. Такая изменчивость проявлялась в рамках как относительно коротких промежутков времени (недели), так и относительно сезонов года. Наичаще особи судака в стае имели длину от 250 до 900 мм ($n=44673$ экз.). По всей видимости, это связано с питанием судака: рыбы этого диапазона размеров могут поедать условно сходные пищевые объекты. Скорость течения, по-видимому, не является определяющим фактором при выборе местообитания судака. Так, его скопления встречались и в зоне переката, где скорость течения достигала 1 м/с, и в средней части плесов, где эта скорость составляла порядка 0,3 – 0,4 м/с. Возможно, это связано с измерением скорости течения в приповерхностных слоях воды, в то время как в придонном слое, предпочитаемом судаком, картина течений может быть несколько иной.

Большая часть рыб была зарегистрирована на глубине не менее 3,5 м (речь идет как о пойманных, так и об обнаруженных с помощью эхолотов рыбах). В более мелких местах судаки встречались единично. Иногда некрупные судаки в сумеречное вечернее время во время охоты выходили практически к самому берегу в погоне за мелкой добычей, после чего моментально скрывались в глубине. Не исключено, что подобное явление на самом деле носит более массовый характер, но, ввиду трудностей проведения таких наблюдений, остается неизученным. Сеголетки судака за все время работ были обнаружены единично, только в летний период в прибрежной зоне на глубине около 1 м. Максимальная глубина, на которой были зарегистрированы особи судака, составила порядка 18 м, рыба была обнаружена на свале большой русловой ямы. В более глубоких местах судака отмечено не было.

В течение апреля, а также периода с июня по октябрь большая часть судака придерживалась глубин от 4 до 6 м (82 – 87% в разные годы) (рис. 14). Практически вся оставшаяся доля судака приурочена к глубинам 7 – 10 м (менее 15%, на основании поимок 51488 экз.).



Рисунок 14. Выбор судаком участков плеса с глубиной порядка 4 – 7 м косвенно подтверждается популярностью подобных мест у рыболовов-спортсменов

С приходом холодов в ноябре, когда температура воды становится ниже отметки в 3°C, судак перемещался на большие глубины. Так, в декабре около 95% всех зарегистрированных рыб находились на глубине от 6 до 10 м (на основании поимок 6674 экз.). Скопления судака перед началом сезона ледостава достигали максимальной плотности на глубине 7 – 9 м (порядка 90% рыб на основании поимок 4481 экз.). Такие закономерности вертикального распределения судака были отмечены во все годы наблюдений.

В ходе исследования распределения судака в р. Ахтуба было обнаружено, что скопления рыб этого вида чаще всего приурочены к трем основным биотопам.

Первый из них – «перекрестная слоистость русла» (термин по (Рычагов, 2006) и (Чалов, 2008)). Речь идет о последовательных песчано-глинистых грядах, ориентированных поперечно по отношению к стержню реки. Такие гряды могут достигать 2,5 м в высоту, но в районе работ имеют меньшие размеры – высотой в среднем около 1 м (рис. 15; 16, а). Судак формировал скопления в подвалье (нижней по течению части) таких гряд, где образуется вихревое течение – валец (термин по (Чалов, 2008)) – рис. 16, а. Эти скопления характеризовались порой высокой плотностью - до 50 экз./100 м², по данным поимок 11454 экз. Из всех особей, зарегистрированных

на этом участке, порядка 80% держались именно в подвалье гряд, тогда как перед ними были обнаружены лишь единичные рыбы.

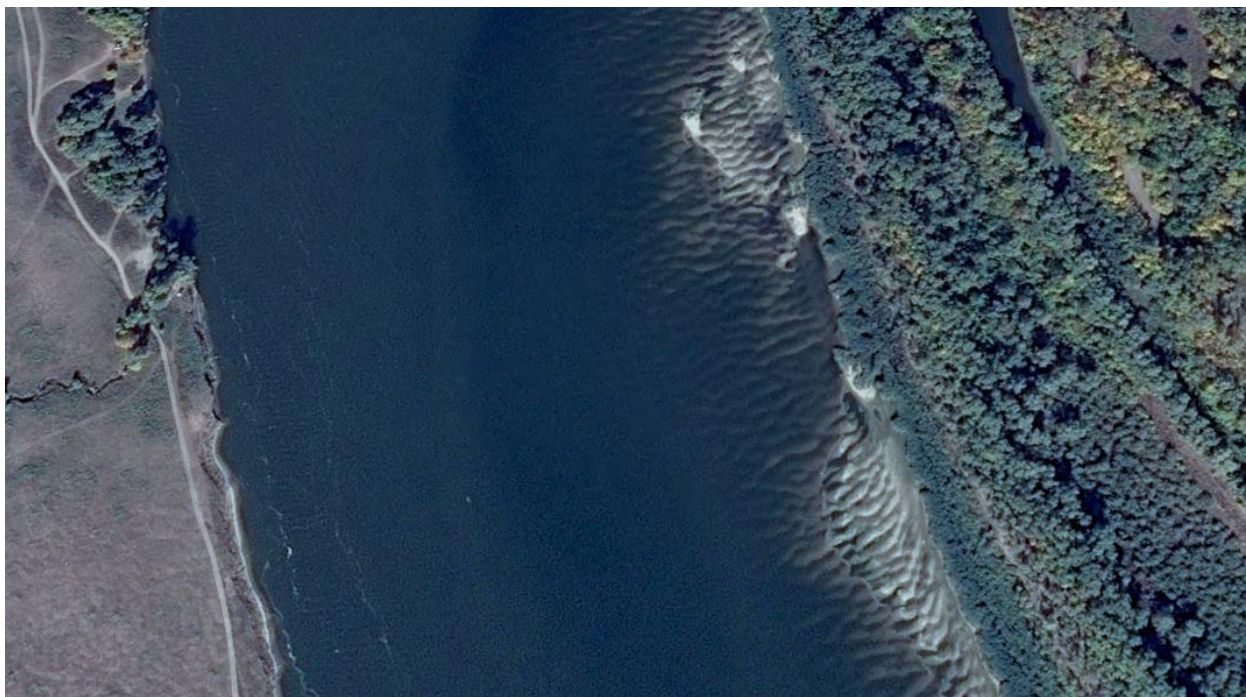


Рисунок 15. Спутниковое изображение участка р. Ахтубы (так называемый «Черный рынок») со стороны мелкого берега хорошо заметна поперечная слоистость дна

Второй – длинные продольные «бровки» – резкие свалы глубин от 4 до 6 м на плесах. Плотность скоплений судака в таких местах также достаточно велика и достигала величины 40 экз./100 м². Подобные структуры бывают и со стороны пологого, и со стороны крутого берегов (рис. 16, б).

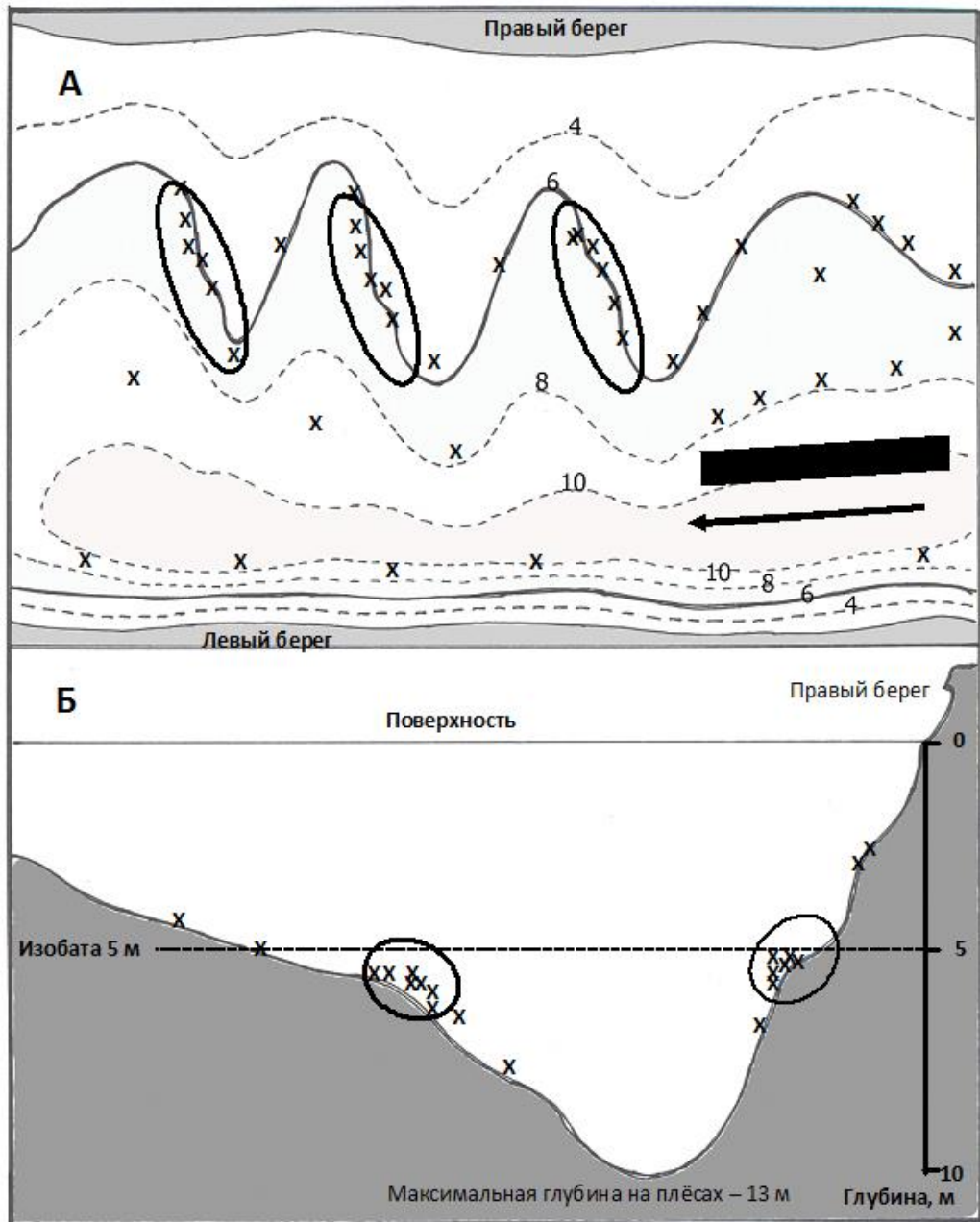


Рисунок 16. Схема распределения судака по биотопам в безледный период. А – горизонтальное распределение скоплений (знак «X») в соответствии с подводным рельефом и глубиной (обозначена цифрой, линии – изобаты); Б – вертикальное распределение скоплений в поперечном разрезе реки. Овалами обведены места наибольшего скопления судака на обследованном участке (примерная расчетная плотность – более 30 экз./100 м²)

Третий – так называемый «коряжник». Такие участки образуются в результате накопления разнообразного древесного материала, который в большом количестве попадает в реку в период высокой воды (рис. 17).



Рисунок 17. Коряжники и завалы деревьев подобного рода являются типичным местом обитания судака

Скопления судака формировались на глубинах от 3,5 м и более (чаще всего 8 – 14 м). На обследованном участке Ахтубы площадь коряжника незначительна и составляет около 0,5% общей площади плеса. Тем не менее, в Волге такие зоны встречаются очень часто и занимают значительные площади (рис. 18).



Рисунок 18. Подмывание течением крутых берегов Волги способствует образованию завалов из деревьев. Такие коряжники очень часто встречаются у берегов Волги

Во все годы наблюдений судак держался только на плесах с твердым дном (глина, песчано-глинистые образования, колонии дрейссены), избегая участков с заиленным дном, а также затонов и участков реки с течением менее 0.1 м/с. Зависимость размерного состава рыб от глубины нами не установлена.

Горизонтальное распределение судака на обследованном участке очень изменчиво (рис. 19). Хотя здесь повсюду наблюдается причудливое сочетание глубин, поперечных подводных гряд и ям, локализация скоплений судака от сезона к сезону разная (рис. 19). Весной скопления судака более или менее стабильны от ледохода до начала весеннего паводка (с конца марта по 22-25 апреля), в конце июня - начале июля – в течение 4-5 недель и осенью – с начала октября до конца ноября. Существенные изменения расположения скоплений происходили в конце ноября - начале декабря, при охлаждении воды ниже 4⁰С, когда судак уходит на глубину. Объяснить причины столь значительных изменений в предпочитаемых судаком местах на плесах затруднительно. Предположительно, скопления судака формируются в зависимости от расположения стай массовых видов карповых рыб (густеры – *Blicca bjoerkna*, синца *Ballerus ballerus* и леща *Abramis brama*) – потенциальных кормовых объектов судака. В то же время, по

данным гидроакустической съемки, наиболее плотные скопления судака не были строго приурочены к скоплениям карповых рыб (наши данные и (Борисенко и др., 2014)).

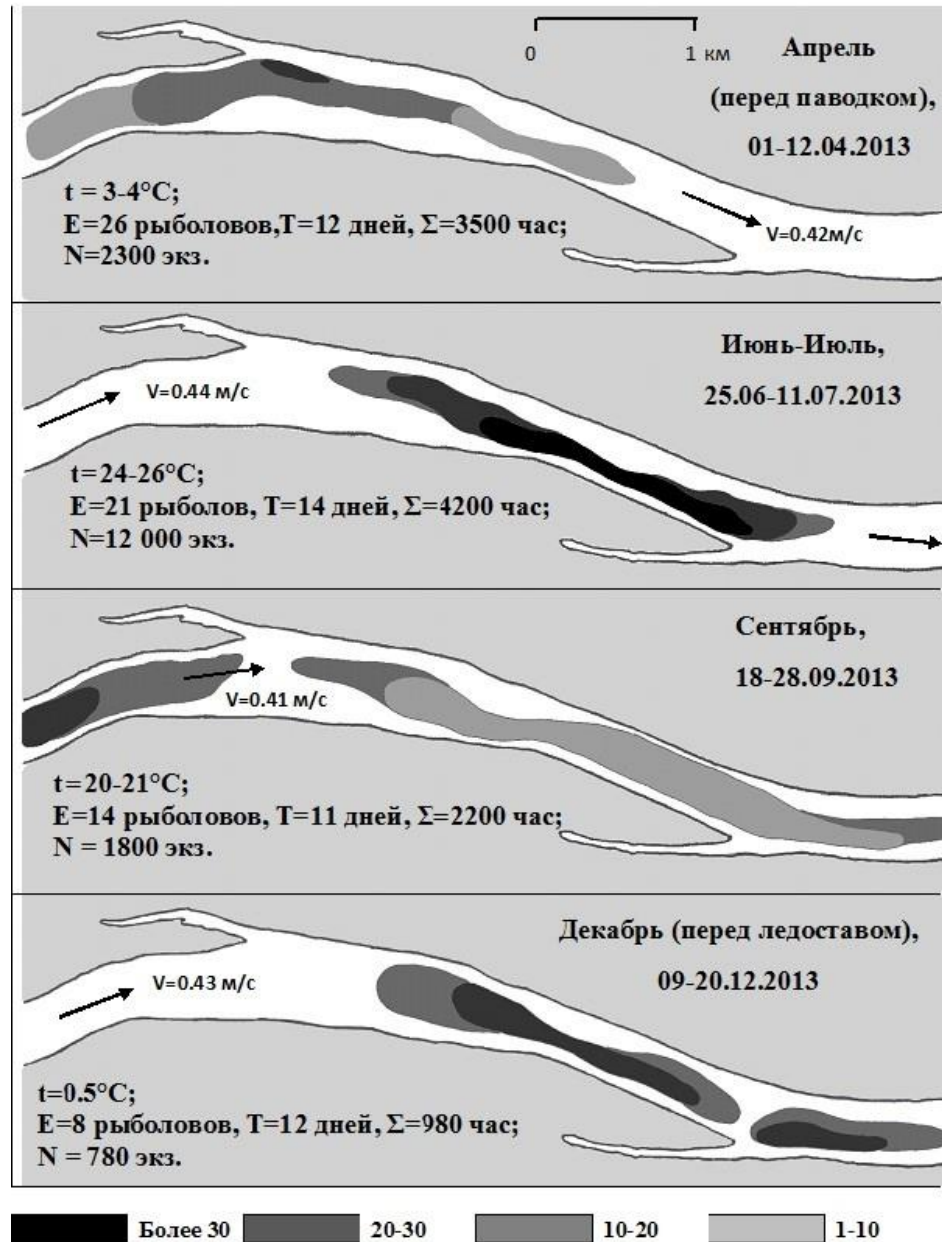


Рисунок 19. Схема распределения скоплений судака на плесе реки Ахтуба в безледный период 2013 года по данным уловов рыболовов. Стрелками указано направление течения. E – рыболовное усилие, приведено число рыболовов и суммарное время лова. Цифрами указана плотность рыб, экз./100 м². На незаштрихованных участках русла плотность судака ничтожно мала и составляет менее 1 экз. / 1000 м². Уровень воды во все сезоны года примерно соответствует межени, скорость течения (V) указана по стрежню реки.

Температуру воды измеряли на глубине 0,8 м

4.2. Распределение судака в районе работ в период ледостава

В начале периода ледостава места стоянки судака в значительной мере зависели от текущего уровня воды в р. Ахтуба. Так или иначе, скопления судака часто были приурочены не к тем местам, в которых их наблюдали в безледный период. В те периоды времени, когда уровень воды в реке был относительно невелик (обычно это декабрь – начало января), судак придерживался приблизительно тех же мест, как и в начале декабря, то есть до ледостава. Далее, с середины января по март, уровень воды поднимался на 2-2.5 м (в некоторые годы до 3.5 м) по отношению к межени. При этом происходило затопление прибрежного ивняка вдоль пологих берегов р. Ахтуба. В такие участки с зарослями ив перемещалась молодь различных карповых рыб, а вслед за ней – и судак. Основными местами обитания судака вплоть до таяния льда становились затопленные ивняки с глубиной от 1 – 1,5 м и более, куда судак перемещался с глубинных участков плесов (по данным поимок 7745 экз.) – рис. 20, 21. Зафиксированы крупные особи судака (длина более 600 мм) в зоне ивняка, где слой воды составлял лишь 25 – 30 см. Таким образом, в зимнее время предпочитаемые судаком глубины и биотопы в реке менялись кардинальным образом по сравнению с безледным периодом (рис. 19 – 20).

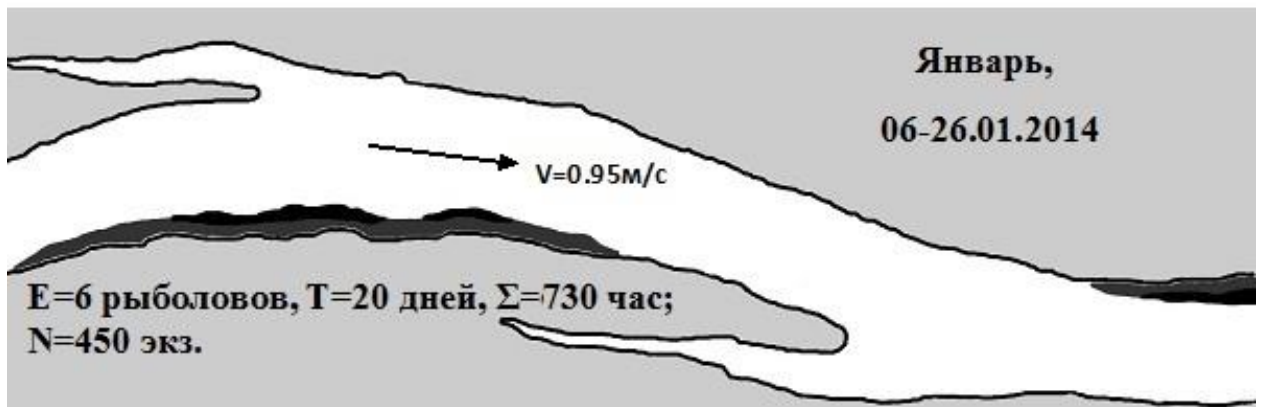


Рисунок 20. Схема распределения скоплений судака на контрольном плесе реки Ахтуба в январе-феврале 2014 года. Уровень воды +3.5 м по отношению к межени. Толщина льда 30 см по стрежню и 40 см у пологого берега. Обозначения как на рис. 19



Рисунок 21. Затопленные прибрежные заросли в период ледостава являются основным местообитанием судака

Если уровень воды в период закрытой воды оказывался низким и не позволял судаку выходить в зону прибрежного кустарника, основным биотопом для вида являлись коряжники (рис. 22), как и в теплое время года.



Рисунок 22. В периоды, сопровождающиеся низким уровнем воды, судак обитает преимущественно в зоне коряжников

Итак, согласно полученным нами данным, судак в районе работ ведет достаточно активный образ жизни, совершая горизонтальные миграции вслед за кормом, а также под действием других факторов, таких как изменения уровня воды.

4.3. Размерно-возрастной состав популяции

Возраст выловленных в р. Ахтуба судаков составил от 0+ до 15+ лет. В разные годы наблюдений соотношение разновозрастных особей в уловах различалось (рис. 23). Так, в выборках за 2011 и 2014 гг. наибольшая доля рыб принадлежала возрастному классу 4+, а за 2012 и 2013 гг. – 5+. Судаки, возраст которых составлял от 3+ до 6+ лет, являлись наиболее многочисленными в выборках за все годы (порядка 75% особей). Особи судака старше 10 лет в выборках встречались редко, а их число от года к году в значительной мере варьировало. Так, в 2011 – 2013 гг. такие рыбы отмечались наиболее часто, а максимальный зарегистрированный возраст составил 15+ лет. В 2014 г. особи старше 10 лет встречались лишь единично, максимальный возраст судака в наших уловах за этот год составил 11+ лет (рис. 23). Сеголетки и двухлетки судака за весь период сбора материала были отловлены в незначительном количестве, наичаще это были единичные экземпляры.

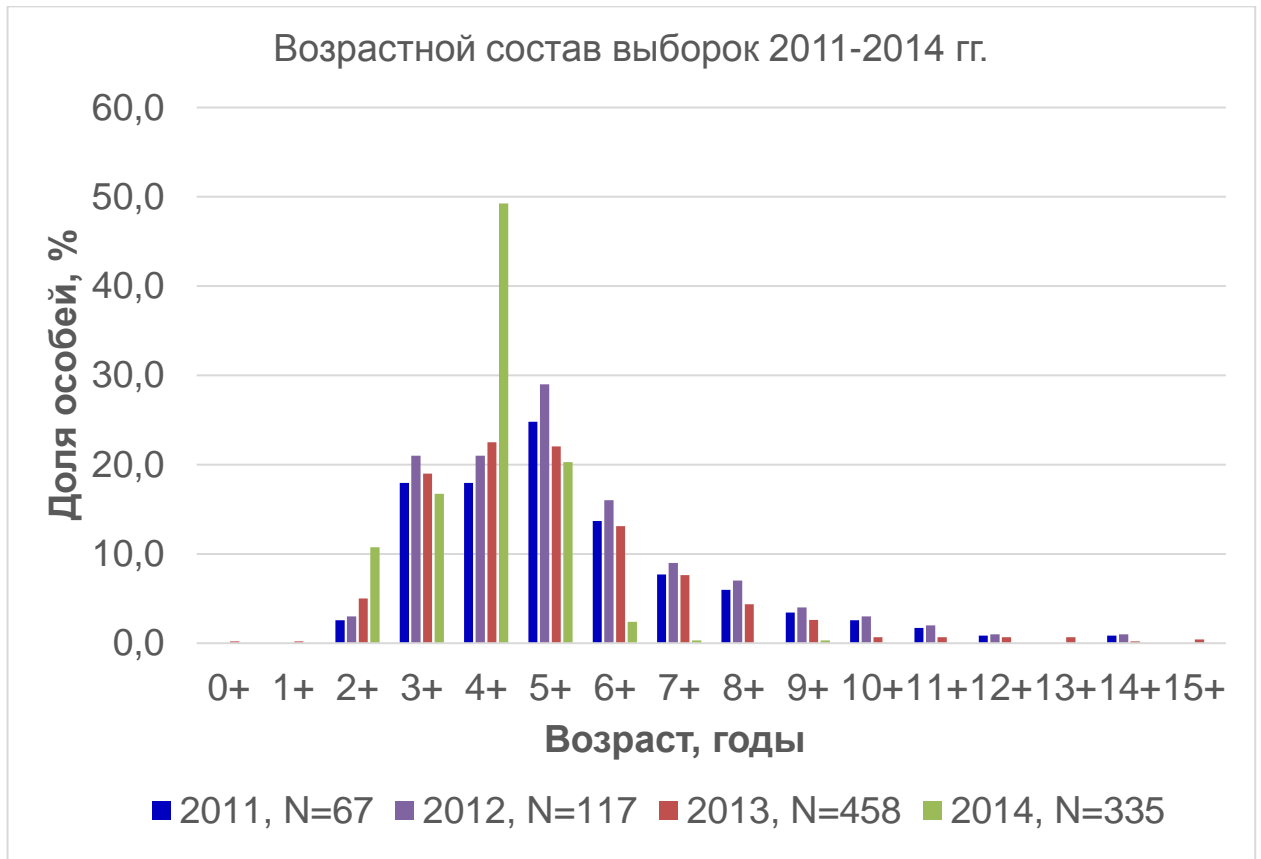


Рисунок 23. Возрастной состав судака из русловых участков р. Ахтуба в разные годы

Судак в районе работ достигает половой зрелости в возрасте от 2 до 5 лет. При этом половозрелые самцы в 2013 и 2014 гг. встречались среди особей возраста 2+ и больше, тогда как в 2011 – 2012 гг. – лишь среди четырех- и пятилеток. Массовое созревание самцов во все годы наступает в трехлетнем возрасте. Самки обычно созревают на год позже, чем самцы (табл. 4). Для них также отмечено более раннее созревание в 2013 – 2014 гг.

Таблица 4. Доля (%) половозрелого судака в уловах из русловых участков реки Ахтуба в разные годы. Перед чертой – самки, после черты – самцы

Год, объем выборки	Возраст, лет			
	2+	3+	4+	5+
2011, n=184	0.0 / 0.0	16.2 / 66.3	62.6 / 32.7	21.2 / 1.0
2012, n=205	0.0/0.0	15.6 / 65.2	61.8 / 33.2	22.6 / 1.6
2013, n=388	0.0 / 3.6	24.8 / 69.5	65.3 / 26.9	9.9 / 0.0
2014, n=392	0.0 / 7.2	31.3 / 72.9	62.8 / 19.9	5.9 / 0.0

Длина тела до конца чешуйного покрова (l) ахтубинских судаков варьировала от 91 до 1000 мм, а масса тела – от 7,3 до 10500 г. Следует отметить, что на обследуемом участке в уловах ежегодно встречается 1 – 2 особи судака массой более 10 кг. Показатели длины и массы тела судака из р. Ахтуба представлены в табл. 5. Коэффициенты вариации для длины и массы тела судака каждого из возрастных классов составили 12-22%, то есть эти параметры в значительной мере изменчивы. Наибольший разброс по длине и массе имеют судаки в течение первых четырех лет жизни. Кроме того, в разные годы средние значения этих признаков различны (табл. 5).

Таблица 5. Длина тела до конца чешуйного покрова и масса судака (оба пола) разных возрастных классов из уловов в реке Ахтуба

Возраст, лет	2013 год	2014 год
0+	91 (-) / 7.3 (-) [1]	-
1+	197 (133-238) / 103 (28-148) [3]	201 (175-226) / 152 (85-210) [5]
2+	286 (217-353) / 286 (109-520) [31]	272 (217-318) / 222 (114-361) [33]
3+	325 (268-391) / 412 (232-733) [95]	325 (251-390) / 405 (191-1028) [78]
4+	379 (327-475) / 668 (436-1960) [102]	420 (309-488) / 902 (332-1534) [181]
5+	434 (374-517) / 975 (540-2304) [122]	471 (378-538) / 1302 (563-1329) [104]
6+	495 (446-582) / 1510 (972-2280) [62]	511 (463-588) / 1652 (947-2921) [17]

Таблица 5 (продолжение)

7+	535 (468-625) / 1886 (1140-3260) [33]	661 (640-717) / 4590 (3980-5630) [4]
8+	610 (515-665) / 2920 (1691-4100) [19]	695 (650-741) / 5020 (3860-6160) [6]
9+	659 (615-705) / 3758 (2780-4820) [12]	680 (650-717) / 4290 (3800-4960) [4]
10+	694 (676-711) / 4173 (3780-4440) [4]	-
11+	709 (685-730) / 5021 (4380-5540) [4]	698 (-) / 4960 [1]
12+	768 (750-787) / 5890 (5600-6180) [4]	-
13+	786 (776-801) / 6663 (6140-7140) [3]	-
14+	821 (-) / 6920 (-) [1]	-
15+	834 (826-843) / 8370 (7540-9200) [2]	-

Примечание. В скобках – пределы варьирования, за скобками – среднее, в квадратных скобках – число экземпляров. До косой черты – длина тела (мм), после – масса тела (г)

4.4. Рост судака р. Ахтуба

С целью охарактеризовать рост судака в Ахтубе из общей выборки были отобраны особи возраста от 10+ до 15+: 6 и 12 экземпляров, пойманных в 2011 и 2013 годах, соответственно. Нами специально подбирались старшевозрастные экземпляры для того, чтобы получить первичное представление о росте и его разнообразии в р. Ахтуба. Полученные результаты обратного расчисления отражены на рис. 24, 25.

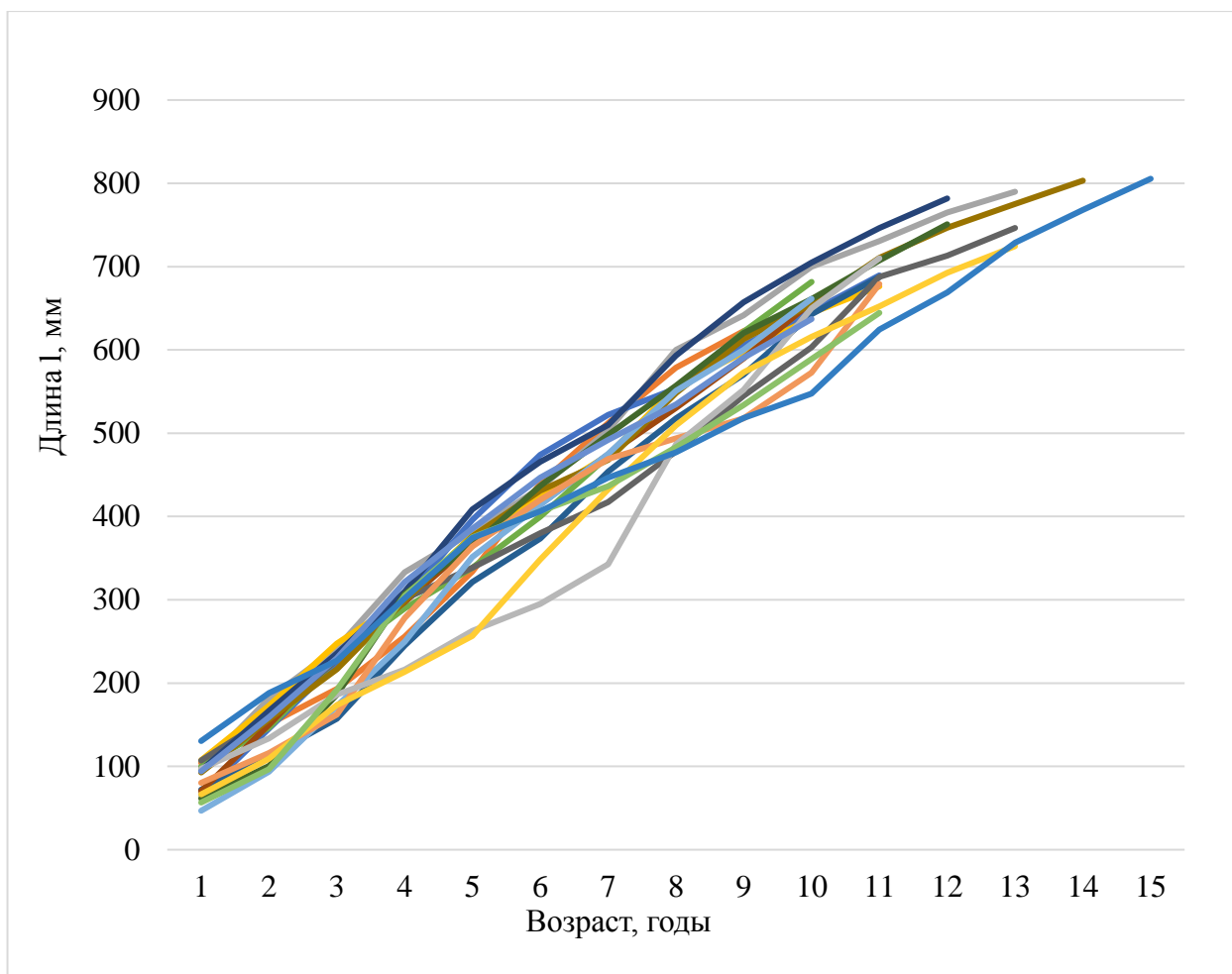


Рисунок 24. Рост 18 экземпляров судака из реки Ахтуба

В целом, рост судака подвержен сильной индивидуальной изменчивости, и на протяжении жизни даже одной особи наблюдаются периоды относительно быстрого и медленного роста. Как видно из полученных графиков (рис. 24, 25), рост выбранных особей судака выглядит сходно, однако разброс в длине тела для некоторых возрастных классов (например, 7+ и 10+) достаточно велик.

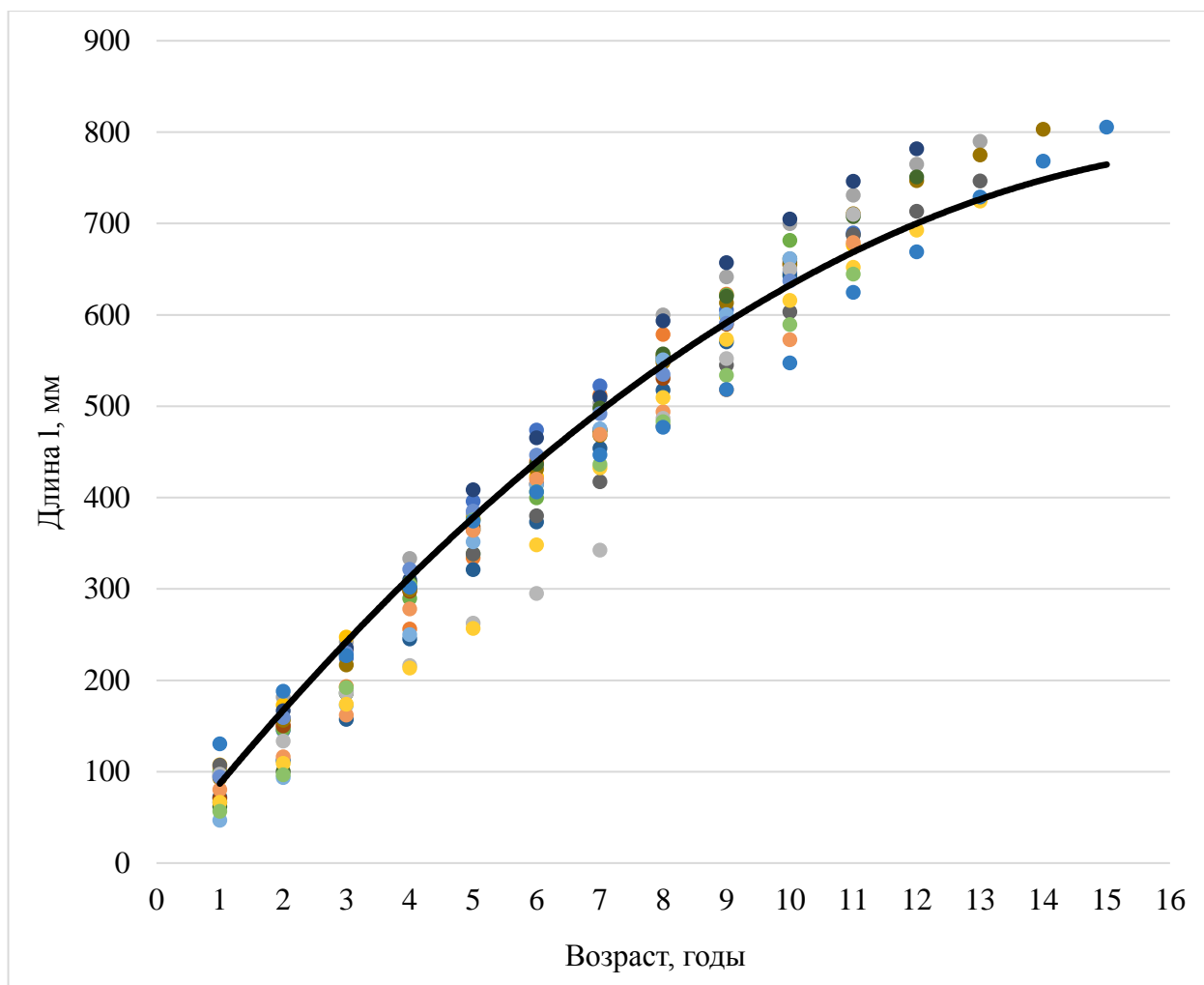


Рисунок 25. Рост судака из реки Ахтуба

Не исключено, что подобный разброс обусловлен разницей в образе жизни исследованных особей. Так, относительно большие размеры для конкретного возрастного класса могут говорить о морском периоде жизни соответствующих особей в этот период онтогенеза.

По средним значениям длины тела (l) судаков ($n=18$, р. Ахтуба) были рассчитаны средние годовые приросты длины рыб. Полученные данные представлены в рис. 26.

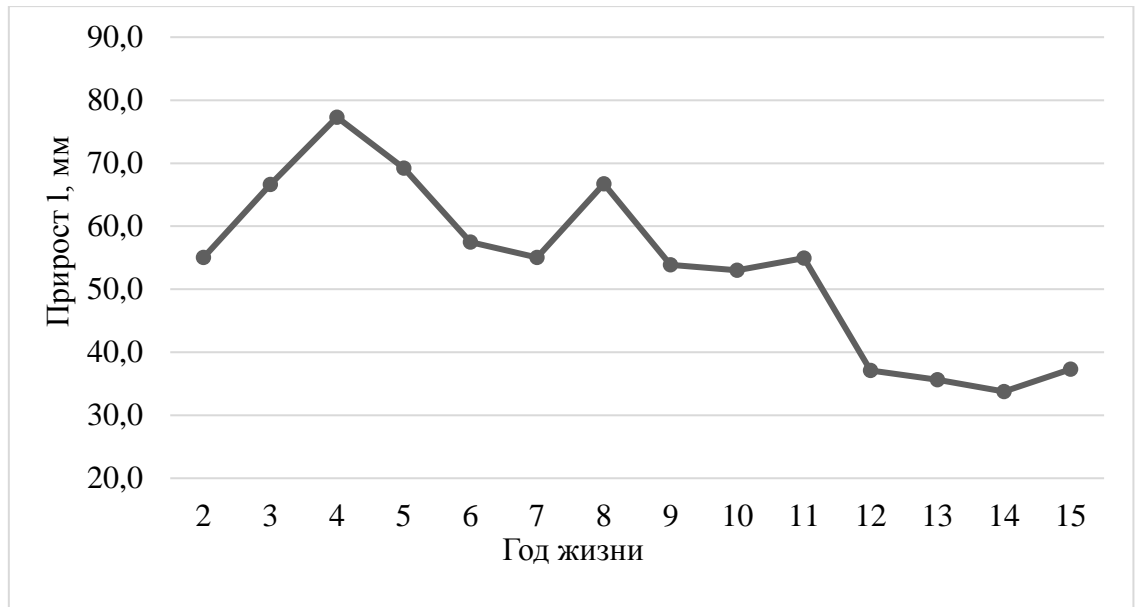


Рисунок 26. Средние годовые приросты судака из реки Ахтуба.

Рисунок иллюстрирует общую тенденцию сперва к увеличению (до 4 лет), а затем – к снижению величины прироста длины с увеличением возраста, что само по себе закономерно и соответствует литературным данным (Ablak, Yilmaz, 2004). Как видно, самый значительный прирост длины происходит между 3 и 4 годами жизни, а самый низкий – между 13 и 14. Вероятнее всего, снижение темпа линейного роста после пятого года жизни обусловлено половым созреванием рыб. В то же время, выявлены пики приростов на 8 и 11 годах жизни рыб. Наличие таких пиков, возможно, объясняется неоднородностью выборки судака по образу жизни, а также ее незначительным объемом.

Для получения более подробных результатов необходимо провести отдельное исследование с привлечением точных методов расчисления роста, а также данных литературы соответствующей тематики.

Судак в районе работ неоднороден по особенностям своей биологии. Не исключено, что особи, подвергшиеся анализу, имеют различное происхождение, то есть в место вылова такие рыбы мигрировали издалека и потому отличаются от основной массы. Частным случаем такой ситуации может быть полупроходной образ жизни части судаков, широко описанный в литературе.

4.5. Разнообразие жизненных стратегий судака

В изученной выборке судака содержание Sr^{2+} и Ca^{2+} в отолитах существенно варьирует. Трансекты на всех отолитах характеризуются колеблющимися значениями соотношения $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ на всем протяжении, от первого года жизни до момента поимки рыбы. В общей сложности было построено 95 кривых – по каждому из приготовленных препаратов отолитов. В качестве примеров типичного строения кривых соотношения Sr^{2+} и Ca^{2+} приведен рис. 27.

Можно выделить два основных типа кривых и, соответственно, препаратов отолитов. На всем протяжении кривых I типа соотношение $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ варьирует от $2,12 \cdot 10^{-3}$ до $5,99 \cdot 10^{-3}$ (среднее квадратическое отклонение – $\text{SD}=0,002$) и не выходит за уровень $6,00 \cdot 10^{-3}$ (рис. 27, а, б). Вероятнее всего, такие судаки на протяжении всей своей жизни не совершали миграций в море, поэтому содержание стронция в их отолитах невелико. Именно такие рыбы в изученной выборке и преобладали. Их доля составила 76,8%.

Трансекты II типа имеют иное строение. Некоторые их участки, как у предыдущего типа, характеризуются небольшой величиной соотношения $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$, но другие участки, наоборот, указывают на повышенное содержание стронция в точках измерений – величина соотношений $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ превышает $6,00 \cdot 10^{-3}$ и достигает максимальных значений $10,02 \cdot 10^{-3}$, $\text{SD}=0,0022$ (рис. 27, в, г, д). Хотя на таких участках «повышенного содержания стронция» и сохраняется высокая вариабельность соотношения $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$, значения отрицательных экстремумов на графике не превышают значения $5,50 \cdot 10^{-3}$ ($\text{SD}=0,0017$).

Форма трансект II типа изменчива. У некоторых особей повышенная величина соотношения $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ (до $9,87 \cdot 10^{-3}$, $\text{SD}=0,0021$) наблюдается только в первый год жизни, а в последующие годы падает до $2,77-5,79 \cdot 10^{-3}$ $\text{SD}=0,0012$ (рис. 27, в). У других рыб в первый или второй годы жизни соотношение $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ низкое, но затем оно увеличивается, причем высокие значения перемежаются с низкими. В результате график выглядит как ряд последовательных пиков, где максимальные значения соотношения $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в точках максимальных экстремумов достигает $7,93-10,02 \cdot 10^{-3}$, $\text{SD}=0,0021$, минимальных – $5,68-5,87 \cdot 10^{-3}$, $\text{SD}=0,0016$ (рис. 27, г). Как правило, зоны с повышенным содержанием стронция в последствие закрываются зонами с низким его содержанием. И, наконец, выявлен еще один вариант трансекты II типа. У таких рыб в зонах повышенного содержания стронция, в целом, сохраняются колебания соотношения $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$, но даже в точках отрицательных экстремумов оно превышает $6,00 \cdot 10^{-3}$ (рис. 27, д).

В изученной выборке преобладали рыбы с отолитами I типа – 76,8%. Особей с отолитами II типа обнаружено 22 из 95, или 23,1%. Из них две особи имели трансекты с повышенным содержанием стронция в первый год жизни (рис. 27, в), две особи с высоким содержанием

стронция в течение 2-х лет жизни (рис. 27, д) и 18 особей имели трансекты с рядом последовательных пиков высокого содержания стронция (рис 27, г).

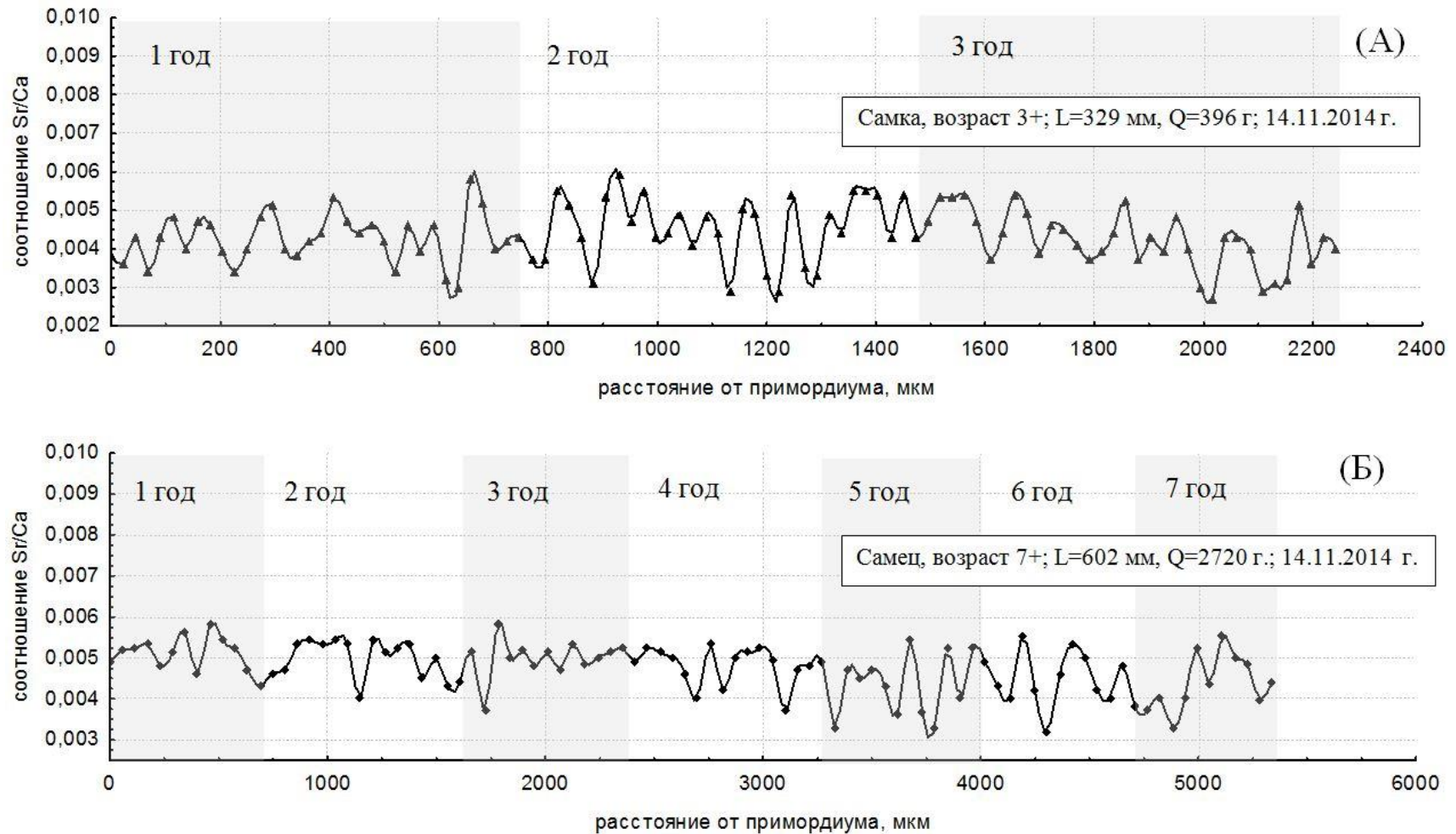


Рисунок 27. Трансекты жизненной истории судака из русловых участков р. Ахтуба. А – I тип: низкое значение содержания стронция в течение всей жизни рыбы, неполовозрелая особь; Б – I тип: низкое содержание стронция в течение всей жизни рыбы, половозрелая особь; В – II тип: высокое значение содержания стронция в первый год жизни и низкое – в последующие годы; Г – II тип: низкое содержание стронция в первые два года жизни и ряд последовательных пиков высокого содержания стронция на 3-5 году жизни; Д – II тип: высокий уровень соотношения Sr^{2+} и Ca^{2+} в начале первого года и на 2-3-м году жизни (без резких отрицательных экстремумов) и низкий – в середине и конце первого года и на 4-м году жизни

Рисунок 27 (продолжение)

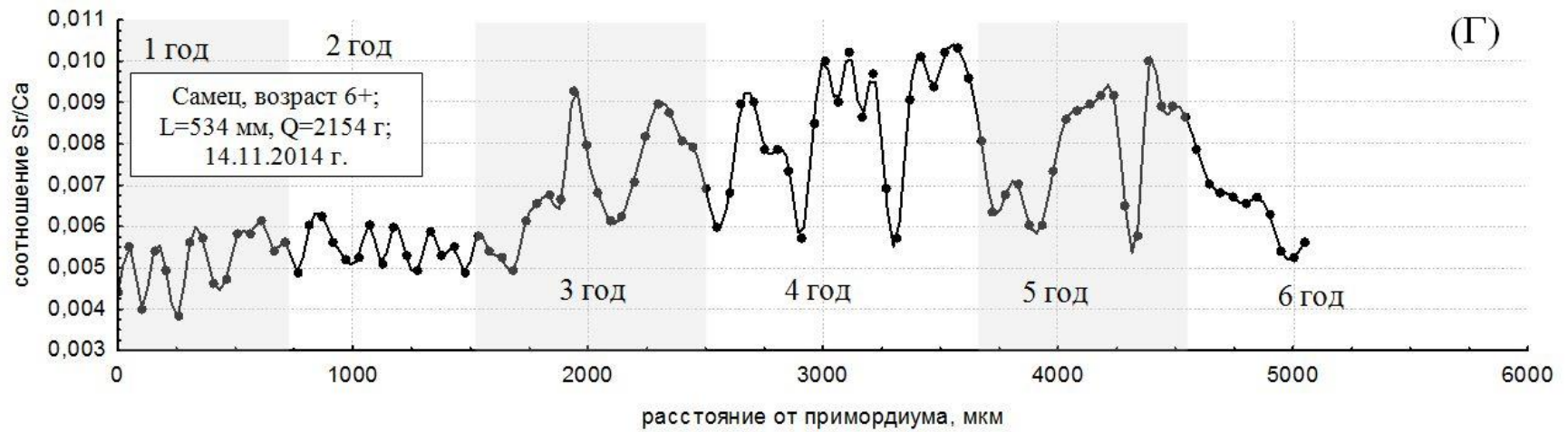
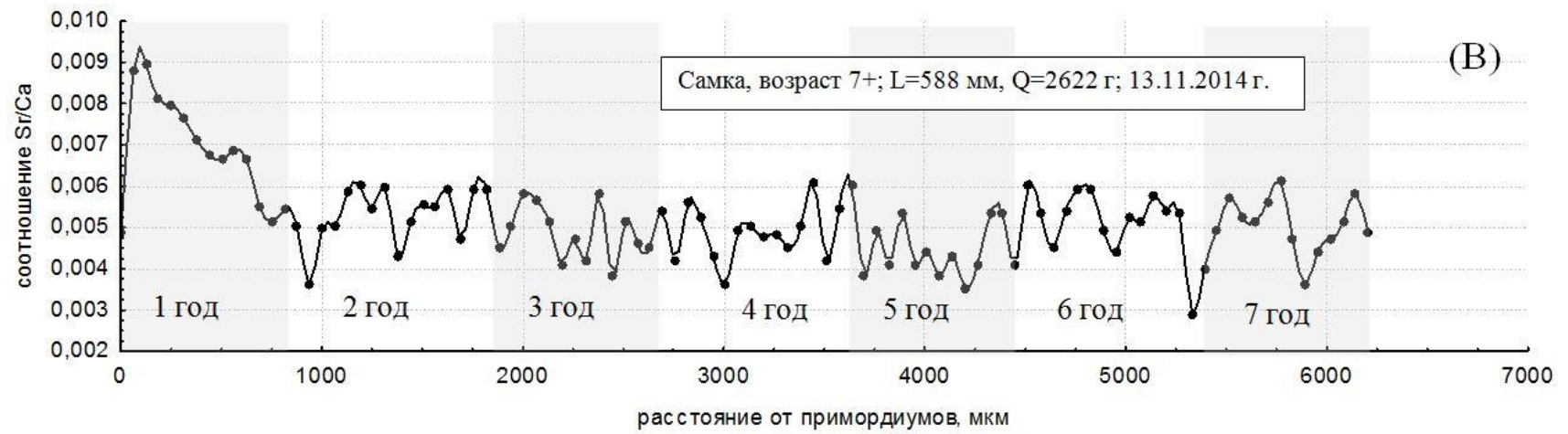
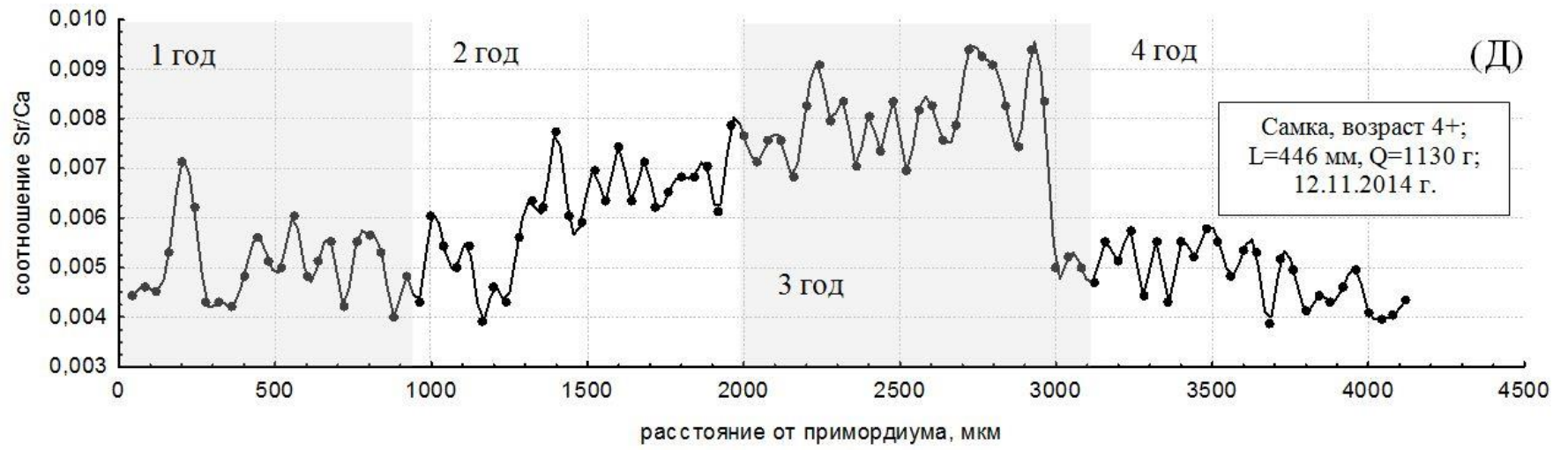


Рисунок 27 (продолжение)



Анализ содержания соотношения стронция и кальция в отолитах позволяет предположить, что выборка судака из русловых участков Волго-Ахтубинской водной системы представлена рыбами с разными формами миграционного поведения.

Так, рыбы, которые имели отолиты с трансектами I типа (рис. 27, а, б), в течение всей жизни обитали только в реке и могут считаться «пресноводными». По своей биологии такие рыбы соответствуют ранее описанным некоторыми авторами, так называемым, «туводным речным», которые реализуют свой жизненный цикл в пресных водах, но при этом могут совершать достаточно протяженные миграции в пределах рек или водохранилищ (Дмитриева, 1973; Танасийчук, 1974; Гордеев, Ильина, 1977; Стрельников, 1996). В то же время, группировка пресноводного судака, скорее всего, является гетерогенной по своему составу и состоит из оседлых особей, перемещения которых исчисляются сотнями метров, и реодромных рыб, совершающих миграции внутри речного бассейна на десятки и даже сотни километров (Павлов, Скоробогатов, 2014).

Судаки с трансектами II типа, судя по повышенному содержанию стронция в некоторых зонах отолитов, демонстрируют смену среды обитания – в разном возрасте они покидали пресные воды Волги и выходили на нагул в Северный Каспий.

Среди судаков с трансектами II типа выделяются особи, демонстрирующие разные варианты миграционного поведения. Одни рыбы характеризуются кратковременным выходом в море в возрасте сеголетка, после чего возвращаются в пресные воды и в последующем обитают только в реке как резидентные (рис. 27, в). Часть особей живет 1-2 года в пресной воде, после чего выходит в море, но возвращается обратно в реку осенью. Жизненный цикл таких рыб состоит из серии нескольких последовательных выходов в Северный Каспий и возврат в Волгу (рис. 27, г). Вероятно, рыбы этой группировки не уходят далеко в море, и их нагул происходит недалеко от Дельты. Кроме того, выявлены особи, которые после 1-2 лет пребывания в пресных водах выходят на нагул в море и могут нагуливаться в течение 1-2 лет без захода в пресные воды (рис. 27, д). Эти рыбы, скорее всего, уходят на нагул далеко в море и зимуют там же, в Каспии, пропуская нерест. Содержание стронция у таких рыб самое высокое ($6,9-10,02 \cdot 10^{-3}$; $SD=0,0020$). По сути, такие рыбы должны называться не «полупроходными», а «проходными».

Доля особей с отолитами II типа составила 23,2% (22 экз). Из них две особи имели повышенное содержание стронция в отолитах в первый год жизни (рис. 27, в), две особи с высоким содержанием стронция в течение 2-х лет жизни (рис. 27, д) и 18 особей имели трансекты с рядом последовательных пиков высокого содержания стронция (рис. 27, г).

Все особи из выборки по отолитам судака ($n = 95$) были проанализированы на предмет особенностей их биологии. Определение возраста по чешуе показало, что среди пресноводных, полупроходных и проходных судаков есть особи от 3+ до 7+ лет, а соотношение самцы: самки и среди пресноводных, и среди мигрантных особей составило приблизительно 1:1.

В связи с тем, что судак из р. Ахтубы разнообразен в своей миграционной активности, другие его морфо-биологические характеристики также могут быть неоднородными. Это предположение стало основной предпосылкой для изучения морфологии, нереста и питания судака в районе работ, чему и посвящены следующие главы работы.

4.6. Морфология судака Волго-Ахтубинской водной системы

За период 2011-2015 гг в результате сборов в разных участках района работ для оценки морфологической изменчивости судака в нашем распоряжении оказался обширный, но разнородный материал. Он включает рыб, собранных в русле Волги и Ахтубы, как неполовозрелых, так и половозрелых самцов и самок. Для морфометрических исследований использован следующий материал (табл. 6). Морфометрический анализ был выполнен дифференцированно по каждой из выделенных группировок.

Таблица 6. Объем материала, использованного для морфометрического анализа судака

Группировка	Место сбора	
	Русло Ахтубы	Русло Волги
Ювенильные особи, экз.	11	5
Половозрелые самцы, экз.	156	37
Половозрелые самки, экз.	118	33
Всего, экз.	285	75

Изменчивость окраски. Судак из Ахтубы и Волги характеризуется наличием индивидуальной изменчивости окраски тела. Фон тела варьирует от бледно-зеленого, почти серебристого до темно-оливкового с глубоким золотистым отливом (рис. 28). На боках тела имеется 7-12 (чаще 8) вертикальных серо-бурых полос с неровными краями, начинающихся у основания спинных плавников и доходящих вниз до горизонтали, проходящей через верхний край основания грудного плавника. Как правило, неполовозрелые особи длиной тела менее 45 см имеют светлый фон тела с серебристыми боками, поперечные полосы контрастные, достаточно узкие, шириной менее или равны двум диаметрам глаза (рис. 28, а). Судаки длиной от 45 до 65 см имеют более темный фон тела, зеленоватый с золотистым отливом, а полосы – относительно более широкие и менее контрастные (рис. 28, б). Наиболее крупные особи, длиной

тела более 65 см демонстрируют наибольшую вариабельность окраски. Часть рыб имеет довольно глубокий зеленовато-желтый или золотистый фон тела и резко очерченные оливково-зеленые поперечные полосы.



Рисунок 28. Изменчивость окраски тела разновозрастных особей судака: контрастный рисунок молоди (А), серебристый фон тела с «размытыми» полосами у половозрелого судака длиной 55 см (Б) и бронзовый окрас с широкими неявными полосами у особи длиной более 70 см (В)

Другие рыбы имеют желто-коричневый фон и слабо контрастные поперечные полосы серого или темно-оливкового цвета (рис. 28, в). Полосы у судаков длиной тела более 65 см также

широкие, более 2 диаметров глаза. Заметной разницы по окраске между судаками, выловленными в Волге и Ахтубе, не установлено. В подавляющем большинстве случаев у рыб всех размерных групп брюхо молочно-белое, иногда желтоватое. Судаку свойственна некоторая разница в окраске в зависимости от сезона года. Так, наиболее светлая окраска рыб всех размерных групп отмечена в марте и апреле, наиболее насыщенная окраска с преобладанием золотистого оттенка боков тела отмечена в ноябре и начале декабря, перед ледоставом.

Наряду с описанными выше вариантами окраски среди волжских и ахтубинских судаков встречаются так называемые «черные судаки» (рис. 29). Для таких рыб характерен серый или темно серый фон боков тела, а брюхо – грязно серое. Полосы очень темные, почти черные, с неровными и размытыми краями. Как правило, такую окраску имели неполовозрелые особи и половозрелые самцы и самки длиной тела менее 45 см. «Черные» судаки чаще всего встречаются в уловах поздней осенью и в период ледостава. По всем диагностическим и морфологическим признакам «черные» судаки неотличимы от особей с обычной окраской.



Рисунок 29. «Черный» судак, пойманный 08.02.2014 г в зоне затопленного прибрежного кустарника

При обловах «черные» и «обычные» судаки попадают одновременно на одни и те же приманки в одних и тех же местах. По распространенному суждению местных рыбаков, «черный» судак обитает в коряжнике и иногда носит название «каршевой» (идиоматическое местное название от слова «карши» = коряги). Однако наши данные говорят о том, что «черные» судаки встречаются во всех без исключения местах, где попадаются судаки с обычной окраской. Таким образом, природа окраски «черных» судаков остается пока невыясненной.

Половой диморфизм. Проведен сравнительный анализ изменчивости пластических и меристических признаков самцов и самок судака из русла Ахтубы. Для сравнения использованы половозрелые рыбы в длину (l) не менее 350 мм (табл. 7). Достоверные различия обнаружены по двум пластическим признакам: длине тела (l) и предчелюстной кости (LPmx) (табл. 7). С другой стороны, пределы варьирования различающихся признаков сходны, а абсолютные значения очень близки.

Таблица 7. Пластические признаки половозрелых самцов и самок судака из Ахтубы, длиной тела более 350 мм

Признак	Самки (n=89)			Самцы (n=115)			p-value
	$\frac{M \pm m}{\text{min} - \text{max}}$	σ	C_v	$\frac{M \pm m}{\text{min} - \text{max}}$	σ	C_v	
l	$\frac{444,2 \pm 7,28}{350,0 - 775,0}$	68,67	15,46	$\frac{425,1 \pm 4,68}{350,0 - 603,0}$	50,18	11,80	0,04
G	$\frac{242,7 \pm 5,64}{175,0 - 542,0}$	53,23	21,93	$\frac{230,5 \pm 3,10}{174,0 - 338,0}$	33,21	14,40	0,16
Q	$\frac{1147,1 \pm 92,15}{442,0 - 7200,0}$	869,35	75,79	$\frac{954,7 \pm 36,47}{466,0 - 2427,0}$	391,11	40,96	0,13
В % от С							
AO	$\frac{23,2 \pm 0,11}{20,1 - 28,2}$	1,05	4,52	$\frac{23,1 \pm 0,10}{18,1 - 28,6}$	1,11	4,80	0,71
O	$\frac{13,9 \pm 0,12}{11,1 - 18,4}$	1,12	8,01	$\frac{14,0 \pm 0,09}{11,2 - 16,3}$	0,99	7,05	0,24
OP	$\frac{63,3 \pm 0,27}{58,6 - 82,5}$	2,55	4,02	$\frac{62,9 \pm 0,21}{47,8 - 67,5}$	2,28	3,63	0,51
IO	$\frac{15,1 \pm 0,13}{12,7 - 22,2}$	1,22	8,07	$\frac{15,1 \pm 0,14}{10,9 - 23,8}$	1,51	10,01	0,93
HCZ	$\frac{52,3 \pm 0,47}{40,9 - 67,0}$	4,43	8,46	$\frac{51,1 \pm 0,48}{35,6 - 61,9}$	5,13	10,04	0,26
HCO	$\frac{31,0 \pm 0,20}{25,4 - 39,8}$	1,93	6,21	$\frac{30,9 \pm 0,16}{23,1 - 34,8}$	1,72	5,56	0,56
LMm	$\frac{45,0 \pm 0,23}{42,2 - 57,3}$	2,18	4,86	$\frac{44,4 \pm 0,18}{33,3 - 49,5}$	1,90	4,27	0,26
LPmx	$\frac{38,0 \pm 0,18}{34,3 - 48,5}$	1,72	4,53	$\frac{37,5 \pm 0,17}{29,0 - 42,9}$	1,78	4,74	0,03
LMx	$\frac{32,9 \pm 0,31}{25,5 - 42,7}$	2,92	8,87	$\frac{32,5 \pm 0,27}{20,3 - 38,9}$	2,88	8,88	0,46
HMx	$\frac{9,5 \pm 0,08}{7,5 - 11,7}$	0,72	7,63	$\frac{9,6 \pm 0,07}{7,2 - 11,5}$	0,73	7,65	0,12
LMd	$\frac{54,2 \pm 0,27}{44,3 - 70,9}$	2,59	4,77	$\frac{54,4 \pm 0,23}{42,0 - 61,9}$	2,47	4,55	0,36
В % от l							
C	$\frac{27,9 \pm 0,11}{21,5 - 30,6}$	1,07	3,83	$\frac{28,3 \pm 0,13}{25,8 - 37,3}$	1,37	4,83	0,05
H	$\frac{19,2 \pm 0,17}{17,2 - 30,5}$	1,64	8,56	$\frac{19,3 \pm 0,14}{12,9 - 23,5}$	1,49	7,75	0,23
h	$\frac{8,0 \pm 0,04}{7,3 - 9,4}$	0,40	5,04	$\frac{8,1 \pm 0,04}{7,2 - 9,6}$	0,46	5,61	0,07
PL	$\frac{24,1 \pm 0,08}{22,1 - 25,9}$	0,80	3,31	$\frac{24,0 \pm 0,11}{16,3 - 26,8}$	1,23	5,14	0,50

Таблица 7(продолжение)

LD1	$\frac{26,0 \pm 0,14}{22,6 - 28,8}$	1,31	5,05	$\frac{25,8 \pm 0,14}{22,0 - 29,3}$	1,48	5,74	0,23
HD1	$\frac{11,0 \pm 0,08}{8,5 - 12,6}$	0,80	7,22	$\frac{11,1 \pm 0,09}{4,9 - 13,3}$	0,96	8,68	0,79
LD2	$\frac{23,9 \pm 0,11}{20,8 - 27,7}$	1,05	4,39	$\frac{24,1 \pm 0,16}{19,8 - 38,2}$	1,70	7,07	0,79
HD2	$\frac{11,2 \pm 0,08}{9,1 - 12,5}$	0,77	6,86	$\frac{11,4 \pm 0,08}{8,7 - 12,9}$	0,87	7,67	0,08
LA	$\frac{12,5 \pm 0,07}{10,5 - 14,6}$	0,69	5,51	$\frac{12,6 \pm 0,06}{10,8 - 14,3}$	0,65	5,13	0,12
HA	$\frac{11,7 \pm 0,09}{9,2 - 13,9}$	0,81	6,89	$\frac{11,9 \pm 0,07}{9,8 - 15,5}$	0,71	5,96	0,09
LP	$\frac{14,8 \pm 0,07}{11,8 - 16,7}$	0,66	4,48	$\frac{14,9 \pm 0,06}{12,8 - 17,1}$	0,65	4,34	0,51
LV	$\frac{15,1 \pm 0,12}{12,0 - 17,1}$	1,14	7,52	$\frac{15,3 \pm 0,10}{12,8 - 20,4}$	1,07	7,00	0,34
AD1	$\frac{31,6 \pm 0,26}{10,7 - 36,2}$	2,48	7,85	$\frac{31,9 \pm 0,09}{29,8 - 35,2}$	0,94	2,94	0,36
AD2	$\frac{59,2 \pm 0,44}{36,3 - 62,9}$	4,17	7,04	$\frac{59,7 \pm 0,30}{37,5 - 63,1}$	3,19	5,34	0,34
PD	$\frac{18,0 \pm 0,08}{16,1 - 20,2}$	0,76	4,20	$\frac{18,0 \pm 0,08}{15,8 - 19,9}$	0,86	4,78	0,77
AV	$\frac{31,0 \pm 0,11}{28,8 - 36,5}$	1,07	3,46	$\frac{31,2 \pm 0,12}{28,3 - 38,0}$	1,24	3,99	0,40
AA	$\frac{62,3 \pm 0,41}{38,9 - 69,5}$	3,84	6,17	$\frac{63,0 \pm 0,18}{56,9 - 71,7}$	1,96	3,12	0,27
PV	$\frac{7,3 \pm 0,08}{6,0 - 9,5}$	0,79	10,92	$\frac{7,3 \pm 0,08}{6,1 - 9,6}$	0,82	11,19	0,65
VA	$\frac{31,5 \pm 0,24}{14,4 - 35,6}$	2,27	7,23	$\frac{31,9 \pm 0,12}{28,6 - 37,2}$	1,33	4,18	0,25
Меристические признаки							
II	$\frac{92,5 \pm 0,24}{85,0 - 98,0}$	2,24	2,42	$\frac{92,6 \pm 0,23}{85,0 - 98,0}$	2,49	2,69	0,77
D1	$\frac{13,9 \pm 0,05}{13,0 - 15,0}$	0,51	3,67	$\frac{14,0 \pm 0,05}{12,0 - 15,0}$	0,52	3,73	0,16
D2	$\frac{21,6 \pm 0,09}{20,0 - 24,0}$	0,82	3,82	$\frac{21,5 \pm 0,10}{14,0 - 24,0}$	1,11	5,16	0,72
A	$\frac{11,8 \pm 0,06}{11,0 - 13,0}$	0,53	4,46	$\frac{12,0 \pm 0,07}{10,0 - 13,0}$	0,71	5,90	0,05
P	$\frac{15,6 \pm 0,10}{13,0 - 17,0}$	0,91	5,82	$\frac{15,4 \pm 0,10}{12,0 - 18,0}$	1,11	7,23	0,07
V	$\frac{5,0 \pm 0,00}{5,0 - 5,0}$	0,00	0,00	$\frac{5,0 \pm 0,00}{5,0 - 5,0}$	0,00	0,00	-
RB1	$\frac{7,0 \pm 0,01}{7,0 - 8,0}$	0,11	1,51	$\frac{7,0 \pm 0,00}{7,0 - 7,0}$	0,00	0,00	0,26
RB2	$\frac{7 \pm <0,01}{7,0 - 7,0}$	0,00	0,00	$\frac{7,0 \pm 0,01}{6,0 - 7,0}$	0,13	1,88	0,21
Vert	$\frac{44,7 \pm 0,11}{43,0 - 47,0}$	1,01	2,25	$\frac{44,9 \pm 0,09}{43,0 - 47,0}$	1,00	2,23	0,22

Примечание: M – среднее значение признака, t – ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, C_v – коэффициент вариации, p -value – доверительный интервал (для пластических признаков – согласно критерию Манна-Уитни, для меристических – критерию Стьюдента).

Жирным шрифтом отмечены признаки, различия по которым достоверны ($p < 0,05$)

Таким образом, сравнительный анализ показал, что половой диморфизм у судака из русла Ахтубы практически отсутствует. Поэтому в дальнейшем анализе использованы объединенные выборки, состоящие из особей обоих полов.

Возрастная изменчивость морфологических признаков. Изменчивость пластических признаков у рыб разного размера изучена на выборках судака из русла р. Ахтубы. Используются данные по ювенильным особям и тем половозрелым судакам, длина тела l которых составляет не менее 350 мм. Полученные результаты отражены в табл. 8. Были выявлены различия по 15 пластическим признакам из 33 (табл. 8). Основные различия касаются пропорций головы, а также длины и высоты плавников.

Таблица 8. Пластические признаки ювенильных и половозрелых судаков из Ахтубы

Признак	Ювенильные особи (n=11)			Половозрелые особи (n=204)			p-value
	$\overline{M \pm m}$ min - max	σ	C_v	$\overline{M \pm m}$ min - max	σ	C_v	
I	$\frac{296,4 \pm 14,30}{221,0 - 362,0}$	47,42	16,00	$\frac{433,4 \pm 4,17}{350,0 - 775,0}$	59,57	13,74	<0,01
G	$\frac{154,1 \pm 6,25}{117,0 - 184,0}$	20,74	13,46	$\frac{235,9 \pm 3,04}{174,0 - 542,0}$	43,41	18,41	<0,01
Q	$\frac{301,1 \pm 38,52}{132,9 - 515,5}$	127,75	42,42	$\frac{1038,7 \pm 45,52}{442,0 - 7200,0}$	650,13	62,59	<0,01
В % от С							
AO	$\frac{23,9 \pm 0,27}{22,8 - 25,3}$	0,88	3,69	$\frac{23,2 \pm 0,08}{18,1 - 28,6}$	1,08	4,67	<0,01
O	$\frac{16,0 \pm 0,33}{14,1 - 18,1}$	1,09	6,82	$\frac{14,0 \pm 0,07}{11,1 - 18,4}$	1,05	7,47	<0,01
OP	$\frac{60,3 \pm 0,59}{57,0 - 63,2}$	1,96	3,25	$\frac{63,1 \pm 0,17}{47,8 - 82,5}$	2,40	3,81	<0,01
Ю	$\frac{15,4 \pm 0,30}{14,1 - 16,8}$	0,99	6,40	$\frac{15,1 \pm 0,10}{10,9 - 23,8}$	1,39	9,19	0,23
HCZ	$\frac{50,8 \pm 0,70}{47,0 - 55,4}$	2,31	4,55	$\frac{51,6 \pm 0,34}{35,6 - 67,0}$	4,86	9,41	0,07
HCO	$\frac{32,1 \pm 0,32}{30,3 - 34,3}$	1,08	3,35	$\frac{31,0 \pm 0,13}{23,1 - 39,8}$	1,81	5,85	0,01
LMm	$\frac{44,6 \pm 0,36}{41,8 - 45,9}$	1,19	2,67	$\frac{44,7 \pm 0,14}{33,3 - 57,3}$	2,04	4,58	0,78
LPmx	$\frac{38,4 \pm 0,42}{35,8 - 40,6}$	1,40	3,64	$\frac{37,7 \pm 0,12}{29,0 - 48,5}$	1,77	4,70	0,11
LMx	$\frac{33,0 \pm 0,61}{28,7 - 34,9}$	2,03	6,16	$\frac{32,7 \pm 0,20}{20,3 - 42,7}$	2,90	8,88	0,47
HMx	$\frac{10,2 \pm 0,18}{9,0 - 10,9}$	0,59	5,75	$\frac{9,5 \pm 0,05}{7,2 - 11,7}$	0,73	7,65	<0,01

Таблица 8 (продолжение)

LMd	$\frac{53,9 \pm 0,37}{51,6 - 55,4}$	1,22	2,27	$\frac{54,3 \pm 0,18}{42,0 - 70,9}$	2,52	4,64	0,57
B % от I							
C	$\frac{29,2 \pm 0,36}{27,3 - 31,3}$	1,20	4,10	$\frac{28,1 \pm 0,09}{21,5 - 37,3}$	1,26	4,49	<0,01
H	$\frac{19,0 \pm 0,26}{17,6 - 20,1}$	0,86	4,51	$\frac{19,2 \pm 0,11}{12,9 - 30,5}$	1,56	8,09	0,72
h	$\frac{8,0 \pm 0,12}{7,3 - 8,5}$	0,40	5,00	$\frac{8,1 \pm 0,03}{7,2 - 9,6}$	0,44	5,41	0,74
PL	$\frac{23,9 \pm 0,28}{22,0 - 25,2}$	0,91	3,82	$\frac{24,0 \pm 0,07}{16,3 - 26,8}$	1,07	4,43	0,68
LD1	$\frac{25,8 \pm 0,37}{23,7 - 27,8}$	1,23	4,75	$\frac{25,9 \pm 0,10}{22,0 - 29,3}$	1,41	5,46	0,83
HD1	$\frac{12,6 \pm 0,38}{9,5 - 14,0}$	1,26	9,97	$\frac{11,0 \pm 0,06}{4,9 - 13,3}$	0,89	8,06	<0,01
LD2	$\frac{24,1 \pm 0,30}{22,3 - 25,8}$	0,98	4,08	$\frac{24,0 \pm 0,10}{19,8 - 38,2}$	1,45	6,06	0,49
HD2	$\frac{12,9 \pm 0,21}{12,0 - 13,9}$	0,71	5,46	$\frac{11,3 \pm 0,06}{8,7 - 12,9}$	0,83	7,36	<0,01
LA	$\frac{12,5 \pm 0,17}{11,4 - 13,2}$	0,55	4,38	$\frac{12,6 \pm 0,05}{10,5 - 14,6}$	0,67	5,31	0,69
HA	$\frac{13,1 \pm 0,32}{11,1 - 14,7}$	1,05	7,98	$\frac{11,8 \pm 0,05}{9,2 - 15,5}$	0,76	6,41	<0,01
LP	$\frac{16,1 \pm 0,28}{14,6 - 17,8}$	0,93	5,82	$\frac{14,9 \pm 0,05}{11,8 - 17,1}$	0,66	4,40	<0,01
LV	$\frac{17,2 \pm 0,32}{14,9 - 18,4}$	1,06	6,15	$\frac{15,2 \pm 0,08}{12,0 - 20,4}$	1,10	7,24	<0,01
AD1	$\frac{32,9 \pm 0,36}{30,9 - 34,7}$	1,19	3,62	$\frac{31,8 \pm 0,12}{10,7 - 36,2}$	1,78	5,62	<0,01
AD2	$\frac{60,2 \pm 0,39}{58,0 - 62,7}$	1,30	2,16	$\frac{59,5 \pm 0,26}{36,3 - 63,1}$	3,64	6,13	0,87
PD	$\frac{17,9 \pm 0,15}{16,9 - 19,1}$	0,51	2,87	$\frac{18,0 \pm 0,06}{15,8 - 20,2}$	0,81	4,53	0,40
AV	$\frac{31,3 \pm 0,45}{29,5 - 33,3}$	1,48	4,72	$\frac{31,1 \pm 0,08}{28,3 - 38,0}$	1,17	3,77	0,67
AA	$\frac{61,9 \pm 0,63}{58,7 - 64,4}$	2,08	3,36	$\frac{62,7 \pm 0,21}{38,9 - 71,7}$	2,95	4,70	0,25
PV	$\frac{7,2 \pm 0,15}{6,1 - 7,7}$	0,50	6,92	$\frac{7,3 \pm 0,06}{6,0 - 9,6}$	0,81	11,06	0,90
VA	$\frac{31,1 \pm 0,37}{28,8 - 33,0}$	1,22	3,93	$\frac{31,7 \pm 0,13}{14,4 - 37,2}$	1,81	5,71	0,13

Примечание: M – среднее значение признака, m – ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, C_v – коэффициент вариации, p -value – доверительный интервал согласно критерию Манна-Уитни. Жирным шрифтом отмечены признаки, различия по которым достоверны ($p < 0,05$)

Фенотипическая характеристика судака из Волги и Ахтубы. Значения морфометрических признаков волжского и ахтубинского судака представлены в табл. 9. В результате проведения сравнительного анализа выборок были обнаружены достоверные различия по 16 пластическим признакам (табл. 9). Изучение меристических признаков, напротив, различий между волжскими и ахтубинскими судаками не выявило (табл. 9).

Таблица 9. Морфометрические признаки судака из Волги и Ахтубы

Признак	Р. Волга (n=76)			р. Ахтуба (n=294)			p-value
	$\frac{M \pm m}{\text{min} - \text{max}}$	C_v	σ	$\frac{M \pm m}{\text{min} - \text{max}}$	C_v	σ	
Пластические признаки							
I	$\frac{352,9 \pm 8,2}{217,0 - 588,0}$	20,32	71,70	$\frac{396,8 \pm 4,8}{133,0 - 775,0}$	20,56	81,57	<0,01
B % от C							
AO	$\frac{23,4 \pm 0,1}{20,9 - 25,7}$	3,95	0,93	$\frac{23,2 \pm 0,1}{18,1 - 28,6}$	4,50	1,05	0,98
O	$\frac{15,9 \pm 0,2}{12,7 - 20,9}$	9,81	1,56	$\frac{14,6 \pm 0,1}{11,1 - 21,4}$	10,55	1,55	0,10
OP	$\frac{61,9 \pm 0,3}{54,7 - 66,9}$	3,74	2,32	$\frac{62,5 \pm 0,1}{47,8 - 82,5}$	3,87	2,42	<0,01
IO	$\frac{15,7 \pm 0,1}{14,2 - 17,9}$	4,15	0,65	$\frac{15,2 \pm 0,1}{10,9 - 23,8}$	8,61	1,31	0,06
HCZ	$\frac{51,8 \pm 0,3}{48,0 - 57,7}$	4,51	2,33	$\frac{51,7 \pm 0,2}{35,6 - 67,0}$	8,17	4,22	<0,01
HCO	$\frac{31,9 \pm 0,2}{28,6 - 35,8}$	4,21	1,34	$\frac{31,4 \pm 0,1}{23,1 - 44,6}$	6,16	1,93	0,09
LMm	$\frac{44,7 \pm 0,1}{41,1 - 47,7}$	2,91	1,30	$\frac{44,7 \pm 0,1}{33,3 - 57,3}$	4,18	1,87	0,01
LPmx	$\frac{38,5 \pm 0,1}{25,9 - 41,3}$	3,10	1,19	$\frac{37,7 \pm 0,1}{29,0 - 48,5}$	4,45	1,68	0,81
LMx	$\frac{33,1 \pm 0,2}{27,4 - 42,4}$	5,56	1,84	$\frac{32,6 \pm 0,2}{20,3 - 42,7}$	8,56	2,79	<0,01
HMx	$\frac{10,0 \pm 0,1}{8,5 - 11,4}$	6,93	0,70	$\frac{9,7 \pm <0,1}{7,2 - 11,9}$	7,83	0,76	0,32
LMd	$\frac{54,4 \pm 0,1}{50,0 - 57,8}$	18,64	1,30	$\frac{54,3 \pm 0,1}{42,0 - 70,9}$	4,32	2,32	<0,01
B % от l							
C	$\frac{28,2 \pm 0,1}{22,0 - 30,1}$	2,40	1,02	$\frac{28,4 \pm 0,1}{21,5 - 37,3}$	4,28	1,22	0,33
H	$\frac{18,5 \pm 0,1}{17,7 - 23,3}$	6,57	1,22	$\frac{19,3 \pm 0,1}{12,9 - 30,5}$	7,35	1,42	<0,01
h	$\frac{8,0 \pm <0,1}{6,5 - 9,0}$	4,89	0,39	$\frac{8,1 \pm <0,1}{6,9 - 9,6}$	5,48	0,45	0,15
PL	$\frac{23,7 \pm 0,1}{12,6 - 25,8}$	8,08	1,92	$\frac{24,1 \pm 0,1}{16,3 - 26,8}$	4,40	1,06	0,97
LD1	$\frac{25,1 \pm 0,1}{19,1 - 29,0}$	6,05	1,52	$\frac{25,8 \pm 0,1}{22,0 - 29,3}$	5,36	1,38	<0,01
HD1	$\frac{12,1 \pm 0,1}{10,0 - 14,4}$	8,32	1,01	$\frac{11,3 \pm 0,1}{4,9 - 14,2}$	9,13	1,04	<0,01
LD2	$\frac{23,9 \pm 0,1}{19,1 - 25,7}$	3,78	0,90	$\frac{24,1 \pm 0,1}{19,8 - 38,2}$	6,35	1,53	0,91
HD2	$\frac{12,6 \pm 0,1}{10,0 - 14,7}$	8,16	1,03	$\frac{11,6 \pm 0,1}{8,7 - 14,5}$	8,91	1,04	<0,01
LA	$\frac{12,5 \pm 0,1}{10,2 - 14,1}$	5,51	0,69	$\frac{12,7 \pm <0,1}{10,3 - 14,6}$	5,51	0,70	0,06
HA	$\frac{12,6 \pm 0,1}{9,8 - 14,5}$	7,02	0,89	$\frac{12,1 \pm 0,1}{9,2 - 15,5}$	7,51	0,91	<0,01
LP	$\frac{15,5 \pm 0,1}{12,6 - 17,2}$	5,25	0,81	$\frac{15,1 \pm <0,1}{11,8 - 18,8}$	5,63	0,85	<0,01
LV	$\frac{16,5 \pm 0,1}{13,4 - 18,5}$	5,71	0,94	$\frac{15,6 \pm 0,1}{12,0 - 20,4}$	7,54	1,18	<0,01
AD1	$\frac{32,2 \pm 0,1}{25,5 - 33,9}$	3,62	1,16	$\frac{32,0 \pm 0,1}{10,7 - 36,2}$	5,15	1,65	0,09

Таблица 9 (продолжение)

AD2	$59,8 \pm 0,2$ 18,3 – 63,3	3,34	2,00	$59,8 \pm 0,2$ 36,3 – 64,7	5,38	3,22	0,40
PD	$17,9 \pm 0,1$ 14,7 – 20,2	5,12	0,91	$18,0 \pm <0,1$ 15,8 – 20,4	4,44	0,80	0,39
AV	$30,6 \pm 0,1$ 24,4 – 32,8	3,48	1,06	$31,0 \pm 0,1$ 27,8 – 38,0	3,71	1,15	<0,01
AA	$61,0 \pm 0,3$ 47,9 – 67,2	4,36	2,66	$62,3 \pm 0,2$ 38,9 – 71,7	4,31	2,68	<0,01
PV	$7,1 \pm 0,1$ 5,9 – 8,7	7,15	0,51	$7,4 \pm <0,1$ 6,0 – 9,6	10,37	0,76	0,07
VA	$30,9 \pm 0,2$ 24,8 – 34,5	5,24	1,62	$31,4 \pm 0,1$ 14,4 – 37,2	5,40	1,70	<0,01
Меристические признаки							
LL	$92,3 \pm 0,3$ 85,0 – 96,0	2,44	2,25	$92,2 \pm 0,1$ 85,0 – 98,0	2,61	2,41	0,94
D1	$13,9 \pm 0,1$ 12,0 – 15,0	3,85	0,54	$13,9 \pm <0,1$ 11,0 – 15,0	3,83	0,53	0,93
D2	$21,5 \pm 0,1$ 19,0 – 23,0	3,84	0,82	$21,6 \pm 0,1$ 14,0 – 24,0	4,28	0,92	0,47
A	$11,8 \pm 0,1$ 10,0 – 13,0	5,54	0,65	$11,9 \pm <0,1$ 10,0 – 13,0	5,10	0,61	0,10
P	$15,6 \pm 0,1$ 12,0 – 17,0	6,02	0,94	$15,5 \pm 0,1$ 12,0 – 18,0	6,34	0,98	0,23
V	$5,0 \pm 0,0$ 5,0 – 5,0	0,00	0,00	$5,0 \pm 0,0$ 5,0 – 5,0	0,00	0,00	-
RB1	$7,0 \pm <0,1$ 7,0 – 8,0	1,64	0,11	$7,0 \pm <0,1$ 6,0 – 8,0	1,45	0,10	0,22
RB2	$7,0 \pm 0,0$ 7,0 – 7,0	0,00	0,00	$7,0 \pm <0,1$ 6,0 – 7,0	1,44	0,10	0,38
vert	$44,8 \pm 0,1$ 43,0 – 46,0	1,60	0,72	$44,8 \pm 0,1$ 42,0 – 48,0	2,17	0,97	0,81

Примечание: M – среднее значение признака, t – ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, C_v – коэффициент вариации, p -value – доверительный интервал (для пластических признаков – согласно критерию Манна-Уитни, для меристических – критерию Стьюдента).
Жирным шрифтом отмечены признаки, различия по которым достоверны ($p < 0,05$)

Кроме того, фенетические отношения волжского ($n = 76$) и ахтубинского ($n = 294$) судака были проанализированы с помощью метода главных компонент (рис. 30).

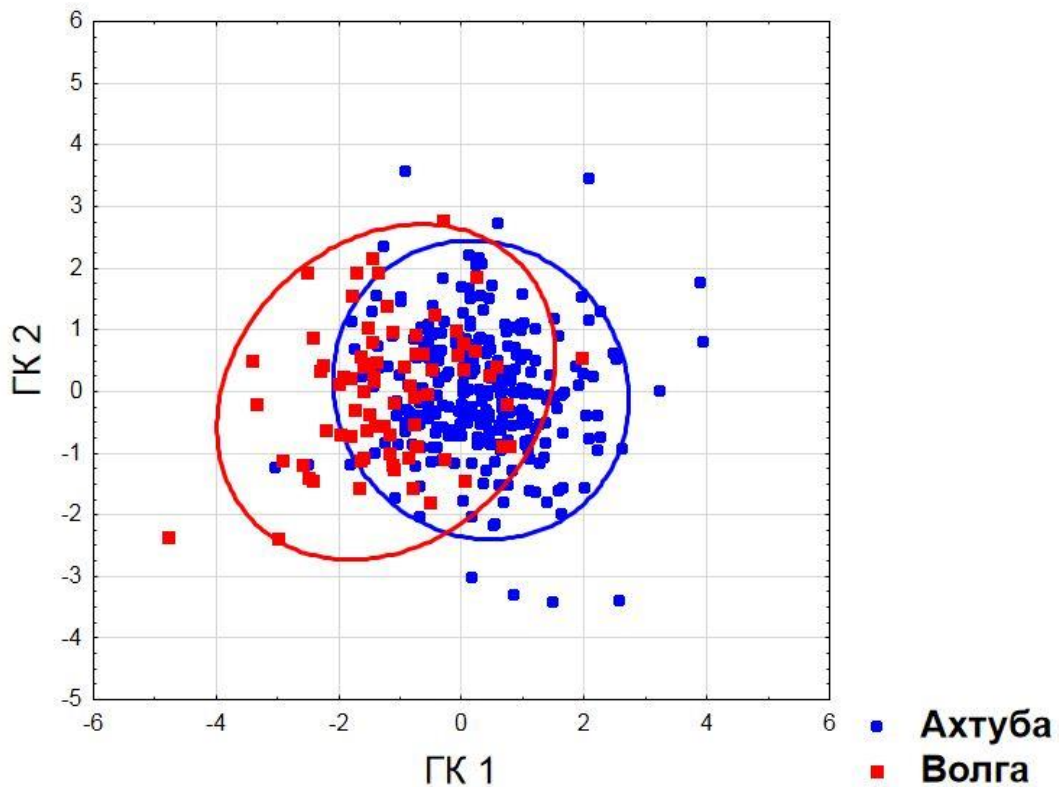


Рисунок 30. Фенетические взаимоотношения группировок волжского и ахтубинского судака, оцененные методом главных компонент по совокупности 28 пластических признаков ($p < 0,05$)

В пространстве первой и второй главных компонент факторные области выборок, построенные по совокупности пластических признаков, заняли несколько обособленное положение, однако ни истинной, ни ложной дискретности не прослеживается.

4.7. Размножение

Размножение судака тесно связано и в значительной мере зависит от весеннего подъема уровня воды в реке. В ходе наблюдений было обнаружено, что его нерестилища в районе работ располагаются преимущественно в водоемах придаточной системы между руслами Волги и Ахтубы – протоках и озерах (в том числе и во временных) (рис. 1, А). При облове плавными сетями и при проведении гидроакустической съемки основного русла Ахтубы нами не было обнаружено нерестилищ судака.

Подъем уровня воды в Ахтубе в весенний период зависит от сброса воды с плотины – паводок в бассейне нижней Волги искусственный. Чаще всего резкий подъем уровня воды приходится на 22-25 апреля. Обычно прирост уровня воды составлял 4 – 4,5 м по отношению к меженному (рис. 31), а величина эта зависит от пропускного режима плотины.

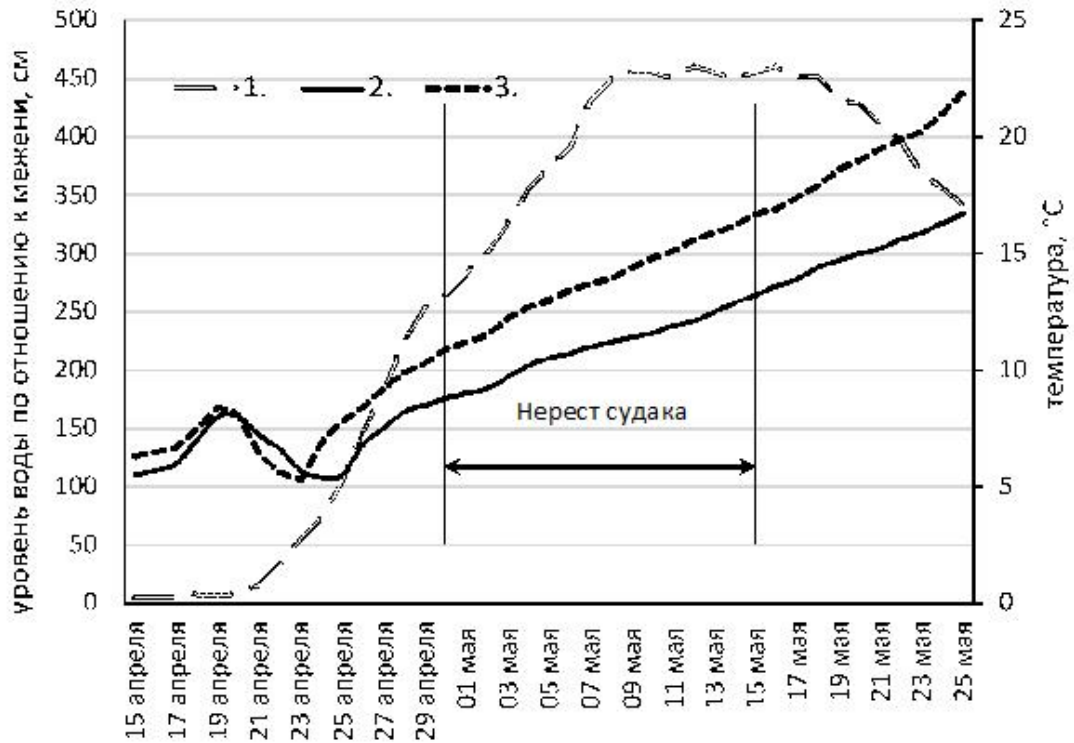


Рисунок 31. Значения уровня воды в русле Ахтубы (1.), температуры воды в русле (2.) и в пойменном озере – нерестовом водоеме судака (3.) и период нереста судака в апреле-мае 2014 г. Замеры температуры проводили на глубине 1 м

Судак начинает перемещаться к формирующимся нерестилищам, когда уровень воды в Ахтубе повышался на 2 – 2,5 м, а ее температура достигала отметки 8,5 - 9°C. Наиболее массовый заход судака в водоемы придаточной системы отмечен в последних числах апреля и первых числах мая при температуре воды в русле порядка 10°C. В пойменных озерах и протоках в это время температура воды достигала 12 – 13,5°C (рис. 31). Нерест судака в придаточных водоемах был отмечен в первой половине мая, а его пик приходился на 6 – 12 мая, когда уровень воды поднимался выше 3 м (рис. 32). В начале нереста температура воды – 10.8-11.2°C, в пик нереста – 12.3-15°C, в конце нереста – 16.2-16.7°C (оценка по числу нерестящихся пар производителей).



Рисунок 32. Основные нерестилища судака в Ахтубе расположены на обширных территориях разливов

Было обнаружено, что размножение судака на временно затопленных территориях приурочено к различающимся по своим свойствам нерестилищам. Первые из них расположены на глубине порядка 1 – 1,5 м среди затопленной прошлогодней растительности, из которой судак сооружает подобие гнезда. Чаще всего на таких нерестилищах отмечались некрупные особи массой до 2 кг. Гнезда судака в этом случае располагались друг от друга на расстоянии около 1,5 м, образуя цепочки вдоль береговой линии. В обследованном районе преобладали именно такие нерестилища.

Другие нерестилища были обнаружены на большей глубине (2 – 3 м), где грунт твердый, песчаный, иногда с обилием раковин двустворчатых моллюсков. Гнездо судака в этом случае представляет собой ямку в грунте. Обычно в таких местах отмечались более крупные особи судака, причем их гнезда находились на значительном удалении друг от друга (до 25 – 30 м). Доля таких нерестилищ была значительно меньше, а скорость течения (0,1 м/с) и температурные условия – сходными в обоих случаях.

4.8. Питание

Судак не перестает питаться в течение всего года. Изменяются интенсивность его питания, а также пищевые объекты (табл. 10). Согласно нашим данным, в течение большей части года судак питается в основном массовыми видами карповых рыб, таких как густера и синец, реже – молодью леща. Доли густеры и синца в желудках судака обычно были приблизительно равными с незначительным преобладанием второго (табл. 10).

Пищей судака становились рыбы, длина которых составляла обычно от 12 до 33% длины тела самого хищника. Наиболее крупной относительно себя добычей судак питался в октябре-ноябре, а наиболее мелкой – в апреле.

Отдельного упоминания заслуживает короткий период с конца июня по начало июля, когда вышеупомянутая закономерность соотношения линейных размеров хищника и его жертв нарушалась. Раньше этого срока происходит нерест волжской сельди *Alosa (Caspialosa) kessleri*. После икрометания сельди совершают пократную миграцию обратно в море, при этом большая часть посленерестовых рыб ослаблена или погибает, чем, вероятно, и пользуется судак – этот пищевой объект в конце июня – начале июля встречался в желудках судака с частотой 88% (n=389) (рис. 33).



Рисунок 33. Даже некрупные судаки активно питались волжской сельдью в июне – июле

Таблица 10. Характеристика питания судака на обследованном участке реки Ахтуба

Параметр	Месяц					
	Январь	Апрель	Июнь	Сентябрь	Ноябрь	Декабрь
Объем выборки, экз.	112	320	450	186	132	54
Длина тела рыб, см	<u>50.2</u>	<u>55.4</u>	<u>57.8</u>	<u>54.6</u>	<u>60.2</u>	<u>57.1</u>
	42-63	40-67	43-63	40-58	45-75	42-65
Доля рыб с пустыми желудками, %	0	28	0	32	15	0
Размер добычи, в % длины тела хищника	<u>7.5</u>	<u>13.5</u>	<u>45.6</u>	<u>15.4</u>	<u>21.1</u>	<u>26.7</u>
	5-11	12-17	35-58	12-18	15-25	17-33
Среднее соотношение компонентов питания, %						
Густера	22	40	8	31	32	21
Синец	25	44	11	34	36	18
Лещ	23	-	1	5	8	4
Чехонь	5	-	-	-	3	43
Сельдь	-	-	62	-	-	-
Щука	-	-	9	-	-	-
Бычки	-	-	-	11	-	-
Плотва	25	-	-	-	-	-
Неидентифицированные пищевые остатки	-	16	9	19	21	14

Примечание: над чертой – среднее, под чертой пределы варьирования

При этом желудки судаков длиной тела порядка 500 – 550 мм и массой 1 – 1,5 кг содержали в себе до 3 сельдей, длина тела которых составляла 260 – 280 мм. Таким образом, судак питался добычей, превышающей половину длины собственного тела (рис. 34).



Рисунок 34. Длина тела этого судака 551 мм, масса тела 1559 г. Непосредственно перед поимкой он заглотил волжскую сельдь *Caspialosa kessleri* длиной 273 мм. В его желудке были обнаружены останки другой сельди, предположительно – сходного размера

Следует отметить, что при обилии какого-либо пищевого объекта судак начинает питаться преимущественно им. Так, в начале июля 2013 г было зарегистрирована высокая частота встречаемости сеголеток щуки *Esox lucius* в желудках судака. При этом визуальный осмотр позволил установить, что в зоне прибрежных участков Ахтубы сконцентрировано множество молодых щук длиной порядка 12 – 20 см. В другие годы наблюдений подобной картины не наблюдалось. В сентябре в желудках многих судаков находили бычков из сем. *Gobiidae*. Перед формированием ледового покрова среди пищевых объектов судака начинает преобладать чехонь *Pelecus cultratus*, которая в этот период образует скопления в придонном слое воды. Несколько иная картина питания имела место в период ледостава – с января по март, когда судак практически любого размера переходил на питание подросшей молодью - сеголетками карповых рыб длиной 5 – 8 см. В течение этого периода основными кормовыми объектами судака были синец, густера, лещ и плотва *Rutilus rutilus* (табл. 10).

В районе работ судак проявляет наибольшую пищевую активность в течение ряда отрезков времени:

- 1) весной, после прогрева воды выше 5°C и до нереста;
- 2) с середины июня до середины июля, при температуре воды 22-25°C;
- 3) в октябре, на фоне падения температуры воды с 16 до 8°C;
- 4) перед ледоставом, при температуре воды 0,5-1°C и
- 5) в начале ледостава, в январе.

Примечательно, что за весь период наблюдений среди судаков не отмечены случаи каннибализма, в их желудках ни разу не были обнаружены окунь *Perca fluviatilis* и берш *Sander volgensis*, в том числе и в зимнее время.

ГЛАВА 5. СУДАК ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ: ЧАСТНЫЕ АДАПТАЦИИ И СТАТУС РУСЛОВОЙ ГРУППИРОВКИ (ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ)

В литературе нередко встречаются данные о существовании в некоторых (преимущественно крупных) речных системах полупроходных группировок судака (Белоголова, 2001; Белоусов, 2004; Гетманенко и др., 2012) и др. Вопросы, касающиеся численного соотношения полупроходных и жилых особей на тех или иных участках нижней Волги и других крупных рек остаются открытыми. Наши данные по микроэлементному составу отолитов позволили прояснить некоторые аспекты миграционной активности руслового судака из Ахтубы. Так, несмотря на значительную удаленность (около 250-270 км) района работ от Каспия, исследуемая локальная группировка судака оказалось неоднородной по образу жизни составляющих ее особей. Такая неоднородность наглядно проиллюстрирована на схеме (рис. 35). Не исключено, что подобная картина может наблюдаться и в нижнем течении других крупных рек каспийского и азово-черноморского бассейнов. В связи с тем, что судак в Ахтубе частично представлен мигрантными особями, выходящими на нагул в Каспийское море, он должен так или иначе быть связан с группировкой дельты Волги.

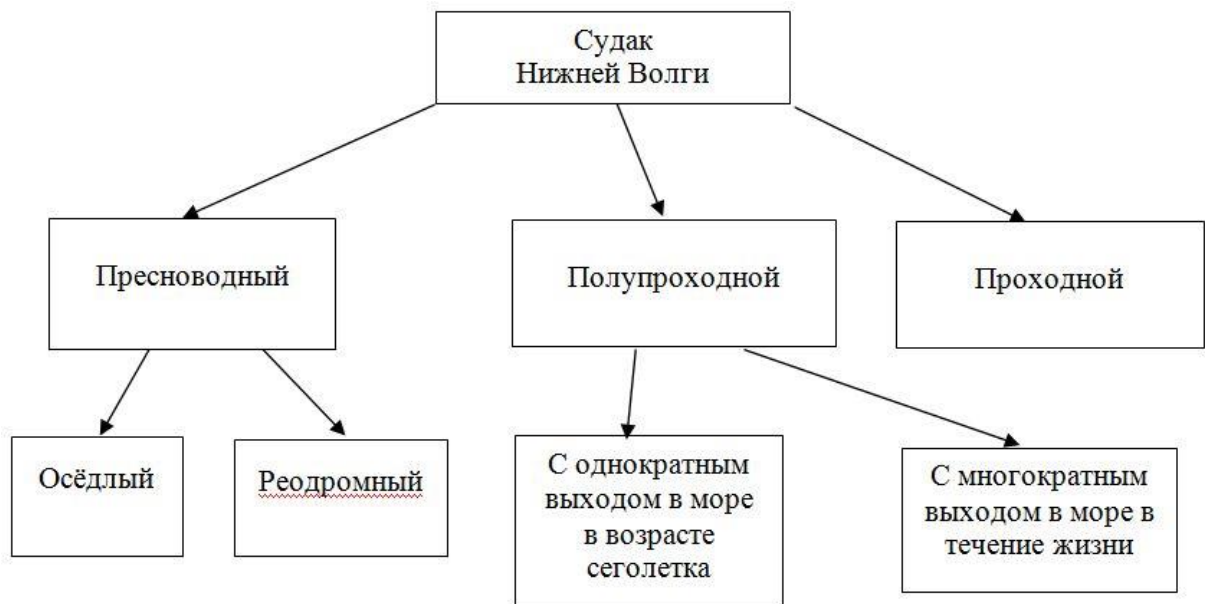


Рисунок 35. Разнообразие типов жизненной стратегии судака из русловых участков нижней Волги

Итак, часть особей судака не покидает пресных вод на протяжении всей жизни. Тем не менее, соотношение Sr^{2+}/Ca^{2+} в отолитах таких рыб может значительно колебаться, не достигая при этом порогового «морского» значения. Причины таких скачков в отолитах пресноводных судаков до конца неясны. Можно предположить, что на этот параметр влияют пищевые объекты судака. Дело в том, что некрупная рыба, ежегодно поднимающаяся из Каспия вверх по течению Волги и Ахтубы для нереста (например, каспийская сельдь и вобла *Rutilus rutilus caspius*), зачастую служит основной пищей судака. Возможно, потребление «морских» пищевых объектов вызывает незначительное повышение массовой доли Sr^{2+} в организме хищника и, соответственно, в его отолитах. Согласно некоторым исследованиям, количество этого элемента в отолитах рыбы, питающейся морской добычей, может на 10 – 15% превышать таковое в случае питания пресноводной пищей (Limburg, 1995; Farrell, Campana, 1996). Такого рода данные требуют дальнейших подробных исследований, так как, согласно (Kalish, 1990), характер поедаемой пищи не влияет на состав отолитов ряда видов рыб. В то же время, группировка пресноводного судака, вероятно, является гетерогенной по своему составу и состоит из оседлых особей, перемещения которых исчисляются сотнями метров, и реодромных рыб, совершающих миграции внутри речного бассейна на десятки и даже сотни километров (Павлов, Скоробогатов, 2014).

Полученные данные по содержанию Sr^{2+} в отолитах судака приблизительно соответствуют результатам работы Кэфманна с соавторами (Kafemann и др., 2000), в которых представлены данные по судаку бассейна Кильского канала бассейна Балтийского моря. Согласно этим исследованиям, при солёности канала, составляющей от 0 до 7‰, соотношение Sr^{2+}/Ca^{2+} в отолитах может достигать значения $5.7 \cdot 10^{-3}$ и даже более. Речь идет об отолитах судаков, нагуливающих в солоноватоводной части канала. Это значение соответствует данным, полученным в нашей работе для отолитов проходного и полупроходного судаков Ахтубы в период их нагула в Каспии (рис. 27, в).

Ранее считалось, что молодь судака в процессе ската задерживается в дельтовой части Волги, не перемещаясь в более соленые участки северного Каспия (Коблицкая, 1958; Серебров, 1972). Однако, в результате применения современных методов исследования образа жизни судака было установлено, что молодь имеет весьма широкое распространение в Северном Каспии, причем последнее в значительной мере зависит от величины стока Волги (Белоголова, 2001; Белоголова, 2010). Пребывание молоди судака в возрасте сеголетка в море хорошо проиллюстрировано и нашими данными (Глава 4, раздел 4.5, рис. 27). Речь идет об одном из вариантов реализации мигрантного образа жизни, когда высокая массовая доля Sr^{2+} в отолитах рыб соответствует первому году жизни особей (рис. 27, в). Высокое значение соотношения

Sr^{2+}/Ca^{2+} в отолитах молоди таких рыб (приблизительно до $9,3 \cdot 10^{-3}$) дает основание предположить, что места нагула сеголетков судака в море могут совпадать с таковыми для более крупных и половозрелых особей.

В исследованной выборке выделяется группа рыб, которая, выйдя в море, проводила там более одного года. Таких особей формально можно назвать «проходными» (рис. 35). В этом случае можно говорить о пропусках нереста судака в связи с длительным пребыванием в море. Ранее в литературе уже упоминалось, что судаки в течение нескольких лет могут находиться в море (Танасийчук, 1955; Танасийчук, 1974; Дирипаско, 2004).

Считается, что нагул в море является более эффективным, нежели в пресных водах (Танасийчук, 1955; Белый, 1965; Танасийчук, 1974; Lehtonen и др., 1996). Чтобы понять, какова ситуация в нашем случае, были построены распределения значений средних размеров рыб для каждого из возрастных классов (рис. 36). Верхняя кривая иллюстрирует данные по длине тела полупроходных судаков, а нижняя вторая – пресноводных. На рисунке 36 видно, что в каждом из возрастных классов судака полупроходные и проходные особи в размерах превосходят пресноводных. Особенно эта разница заметна у судаков в возрасте 3+ и 4+. Такие отличия свидетельствуют о более эффективном нагуле судака в морской воде по сравнению с пресной.

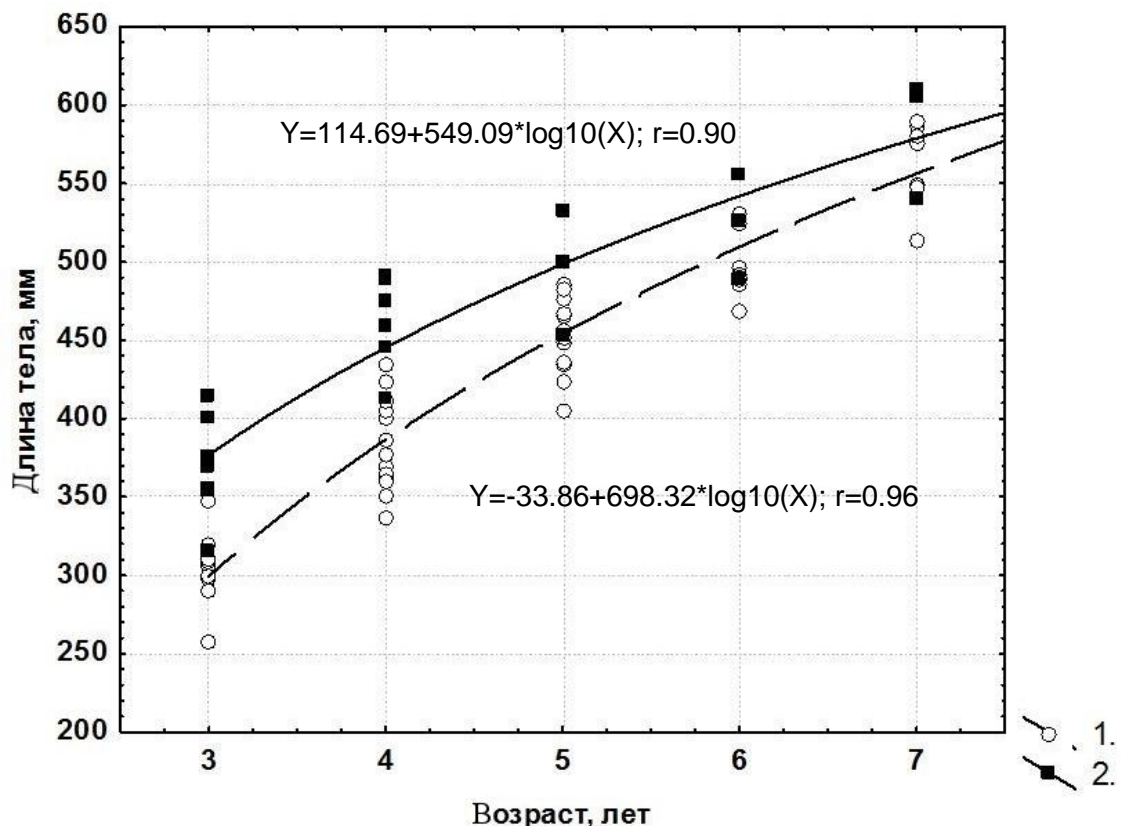


Рисунок 36. Зависимость длина-возраст пресноводного (1) и проходного и полупроходного (2) судака в выборке из р. Ахтуба

Вероятнее всего, образ жизни каждой конкретной особи судака определяется эпигенетически в зависимости от условий среды в данный момент в данном месте. Предположительно, судак остается в том месте, где и находится, если абиотические и биотические условия среды являются для него благоприятными. Если же, напротив, ему не хватает пищи, не подходит температура, уровень воды или же другие факторы среды не являются для судака «комфортными», происходит перемещение в другую локацию. Значительная часть литературных источников также констатирует доводы в пользу эпигенетической детерминации жизненной «стратегии» (Танасийчук, 1957; Белый, 1965; Танасийчук, 1974). С другой стороны, в Волгу и Ахтубу периодически заходят многочисленные стада проходных и полупроходных воблы, сельди и других видов мелких рыб. Судак, питаясь такой рыбой, может следовать за ними, перемещаясь как вверх по течению, так и вниз, преодолевая, возможно, даже значительные расстояния. Быть может, именно по таким схемам судак и выходит в море. Эти гипотезы могут объяснять столь разнообразное миграционное поведение судака, выявленное нами с помощью метода рентгенофлуоресцентного анализа отолитов. С другой стороны, согласно иному взгляду на этот вопрос, существует некая наследственная закрепленность подобного рода изменчивости (Трусов, 1958).

Следует отметить, что данное исследование есть лишь один из первых шагов на пути к изучению миграций судака Волго-Ахтубинской водной системы, и в настоящий момент исследована ограниченная по объему выборка всего из одного участка Волго-Ахтубинской водной системы. В связи с этим, необходимо привлечение дополнительного обширного материала и работ по мониторингу за популяционной структурой судака. Необходимо также расширить район работ вплоть до дельты Волги. Помимо этого, мало что известно о внутриречных миграциях судака – подобного рода данные носят лишь отрывочный характер. Поэтому, а также в связи с некоторой ограниченностью объема выборки, отдельные блоки схемы на рис. 35 требуют дальнейшей верификации. Теоретически, в разных частях русла крупных рек могут существовать химические маркеры – элементы или вещества, количество которых в воде достаточно велико, чтобы отразиться на микрохимическом составе отолитов или иных регистрирующих структур рыб. Анализ содержания подобных маркеров в организме рыб мог бы послужить прекрасным методом исследования внутриречных миграций судака или других видов рыб. Подобное предположение – еще один довод к проведению более детальных исследований микроэлементного состава регистрирующих структур рыб.

Результаты обловов в течение почти всего года показали, что судак в обследованном районе ведет подвижный образ жизни: рыбы постоянно перераспределяются по плесам, их скопления непостоянны (рис 19 – 20). Тем не менее, нам удалось выяснить, каких именно

участков водотока чаще всего придерживается судак. Отметим, что литературные данные по горизонтальному распределению судака крайне скудны. Имеющиеся знания наичаще касаются крупных водоемов, в которых непосредственно ведется промысел этого вида (Lind, 1977; Попов, 2014). При этом основное внимание уделяется глубинам, солености воды, наличию пищи и некоторым другим факторам, влияющим на распределение судака. Однако, другие, не менее значимые характеристики местообитаний судака, такие как особенности рельефа дна и система течений, остаются неосвещенными, хотя и могут быть определяющими.

Итак, согласно нашим наблюдениям, скопления судака в русле Ахтубы приурочены к определенным биотопам – поперечным гребням и продольным бровкам, которые являются геоморфологическими элементами складчатости речного аллювия (Чалов, 2008). Вокруг такого подводного рельефа существует система вихревых течений-вальцов (Lane, 1955; Bedient, Huber, 1992; Gordon и др., 1992). В подвалье поперечных складок, позади гребней, набегающий поток преобразуется в устойчивый антициклонический вихрь, осуществляющий перенос воды из толщи водного столба в направлении к дну (Знаменская, 1968; Гришанин, 1972; Чалов, 2008) (рис. 37).



Рисунок 37. Один из плесов Ахтубы, характеризующийся поперечно-исчерченным характером рельефа дна. Однако на поверхности сложный подводный рельеф и вихревые течения практически не видны

Более сложная система вихревых течений образуется на свалах глубин – бровках. В условиях набегающего потока воды вдоль всей длины бровки формируется цепочка циклонических вихрей. Кроме того, на излучинах реки от мелкого берега проходит придонное нисходящее течение, которое, сталкиваясь с вихрями вдоль гребня бровки, усиливает перенос воды из толщи в сторону дна (Маккавеев, 1971; Барышников, Попов, 1988; Алексеевский, 1998). В итоге, вдоль русловых бровок существует устойчивая зона вихрей-вальцов, своего рода «вихревая труба» с хорошо выраженным прижимным эффектом (переносом воды из толщи в придонные слои), который тем сильнее, чем больше скорость основного потока реки (Маккавеев, Чалов, 1970; Nowell, Jumars, 1984; Маккавеев, Чалов, 1986; Heed, Rinne, 1991).

Система течений в районе поперечных подводных гребней и вдоль русловых бровок (типы биотопов 1 и 2 соответственно) такова, что из толщи водного столба струями нисходящих потоков происходит захват дрифтовых беспозвоночных и молоди рыб, их постоянный поднос в придонный слой, в зоны вихрей-вальцов (Heed, Rinne, 1991; Vogel, 1994). В этом случае установленное нами скопление судака обусловлено формированием зоны повышенной концентрации кормовых объектов в придонной области, что повышает эффективность питания рыб в глубоких участках ахтубинских плесов (рис. 38).



Рисунок 38. Типичное место формирования вихревых явлений, водоворотов – участок вдоль крутого берега Ахтубы с перепадом глубины от 4 до 6 м («береговая бровка»)

Сходный образ жизни ведет судак и в другом биотопе – в коряжнике. В завалах деревьев на течении всегда формируется очень сложная система вихрей, нисходящих и восходящих потоков (Abbe, Montgomery, 1996; Gurnell и др., 2002), в результате взаимодействия которых образуются зоны повышенной концентрации кормовых объектов судака (Gurnell и др., 2005).

Иная ситуация складывается зимой, подо льдом. В этот период мы зафиксировали скопления судака вблизи берега, среди затопленного кустарника. Важно подчеркнуть, что возникновение и существование этого биотопа полностью обусловлено антропогенными факторами, воздействующими на весь нижеволжский бассейн. Важнейшим из них является регулируемый сток Волги через плотину Волгоградской ГЭС. В результате увеличенного стока в зимнее время в связи с интенсивной работой ГЭС, в Волге и Ахтубе наблюдается подъем уровня, тогда как в равнинных реках, в условиях ненарушенного стока, уровень воды, наоборот, падает (Чалов, 2008). В настоящее время в зимний период на Ахтубе сложилась нетипичная для равнинных водотоков ситуация, когда в результате затопления прибрежного кустарника в реке формируется новое местообитание. Одним из факторов, обеспечивающих привлекательность зоны затопленного кустарника для рыб является рост уровня воды в реке. При его подъеме вмёрзший в лед кустарник вырывается из грунта, и в воду из грунта попадают беспозвоночные (например, личинки хирономид-дендрофилов, как это наблюдается в Рыбинском водохранилище – (Рыбы рыбинского водохранилища..., 2015). Постоянный приток бентосных беспозвоночных привлекает молодь рыб и взрослых бентофагов, которые, в свою очередь, привлекают хищников, и в первую очередь – судака. Такого рода зимнее распределение судака описано нами впервые. В том случае, если уровень воды в Ахтубе в подледный период низкий, судак придерживается более привычных мест – плесов и коряжников. Эти данные говорят о высоком уровне экологической пластичности судака, о его способности осваивать разнообразные ресурсы, подстраиваясь под изменяющиеся условия среды (в том числе под воздействием антропогенного фактора). Полученные данные показывают, что образ жизни, перемещение и распределение судака в русловых участках Ахтубы существенно отличаются от таковых в дельте Волги, где он ведет полупроходной образ жизни, а его миграции в Северный Каспий и обратно в пресные воды носят регулярный характер (Танасийчук, 1957; Танасийчук, 1974; Попов, 2014) и др.

Горизонтальное распределение судака может быть тесно связано с его питанием. Ряд исследователей полагают, что доступность корма в том или ином месте является одним из главных факторов, определяющих присутствие в нем судака (Болотова и др., 1995; Попов, 2014). Более того, в случае перемещения косяков мелкой рыбы скопления хищника следуют за ними, если абиотические условия среды на новом месте (температура воды, соленость, глубина и пр.) являются подходящими для вида. С другой стороны, при наличии достаточного количества

корма судак стремится занять участки, характеризующиеся определенным сочетанием абиотических условий.

Наши данные по питанию судака в русловых участках Ахтубы, в целом, соответствует описанному для вида из других частей ареала (Popova, Sytina, 1977; Мирзаев, 1994; Ložys и др., 2003; Ozvarol, Karabacak, 2011; Коваленко, 2015). По данным большинства авторов, этот вид питается относительно некрупной добычей, редко превышающей 30% длины тела хищника. Однако, определяющим параметром является не длина, а высота тела жертвы. Так, в оз. Выртсьярв (Эстония) судак предпочитает снетка и окуня лещу при наличии достаточного количества всех трех указанных видов рыб (Kangur и др., 2007). Традиционно считается, что размер добычи обусловлен относительно небольшими для хищника размерами рта и глотки (Kangur и др., 2007). Однако, согласно нашим данным, этот хищник может поедать добычу, длина которой превосходит половину его собственной. Некоторые авторы также упоминают о питании судака крупной добычей – до 40% от длины тела хищника (Мирзаев, 1994). Таким образом, нельзя однозначно утверждать, что судак предпочитает мелкую добычу более крупной. Скорее всего, речь идет о совокупности таких параметров, как численность кормового объекта, а также соотношении затрачиваемых на охоту усилий к получаемой энергетической «прибыли». Комплекс этих условий в данном случае можно назвать доступностью того или иного пищевого объекта. Наглядной иллюстрацией этого принципа может послужить ситуация с каспийской проходной сельдью. В случае обилия ослабленной после нереста или даже снулой сельди относительно крупного размера затраты энергии на преследование и поимку более мелких, «привычных» пищевых объектов судака представляется менее целесообразным. Вероятно, при постоянном наличии такого источника пищи, как проходная сельдь, спектр питания взрослого судака практически на 100% был бы представлен этим доступным объектом.

Необходимо пояснить упомянутую выше особенность поведения судака, заключающуюся в том, что взрослые особи часто обитают в зоне вихревых течений вдоль продольных бровок и поперечных гребней. Такое пространственное распределение может говорить не только о тяготении судака к защищенным от основного течения местам, но и об особенностях его пищевого поведения в районе работ, особенно в период с конца июня по начало июля. Не исключено, что близ подобных круговых вихревых потоков судак фактически ведет себя скорее как хищник-засадчик, нежели как угонщик. В этот отрезок времени ослабленная и снулая сельдь концентрируется внутри подобных вихрей, и судаку достаточно лишь выхватывать добычу, что он, по всей видимости, и делает. Эта гипотеза выглядит весьма правдоподобной в связи с тем, что в этот период, во-первых, доля сельди в рационе судака велика; и, во-вторых, велика плотность судака на подобных участках по данным гидроакустических съемок.

В аспекте питания судак проявляет пластичность: при сокращении численности основного кормового объекта в водоеме он переходит на питание другим кормом, осваивая наиболее распространенную и легкодоступную добычу (Майский, 1955; Ložys и др., 2003). Частным случаем подобного свойства можно назвать переход судака Волго-Ахтубинской водной системы на питание проходной сельдью или сеголетками щуки в случае обилия этих пищевых объектов. Причем, если в первом случае речь идет о периодическом и более-менее стабильном от года к году явлении, то отмеченная нами в 2013 году ситуация с сеголетками щуки носит эпизодический характер, так как в другие годы наблюдений молодь щуки не характеризовалась столь значительной численностью. Другим примером указанного свойства может послужить динамика в питании судака Рыбинского водохранилища. В период с 1940-х годов до настоящего времени спектр кормовых объектов судака и их доли в рационе неоднократно изменялись в этом водоеме. В первую очередь, это связано с сильными колебаниями численности тех или иных видов рыб в водохранилище вплоть до полного исчезновения одних и появления новых видов (например, видов-вселенцев снетка *Osmerus eperlanus* и тюльки *Clupeonella cultriventris* – (Рыбы рыбинского водохранилища..., 2015)). Спектр питания судака и частота встречаемости разных пищевых объектов при этом претерпевали кардинальные изменения (Рыбы рыбинского водохранилища..., 2015). Все это говорит о высокой экологической пластичности судака, направленной, вероятно, на обеспечение выживания вида в широком и изменяющемся диапазоне пищевых условий конкретного местообитания.

В литературных источниках отмечается, что молодь судака обычно довольно рано переходит на питание рыбой, доля которой в рационе постепенно возрастает, зачастую к годовалому возрасту полностью замещая все остальные пищевые объекты (Балагурова, 1963). Однако, изучение особенностей питания молодежи судака в Рыбинском водохранилище позволило сделать заключение, что сеголетки по типу питания подразделяются на 2 группы. Часть особей быстро переходит к облигатному хищничеству, другая часть – продолжает питаться преимущественно планктонными и бентосными организмами. К осени «хищная» молодь превосходит по длине тела планктофагов до 2 раз. Судак длиной 25 мм может поедать рыбу длиной до 96% от собственной в том случае, если добыча имеет вытянутую форму тела (например, корюшка), что дает хищной молодежи неоспоримое преимущество и обеспечивает быстрый рывок в росте (Рыбы рыбинского водохранилища..., 2015). Не исключено, что схожая ситуация может иметь место и в Волго-Ахтубинской водной системе. Возможно, трофическая специализация молодежи и является одной из причин ската части молодежи судака вниз по течению из района работ вплоть до Каспийского моря. В таком случае происходил бы рост миграционной активности сеголеток-планктофагов судака с целью поиска пищи. Возможно, именно так, под

влиянием переменчивых факторов внешней среды, и происходит формирование полупроходной и проходной части популяции судака Волго-Ахтубинской водной системы.

В ряде популяций судака по ареалу отмечен каннибализм (Мирзаев, 1994; Valik и др., 2006; Kangur и др., 2007; Коваленко, 2015). Ввиду незначительных частот встречаемости и значимости молоди своего вида в питании, подобное явление стоит скорее отнести к разряду случайных. Нами не было зарегистрировано ни одного случая поедания судаком представителя своего же вида. Возможно, это связано с тем, что, во-первых, кормовая база в Волго-Ахтубинской водной системе способна судаку обеспечить питание рыбами других видов, а, во-вторых, с тем, что молодь судака в районе работ, по данным обловов и гидроакустических съемок, пространственно разобщена с крупными особями. Не исключено, что в местах гипотетического скопления молоди взрослый судак употреблял бы ее в пищу как наиболее доступный объект.

Возраст полового созревания судака в разных популяциях неодинаков (табл. 11), что, по мнению многих авторов, вызвано разницей в темпе его роста (Lappalainen и др., 2003). В частности, на дальнейший темп роста в значительной мере может влиять интенсивность питания и темп роста молоди судака именно в первый год жизни (Зыков, Иванов, 2008). Кроме того, даже в рамках одной популяции возраст полового созревания отдельных особей может варьировать (табл. 11).

Таким образом, в разных популяциях самцы судака достигают половой зрелости в среднем в 3 года, а самки – будучи на год старше. Однако, на юге ареала созревание происходит на год раньше, а у северных его границ – на год позднее.

Таблица 11. Возраст полового созревания самцов и самок судака в популяциях из разных частей ареала

Локальность, источник данных	Возраст созревания самцов	Возраст созревания самок
Озера на юге Финляндии (Lind, 1977)	4-5	4-5
Южносурханское вдхр., Узбекистан (Мирзаев, 1994)	(1) 2	(2) 3
Дельта р. Урал, северный Каспий (Попов, 2014)	3	4
Куршский залив Балтийского моря (Голубкова, 2003)	3	4
Краснодарское вдхр. (Коваленко, 2015)	(2) 3	4
Дельта р. Волга (полупроходной судак) (Кузьмин, 1958b)	(2-4) 3	(2-4) 3
Р. Ахтуба (наши данные)	(2-5) 3	(3-5) 4

Примечание: за скобками показан возраст массового созревания, в скобках – более редкие случаи

Существенные отличия наблюдаются в экологии размножения судака обследованного нами участка Ахтубы по сравнению с судаком из дельты Волги и других водных объектов. Для размножения производители судака из русла Ахтубы совершают миграции в затопляемую пойму и в качестве нерестовых участков выбирают временные водоемы придаточной системы реки. При этом площади таких участков здесь невелики, массовые нерестилища не выявлены. В то же время, в дельте Волги судак нерестится повсеместно – в протоках, на раскатах, в пойменных озерах, и повсюду на его нерестилищах отмечаются высокие плотности производителей, когда на площади в несколько десятков м² размножаются сотни пар производителей, а соседние гнезда соприкасаются краями (Воноков, Танасийчук, 1955; Коблицкая, 1957; Коблицкая, 1966; Алехина, Финаева, 2001). Как показали наши наблюдения, нерестовый ход судака в районе наших исследований строго сопряжен с подъемом уровня воды в реке, что сдвигает его нерест на более

поздний срок – примерно на 1 – 2 недели по сравнению с дельтой Волги. В то же время, выход судака для нереста в пойменные водоемы приводит к тому, что его размножение происходит при более высокой температуре, чем в дельте (11-17°C в обследованном районе против 6-12°C в дельте Волги), но при этом сроки нереста более сжатые - 12-14 дней против 21-34 соответственно (данные по дельте Волги) – (Воноков, Танасийчук, 1955; Алехина, Финаева, 2001). По топографии нерестилищ и устройству нерестовых гнезд отличий между пойменным участком Ахтубы и дельтой Волги не обнаружено.

В связи с тем, что судак имеет весьма обширный ареал, сроки его нереста могут различаться в значительной степени (табл. 12). В первую очередь это связано с разницей в климатических условиях того или иного местообитания.

Тем не менее, практически во всех рассматриваемых водоемах и водотоках оптимальной для нереста, как видно из табл. 12, является температура воды порядка 12 - 15 °C (Воноков, Танасийчук, 1955; Мирзаев, 1994; Алехина, Финаева, 2001; Голубкова, 2003; Рюкшиев, 2010; Попов, 2014; Коваленко, 2015) и др. Таким образом, молодь судака появляется на свет позже, чем у большинства других хищных видов рыб, таких как щука, окунь. С другой стороны, сеголетки судака оказываются в благоприятных для быстрого роста условиях: высокая температура воды и обилие планктона близ нерестилищ судака, вероятно, способствуют быстрому переходу на питание личинками и мальками карповых рыб.

Зачастую нересту судака предшествуют миграции, длительность которых и преодолеваемые при этом расстояния могут быть различны. Так, в р. Урал весенний ход происходит преимущественно с момента таяния льда и до мая, тогда как более массовый осенний – с августа по ноябрь с пиком в октябре. Таким образом, полупроходной судак этой популяции подразделяется на озимую и яровую формы (Берг, 1949; Попов, 2014). Популяции судака, которые приурочены к внутренним водоемам и не имеют возможности выходить в море, демонстрируют разную степень преднерестовой миграционной активности. К примеру, часть судака, обитающего в Рыбинском водохранилище, нерестится непосредственно в нем на глубинах от 2 до 10 м, используя в качестве нерестового субстрата в основном растительность. Другая часть для нереста поднимается вверх по течению некрупных притоков, откуда молодь позднее скатывается в водохранилище (Рыбы рыбинского водохранилища..., 2015).

Таблица 12. Краткая сравнительная характеристика особенностей нереста судака в разных частях ареала

Локальность	Температура нереста, °С	Сроки нереста	Нерестовой субстрат
Р. Ахтуба (наши данные)	10,8 – 16,7	1 – 15 мая	А). Прошлогодняя растительность Б). Твердый грунт: песок, галька, ракушка
Дельта Волги (Воноков, Танасийчук, 1955; Алехина, Финаева, 2001)	6-12	Конец апреля – начало мая	А). Прошлогодняя растительность, древесный «мусор», корни Б). Песок
Куршский залив Балтийского моря (Голубкова, 2003)	15 – 18	Май	Не указан
Юг Узбекистана (Мирзаев, 1994)	10 – 16	Февраль – май	А). Растительность Б). Твердые грунты (без постройки гнезда)
Р. Урал (Попов, 2014)	7,5 – 18	Апрель – май	А). Корни растений Б). Песчаный или песчано-илистый грунт
Оз. Ханка (Шаповалов, Королева, 2013)	11,0–12,5	Конец апреля - май	Корни растений
Краснодарское вдхр. (Коваленко, 2015)	12 – 16,5	Апрель	Корни растений в песчаном грунте
Оз. Онежское (Рюкшиев, 2010)	12 – 18	Июнь – июль	А). Песчано-каменистый грунт Б). Каменистый грунт

Наши наблюдения, к сожалению, не позволяют однозначно утверждать что-либо касательно нерестовых миграций судака Волго-Ахтубинской водной системы. Тем не менее, если исходить из разнокачественности встреченных в районе работ судаков по образу жизни (пресноводные, полупроходные и проходные особи) можно предположить, что часть судаков преодолели весьма значительные расстояния (порядка 250 км) по пути из моря именно к своим нерестилищам. Не исключено, что столь значительные миграции судака для размножения осуществляются посредством описанного для окуневых рыб явления хоминга (Lappalainen и др., 2003), когда созревшие рыбы из года в год возвращаются для нереста в одни и те же места, где сами когда-то появились на свет. Таким образом, в разных частях крупных водоемов судак может образовывать изолированные нерестовые популяции (Lind, 1977). По всей видимости, такое поведение являет собой приспособление, направленное на освоение больших, удаленных или новых территорий и уменьшение внутривидовой конкуренции. В то же время, вполне вероятно, что полупроходные, проходные и резидентные особи нерестятся вместе, а онтогенез молоди протекает по сценарию, определенному эпигенетически и может значительно различаться.

Выбор нерестилищ судаком Волго-Ахтубинской водной системы в целом соответствует той картине, которая возникает в процессе анализа данных литературы (Мирзаев, 1994; Рюкшиев, 2010; Никитин, 2013; Попов, 2014) и др. В большинстве участков ареала необходимые виду условия для нереста сосредоточены в зоне разливов и временных водоемов придаточной системы. Два варианта предпочитаемого нерестового субстрата также в целом типичны для вида, как и постройка своеобразных гнезд – углублений в субстрате. Последнее, согласно данным литературы, не является непременным атрибутом нерестового поведения судака в некоторых местообитаниях. Так, в водохранилищах юга Узбекистана судак, мечущий икру на твердых каменистых грунтах, никаких гнезд не сооружает. В то же время, в случае, когда нерест происходит на песчаных или мягких грунтах, гнездо все же самцом формируется (Мирзаев, 1994). При описании нерестилищ и нереста судака разные авторы не отмечали какую-либо разницу в выборе участка нерестилища или нерестового субстрата производителями разного размера. В то же время, нами было установлено, что нерест более крупных производителей был отмечен на глубинах около 2-3 м, тогда как менее крупных – около 1-2 м. Не исключено, что нерестилища в более глубоких участках пойменных водоемов предпочтительны для судака в районе работ, так как ранее было показано, что чаще всего первыми приходят на нерестилища и занимают лучшие участки для откладки икры именно крупные особи (Lappalainen и др., 2003).

Специфика нереста судака Волго-Ахтубинской водной системы обусловлена антропогенным воздействием – постройкой плотины Волгоградской ГЭС и зарегулированием стока. Это говорит о способности вида приспосабливаться к резко меняющимся условиям среды.

А возможность осваивать новые биотопы и ресурсы (как и в случае с зимним распределением судака, см. выше) крайне важна для выживания вида в условиях масштабной антропогенной трансформации нижеволжского бассейна. В то же время, в силу ряда объективных причин, репродуктивное поведение и некоторые особенности нереста судака в районе работ и Волго-Ахтубинской водной системе в целом остаются слабо изученными, что является предпосылкой к детальному исследованию этого важного аспекта биологии вида.

Возрастная структура группировки судака в районе работ оказалась достаточно сложной: максимальный возраст рыб составил 15 лет. Молодь судака возраста 0+ и 1+ практически не встречалась, несмотря на интенсивные попытки их целевого отлова с применением разнообразных снастей на разных глубинах в июне – октябре. В обследованном районе Волго-Ахтубинской водной системы обнаружены существенные отличия судака по возрастному и размерному составу от судака сопредельных участков, в первую очередь - дельты Волги. Так, наибольшую долю в выборках 2011-2014 гг., собранных в р. Ахтубе на участке Бугор-Харабали составляют рыбы возраста от 3+ до 6+ (рис. 23). Тогда как в дельте Волги продолжительность жизни судака составляет не более 7-8 лет, а в нерестовом стаде преобладают рыбы 3-5 лет (Берг, 1949; Танасийчук, 1974; Казанчеев, 1981; Abdolmalaki, Psuty, 2007). Не исключено, что такая разница в продолжительности жизни и возрастном составе группировок судака из Волго-Ахтубинской водной системы и дельты Волги связана с образом его жизни. В дельте Волги обитают преимущественно полупроходные особи, отличающиеся большей скоростью роста, более ранним достижением половой зрелости, но меньшей продолжительностью жизни (Кузьмин, 1958b; Попов, 2014). Исследуемая нами группировка судака из Волго-Ахтубинской водной системы состоит преимущественно из жилых и реодромных особей, созревающих позже и имеющих большую продолжительность жизни.

В то же время известно, что во многих водоемах и водотоках максимальный отмеченный возраст судака не уступает или даже превосходит зарегистрированный нами. Так, Куршском заливе Балтийского моря максимальный возраст судака составляет 17 лет (Голубкова, 2003), а в некоторых северных водоемах, например, Финляндии – до 20 лет (Lind, 1977). Таким образом, возрастная структура судака из русловых участков Ахтубы в большей степени соответствует популяциям из северной и северо-западной частей ареала вида (Берг, 1949; Балагурова, 1963; Кудерский, 1967; Стрельников, 1996; Рыбы рыбинского водохранилища..., 2015), но не характерна для нижнего течений крупных рек Каспийского и Азово-Черноморского бассейнов.

Не менее показательными оказались результаты сравнения размерного состава популяций судака из разных частей ареала (табл. 13). Видно, что двухлетки из р. Ахтуба имеют наибольшую длину из рассмотренных. Возможно, это связано с выявленными нами особенностями

размножения судака в Волго-Ахтубинской водной системе, когда нерест происходит на хорошо прогреваемых разливах, во временных водоемах, где сеголетки судака осваивают богатую кормовую базу планктонных ракообразных и подросших личинок карповых рыб.

Таблица 13. Средние наблюдаемые длины (см) судака из разных частей ареала

Возраст, лет	Р. Ахтуба	Низовье р. Урал	Низовье р. Волга	Финский залив	Куршский залив Балтийского моря	Куйбышевское вдхр.
	Наши данные	(Петрова, 1980b)		(Lehtonen, 1983)	(Голубкова, 2003)	(Кузнецов, 2010)
1	238,00	191	200	-	-	104
2	292,71	332	330	188	216	199
3	331,46	380	406	258	293	279
4	402,47	434	464	319	369	355
5	453,13	492	536	382	416	409
6	500,82	555	-	400	470	447
7	510,79	607	-	416	519	507
8	615,64	652	-	442	570	-
9	655,33	-	-	488	577	-
10	694,00	-	-	512	-	-
11	717,67	-	-	-	-	-
12	757,67	-	-	-	-	-
13	769,00	-	-	-	-	-
14	821,00	-	-	-	-	-
15	834,50	-	-	-	-	-

В последующие годы жизни судак из низовьев Волги и Урала имеет большую длину, чем в Ахтубе. Всего вероятнее, это связано с полупроходным и проходным образами жизни таких рыб и, соответственно, высокоэффективными периодами морского нагула. В заливах Балтийского моря абиотические условия, вероятно, менее благоприятные для вида, поэтому средние длины рыб каждого из возрастных классов меньше, чем у судака из Ахтубы. По всей видимости, то же можно сказать и о популяции судака из Куйбышевского водохранилища (Кузнецов, 2010). В целом, для судака из бассейна р. Волги установлено, что темп роста судака в каскаде водохранилищ Волги от Рыбинского до Волгоградского (то есть в направлении с севера на юг) увеличивается (Кузнецов, 2010).

Итак, совокупность уникальных условий существования судака в Волго-Ахтубинской водной системе способствовала появлению у него некоторых поведенческих адаптаций, а также стала причиной формирования отличий по основным биологическим параметрам от судака из дельты Волги. Поэтому представляется целесообразным сравнение судака из русел Ахтубы и Волги с другими географическими группировками и по морфометрическим признакам.

В районе работ реки Волга и Ахтуба протекают почти параллельно и недалеко друг от друга, соединены двумя протоками, по которым вода из Волги попадает в Ахтубу. Судак, вероятно, перемещается по этим протокам из одной реки в другую. Во время весеннего подъема уровня воды в Волго-Ахтубинской водной системе острова между реками в значительной мере оказываются под водой. Часть судака при этом попадает во временные протоки и озера, где также происходит и нерест этого вида. Тем самым есть основания предполагать, что пространственная изоляция между судаком Ахтубы и Волги маловероятна. Тем не менее, ввиду существенных различиях в условиях обитания судака в русле Ахтубы по сравнению с руслом Волги, было решено провести сравнительный анализ морфологии судака из обеих рек (табл. 9; рис. 30).

В среднем судак в выборке из Волги имеет несколько меньший размер, чем в Ахтубе ($l = 352,9 \pm 8,2$ мм и $396,8 \pm 4,8$ мм, соответственно). Оказалось, что судак из Волги характеризуется меньшим заглазничным расстоянием, более длинными челюстями, более высокой головой на уровне затылка, более высокими спинными, анальным, грудными и брюшными плавниками, а также расположенными ближе к голове основаниями брюшных и анального плавников по сравнению с судаком из Ахтубы (табл. 9). Полученные результаты, выявившие достоверные различия по 15 пластическим признакам иллюстрируют пластичность внешней морфологии судака, которая, вероятно, отражает разницу в условиях среды обитания рыб. Так, по сравнению с Ахтубой, Волга характеризуется более сильным и структурированным течением, слабо выраженными элементами поперечного строения дна (гребнями и застругами), более резко выраженными продольными бровками, большими глубинами, иной динамикой температуры, и,

в целом, более динамичной геоморфологией русла, дна и береговой линии. Так, на протяжении периода наших работ, строение русла Ахтубы оставалось более или менее неизменным, от года к году лишь появлялись новые коряги и разрушались прежние завалы. Напротив, в русле р. Волги на протяжении периода работ, мы наблюдали масштабные изменения в характере русла во многих ее участках: сток перераспределялся по разным протокам, омывающим острова, появление обширных мелей и осередков на месте глубоких участков, исчезновение небольших островов в русле, разрушение мощных коряжников в одних местах и появление завалов в других и т. д. Таким образом, в русле Волги судак обитает в условиях сильно меняющихся местообитаний, причем перемены могут происходить в течение одного сезона открытой воды. Тогда как судак в Ахтубе живет в значительно более стабильном состоянии абиотических факторов внешней среды. В результате, судак в Волге характеризуется большей подвижностью по сравнению с Ахтубой, что, в целом, подтверждается данными наших собственных наблюдений и рыболовов-любителей, привлеченных к сбору материала. В то же время, обращает на себя внимание факт отсутствия достоверных различий по меристическим признакам между судаком из Волги и Ахтубы (табл. 9). Этот факт может быть обусловлен сходством в условиях размножения судака из Волги и Ахтубы (в пойме и междуречье) – известно, что меристические признаки формируются в раннем онтогенезе и не подвержены возрастным изменениям (Петрова, 1981b).

Выявленная нами морфологическая пластичность судака, обитающего в руслах связанных протоками рек, позволяет предположить, что судак Волго-Ахтубинской водной системы может значительно отличаться от других географических группировок, тем более, что разными авторами была показана хорошо выраженная морфологическая пластичность судака в различных условиях существования и в разных участках ареала (Логвинович, 1955; Ložys и др., 2003; Коновалов, 2004; Мищенко, Бегманова, 2013; Kohlmann и др., 2013).

Для проверки этой гипотезы был проведен кластерный анализ (UPGMA-кластеризация) 7 выборок судака из разных частей ареал. Сравнение наших выборок из Ахтубы и Волги выполнено с привлечением 14 пластических и 4 меристических признаков судака из Краснодарского водохранилища (Коваленко, 2015), Выгозерского водохранилища (Рюкшиев, 2009), участка р. Дунай близ Белграда (Krpо-Cetkovic, Stamenkovic, 1996), а также нижнего течения рек Волга и Урал (Петрова, 1980b). Все эти водные объекты расположены в разных частях ареала судака и в значительной мере различаются по биотическим и абиотическим условиям среды.

Результаты кластерного анализа по 14 пластическим и 4 меристическим признакам, а также по совокупности пластических и меристических признаков внешней морфологии представлены на рис. 39, 40 и 41, соответственно.

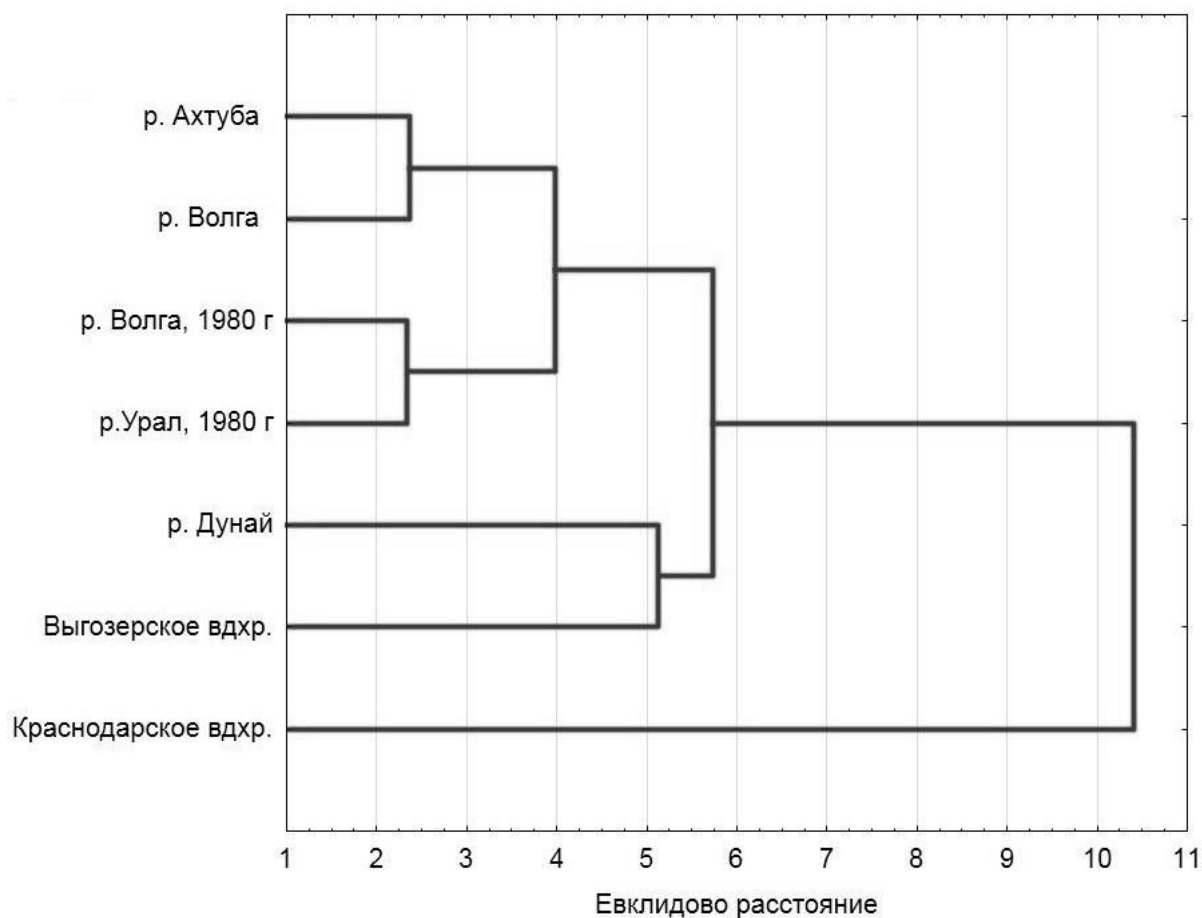


Рисунок 39. Степень сходства некоторых популяций судака по совокупности 14 пластических признаков

По пластическим признакам наибольшим сходством характеризуются наши выборки из русловых участков Ахтубы и Волги, а также из участков нижнего течения рек Волги и Урал. Вместе они формируют единых кластер. Кластеризация подобного рода видится обоснованной. Так, наши выборки из Ахтубы и Волги представляют рыбы, живущие в руслах крупных равнинных рек, на больших глубинах и сильном течении. Сходство судака из участков нижнего течения рек Волги и Урал может быть обусловлено доминированием особей с полупроходным образом жизни в солоноватоводной части Северного Каспия. Наиболее обособленное положение заняла выборка судака из Краснодарского водохранилища, а выборки из Карелии (Выгозерское водохранилище) и Западной Европы (р. Дунай) заняли промежуточное положение между волго-уральскими и краснодарской (рис. 39).

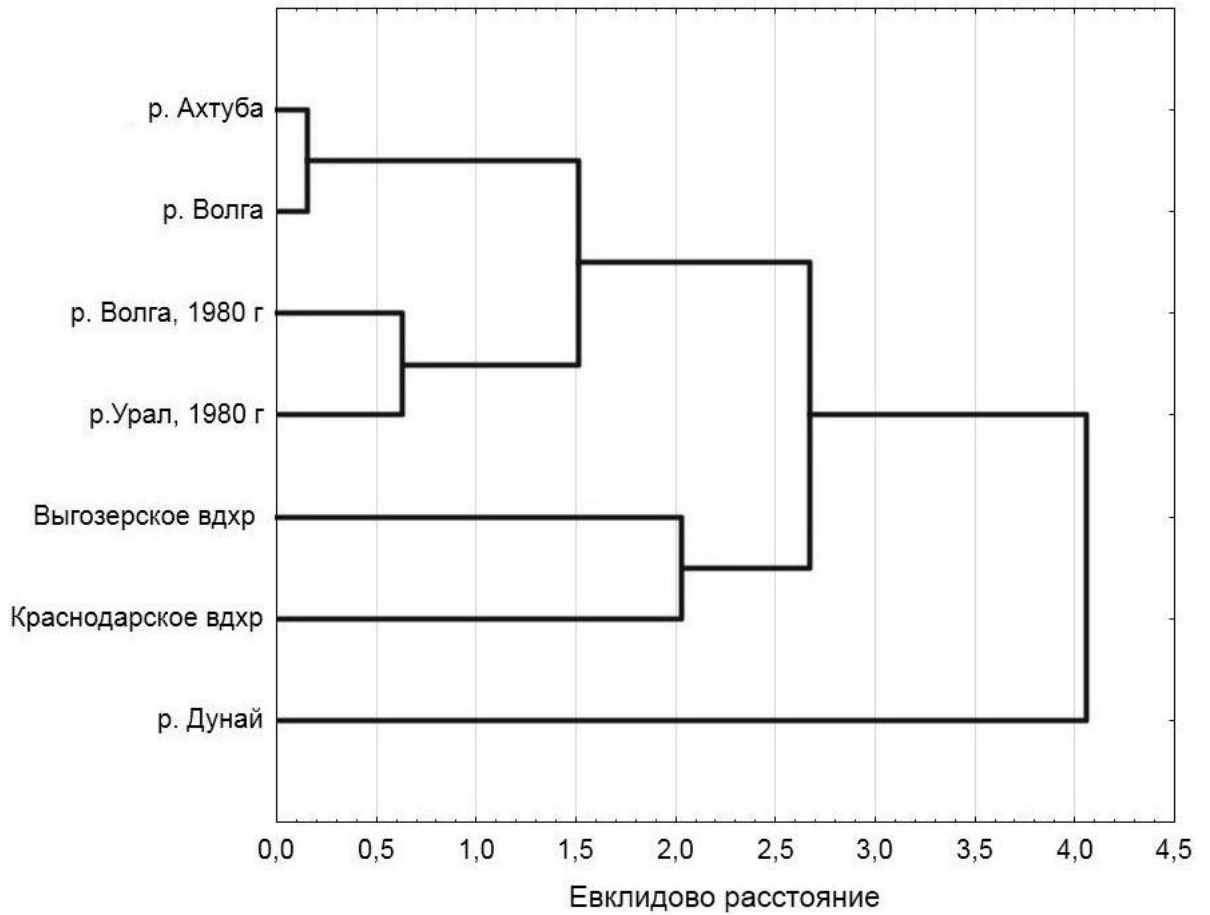


Рисунок 40. Степень сходства некоторых популяций судака по 4 меристическим признакам

По меристическим признакам наблюдается несколько иная картина, хотя фенетические отношения выборок судака из Волго-Ахтубинской водной системы и участков нижнего течения рек Волга и Урал сохранились такими же (рис. 40). Однако, в отличие от дендрограммы, выстроенной по пластическим признакам, наиболее обособленной по меристическим признакам оказалась выборка из р. Дунай (рис. 40).

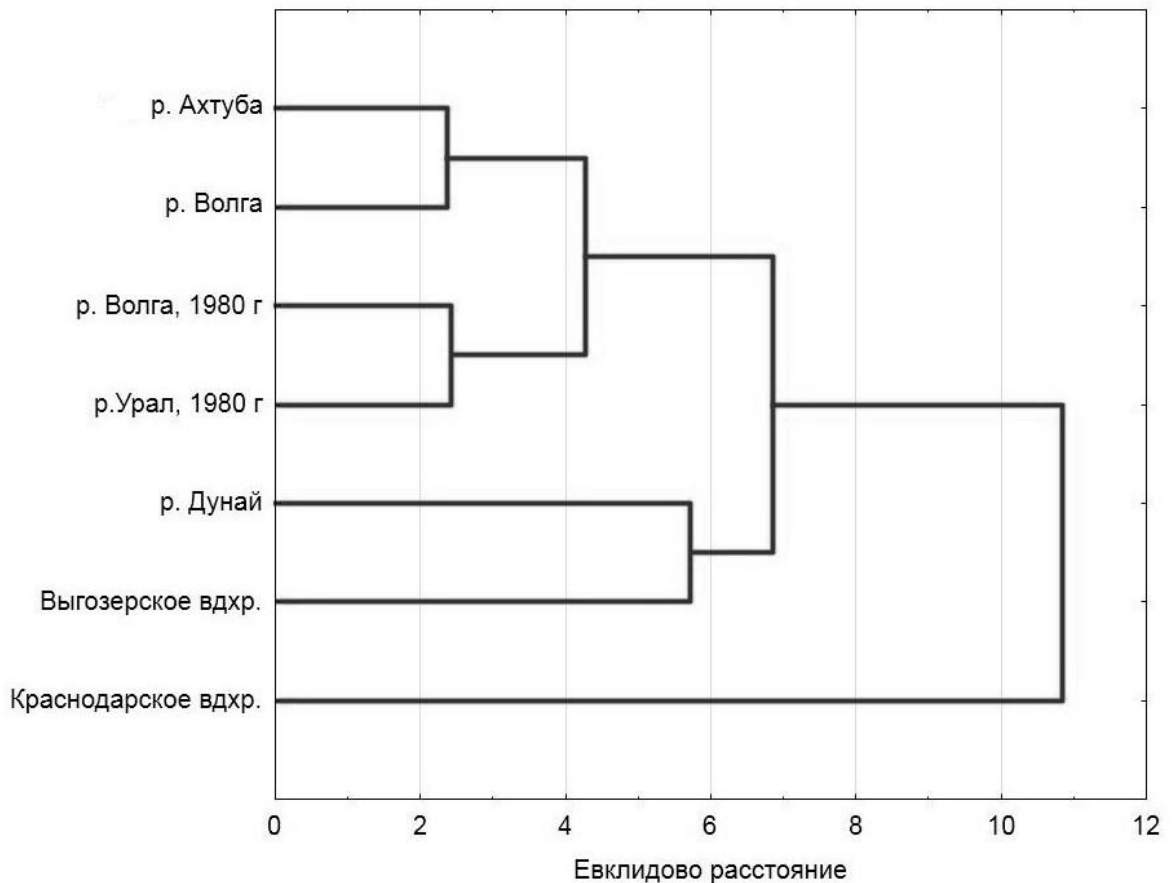


Рисунок 41. Степень сходства некоторых популяций судака по 18 морфологическим признакам

Результаты кластеризации по совокупности 18 признаков внешней морфологии в целом аналогичны таковым, полученным при использовании пластических признаков. Представляется важным отметить кластеризацию обеих выборок из Волго-Ахтубинской водной системы (наши выборки из Ахтубы и Волги): выявленные нами различия судака из Ахтубы и Волги по пластическим признакам оказались не столь существенными по отношению к выборкам из других участков ареала. Обособленность судака из Краснодарского водохранилища обусловлена, скорее всего, специфическими особенностями этого водоема. Краснодарское водохранилище из рассмотренных водных объектов имеет наиболее южное расположение, его акватория имеет сложную конфигурацию и особенную систему течений, его притоками являются реки предгорного и горного типа (Коваленко, 2015). Поэтому, вероятно, судак этой популяции ведет несколько другой образ жизни, питается иными пищевыми объектами и т.д., что, несомненно, способствует формированию его отличий от других. При сравнении популяции судака Краснодарского водохранилища с другими (Коваленко, 2015) было выявлено ее сходство с популяцией из нижнего течения р. Кубань, но обособленность от ряда других географических группировок; последнее положение нашло подкрепление и в нашей работе.

Интерпретация сходства судака из р. Дунай и Выгозерского водохранилища, особенно в отсутствии дополняющих материалов по другим водоемам в северо-западной части ареала и в Западной Европе, затруднительна. Дунайская и выгозерская популяции не только обитают в совершенно различных климатических условиях, но и приурочены к водным объектам разного типа.

Примечателен факт отсутствия полового диморфизма в выборке судака из р. Ахтубы (табл. 7), причем достоверные различия выявлены только по двум пластическим признакам – длине тела до конца чешуйного покрова (L) и длине предчелюстной кости (L_{Pmx}). В то же время, величина различий мала, поэтому интерпретировать их пока представляется затруднительным. Согласно данным литературы, половой диморфизм по морфологическим признакам для судака также не характерен (Akbarzadeh и др., 2009). Однако некоторые авторы установили, что преднерестовый период у самок форма тела более округлая по сравнению с самцами, что связано с развитием яичников (Pares-Casanova, Cano, 2014; Коваленко, 2015). Наши же данные получены от особей, выловленных летом и осенью, после сезона размножения, их половые железы были незрелыми, и, вероятно, поэтому различий по пластическим признакам не выявлено.

Для судака в целом характерно явление аллометрического роста, когда разные части тела растут по неодинаковым законам. Согласно некоторым источникам, с возрастом тело судака становится относительно более высоким, уменьшается относительная длина второго спинного плавника. Меняются также некоторые пропорции головы: увеличивается относительная длина челюстей, снижается относительный размер глаза (Krpо-Cetkovic, Stamenkovic, 1996; Коваленко, 2015). Подытожив полученные нами ити данные о различиях между молодью и взрослыми судаками, можно сказать, что с увеличением размера рыбы ее тело растет быстрее, чем голова, относительные размеры плавников, напротив, увеличиваются медленнее. Наши исследования подтвердили факт наличия типичного для вида аллометрического роста у судака в районе работ (табл. 8).

Итак, популяции судака по чертам внешнего и внутреннего строения их представителей могут значительно различаться. Безусловно, морфологическая пластичность судака позволяет ему приспосабливаться к тем или иным условиям среды. В результате местных адаптаций формируется морфологическая разнокачественность на внутривидовом уровне. Значительный вклад в подобную дифференциацию вносит явление хоминга, характерное для судака и других окуневых рыб (Spangler и др., 1977). Такое поведение в ряде случаев может приводить к частичной репродуктивной изоляции и образованию субпопуляций в рамках одного водного объекта и является реакцией изменения условий среды (Spangler и др., 1977).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, группировка судака Волго-Ахтубинской водной системы имеет основания рассматриваться на внутривидовом уровне в статусе субпопуляции, который определяется совокупностью специфических черт биологии и морфологии, включающих как принципиальные аспекты (существенное изменение сроков нереста, что может рассматриваться как изолирующий механизм), так и множество частных приспособлений (увеличение продолжительности жизни, изменение распределения в подледный период, питание крупной добычей и т.д.). Присутствие в районе исследований полупроходных и проходных рыб, наоборот, при определенных условиях может служить фактором, действующим против дивергенции на популяционном уровне. Роль мигрантных рыб в микроэволюционных процессах на популяционном уровне требует дальнейшего изучения. Необходимо особо отметить, что значительная часть обнаруженных нами особенностей этой ахтубинской «русловой» и волжской «русловой» субпопуляций возникла в результате зарегулирования стока в нижневолжском бассейне, начиная с 1958-1959 гг. Тем самым, полученные нами результаты показывают высокий уровень пластичности вида.

Судак является одним из важнейших пресноводных объектов промысла, любительского и спортивного рыболовства на территории Российской Федерации. Выявленные нами особенности миграционной активности судака Ахтубы, в частности, - присутствие полупроходных и проходных особей, крайне важны для адекватного управления этим видом биоресурсов. Правильное прогнозирование численности судака и, соответственно, разработка норм и правил вылова невозможны без учета детальной картины изменчивости вида в пространстве.

Полученные нами новые данные указывают на необходимость проведения дальнейших, более тщательных исследований с целью уточнения взаимоотношений судака Волго-Ахтубинской водной системы, дельты Волги, а также удаленных от нее участков реки. Целесообразным представляется, в частности, проведение популяционно-генетического анализа пространственных и экологических группировок судака на разных участках Волги и других частей ареала.

ВЫВОДЫ

1. Группировка судака из русловых участков Ахтубы, удаленных от моря на значительное расстояние (около 250-270 км), формируется из пресноводных (жилых и реодромных), полупроходных и проходных особей. Преобладают особи (76,8 %), реализующие жизненный цикл в пресной воде.
2. Распределение судака в безледный период определяется наличием на участках русла реки определенных биотопов – системы сложных вихревых течений, образующихся на продольных и поперечных геоморфологических структурах (гребни и бровки) дна водоема.
3. В подледный период судак осваивает иной биотоп – затопленную зону прибрежного кустарника, демонстрируя поведенческое приспособление к масштабной антропогенной трансформации среды обитания, связанной с зимним подъемом уровня воды в результате деятельности плотины Волгоградской ГЭС.
4. Выявленные особенности биологии размножения судака (жесткая приуроченность времени нереста к весеннему искусственному паводку, локализация нерестилищ в пойменных водоемах, нерест в сжатые сроки и при относительно высокой температуре) являются адаптивным ответом на антропогенные изменения в гидрологическом режиме нижней Волги.
5. Судак из русловых участков Волги и Ахтубы характеризуется крупными размерами, длительным жизненным циклом (до 15 лет) и сложным возрастным составом.
6. В Волго-Ахтубинской водной системе питание судака круглогодичное, в каждый сезон года он питается наиболее массовым и легко доступным кормом. В безледный период его добыча характеризуется крупными размерами, в подледный – более мелкими.
7. Судак из Волго-Ахтубинской водной системы неоднороден по своим морфологическим особенностям: выборки из Ахтубы и Волги сходны по меристическим признакам, но различаются по пластическим, что обусловлено различиями в условиях среды обитания (более сильное течение, большие глубины, более подвижные и твердые грунты, иной термический режим в Волге по сравнению с Ахтубой).
8. По совокупности пластических и меристических признаков судак из русла Ахтубы и Волги занимает обособленное положение по отношению к группировкам из сопредельных участков Волги (дельта Волги) и других регионов.
9. На основании сравнительного анализа параметров структуры популяции, особенностей биологии размножения и морфометрическим характеристикам можно говорить о том, что в

Нижневолжском бассейне существуют две пространственные группировки (субпопуляции) судака, одна приурочена к дельте Волги, а другая – к русловым участкам Ахтубы и Волги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеевский Н.И. Формирование и движение речных наносов. Москва: МГУ, 1998. 203 с.
2. Алехина Р.П., Финаева В.Г. Оценка эффективности размножения полупроходных рыб в дельте Волги // Экология молодежи и проблемы воспроизводства каспийских рыб. , 2001. С. 312.
3. Балагурова М.В. Биологические основы организации рационального рыбного хозяйства. Москва; Ленинград: Изд-во Акад. наук СССР, 1963. 312 с.
4. Барышников Н.Б., Попов И.В. Динамика русловых потоков и русловые процессы. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 456 с.
5. Белоголова Л.А. Динамика численности и распределения молодежи полупроходных рыб в Северном Каспии в период зарегулирования стока Волги // Экология молодежи и проблемы воспроизводства каспийских рыб. М.: ВНИРО, 2001. С. 37–58.
6. Белоголова Л.А. Динамика численности и выживаемость молодежи воблы, леща и судака в Северном Каспии в современный период // Рыбное хозяйство. 2010. Т. 4. С. 69–71.
7. Белоголова Л.А., Ткач В.Н. Формирование численности полупроходных промысловых видов рыб (воблы, леща и судака) на первом году жизни в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах // Научный потенциал регионов на службу модернизации: межвузовский сб. науч. статей. , 2013. С. 3–8.
8. Белоусов В.Н. Формирование и использование запаса полупроходного судака *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) в условиях изменяющегося режима Азовского моря : автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.32 / Белоусов Владимир Николаевич. – Краснодар, 2004. – 23 с.
9. Белый Н.Д. О биологических группах судака *Lucioperca lucioperca* (L.) // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. № 2(35). С. 279–289.
10. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Москва; Ленинград: Изд-во Академии Наук СССР, 1949. 926-1382 с.
11. Бойко Е.Г. К оценке естественной смертности азовского судака // Труды ВНИРО. , 1964. С. 143–161.
12. Болотова Н.Л. и др. Акклиматизация судака *Stizostedion lucioperca* и включение его в

- систему пищевых отношений озера Воже // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 3. С. 374–387.
13. Борисенко Э.С. и др. Опыт применения гидроакустических методов дистантного сканирования для оценки численности и видового состава рыб в русле Волги и Ахтубы (нижневолжский бассейн) // Матер. докл. II Всерос. конф. “Современное состояние биоресурсов внутренних вод”. Москва: , 2014. С. 86–90.
 14. Бражник С.Ю. и др. Современное состояние запасов обыкновенного судака (*Stizostedion luciperca*) в пресноводных водоемах Российской Федерации // Изв. Калинингр. техн. гос. ун-та. 2012. Т. 24. С. 193–199.
 15. Владыченский С.А. Генезис почв Волго-Ахтубинской поймы и дельты // Почвоведение. 1954. Т. 9. С. 1–11.
 16. Воноков И.К., Танасийчук В.С. Нерест судака в низовьях Волги // Доклады Академии наук СССР. 1955. Т. 100. № 6. С. 1183–1186.
 17. Гетманенко В.А. и др. Запасы судака в Азовском море должны быть восстановлены // Водні біоресурси та їх відтворення. 2012. Т. 3. С. 4–12.
 18. Голубкова Т.А. Эколого-биологическая характеристика и динамика запаса судака Куршского залива Балтийского моря: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.10 / Голубкова Татьяна Алексеевна. – Калининград, 2003. – 23 с. // 2003.
 19. Гордеев Н.А., Ильина Л.К. Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. , 1977. С. 8–21.
 20. Горелиц О.В., Землянов И.В. Современный механизм заливания территорий Волго-Ахтубинской поймы в период половодья (в пределах Волгоградской области) // Научный потенциал регионов на службу модернизации. 2013. № 2(5). С. 9–18.
 21. Гришанин К.В. Теория руслового процесса. Москва: Транспорт, 1972. 216 с.
 22. Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
 23. Дельмухаметов А.Б., Пьянов Д.С. Рост судака различных поколений в установках замкнутого водоснабжения // Известия КГТУ. 2014. Т. 32. С. 85–90.
 24. Дирипаско О.А. Фенетическое разнообразие судака *Stizostedion luciperca* Азовского моря // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 249–256.
 25. Дмитриева Е.Н. Нерестилища судака *Lucioperca lucioperca* (L.) и берша *L. volgensis* в р.Урал // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13. № 5. С. 934–937.
 26. Ермаханов З.К. и др. Оценка биологического состояния популяций основных промысловых видов рыб Малого Аральского моря // Труды Зоологического института

- РАН. 2013. Т. 317. № Приложение 3. С. 105–112.
27. Зиммерман К.Е. и др. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // Докл. акад. наук. Сер. Общая биология. 2003. Т. 389(2). С. 274–278.
 28. Знаменская Н.С. Грядовое движение наносов. Л.: Гидрометеиздат, 1968. 188 с.
 29. Зыков Л.А., Иванов В.П. Эколого-географическая изменчивость роста судака *Lucioperca lucioperca* (L.) в границах ареала // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2008. Т. 3. № 44. С. 26–32.
 30. Казанчеев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Наука, 1981. 254 с.
 31. Касумян А.О. Вестибулярная система и чувство равновесия рыб. М.: Изд-во Московского университета, 2004. 100 с.
 32. Коблицкая А.Ф. Значение низовьев дельты Волги для нереста рыб // Вопросы ихтиологии. 1957. Т. 9. С. 29–54.
 33. Коблицкая А.Ф. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока // Тр. Астраханского заповедника. 1958. Т. IV. С. 209–235.
 34. Коблицкая А.Ф. Изучение нереста пресноводных рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 109 с.
 35. Коваленко Е.О. Морфобиологическая характеристика судака (*Sander lucioperca*, L.) и его роль в экосистеме Краснодарского водохранилища: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.02.06 / Коваленко Елена Олеговна. – Краснодар., 2015. – 24 с.
 36. Коваленко Е.О. и др. Морфологическая характеристика судака (*Sander lucioperca*, Linnaeus, 1758) Краснодарского водохранилища // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2014. Т. 5. № 50. С. 55–58.
 37. Коновалов А.Ф. Реализация экологической ниши при акклиматизации судака в водоемах Вологодской области // Мат. конф. "Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия". Вологда, 2003. С. 309–313.
 38. Коновалов А.Ф. Роль судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в экосистемах крупных озер Вологодской области: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.10 / Коновалов Александр Федорович. – Петрозаводск., 2004. – 27 с.
 39. Кудерский Л.А. Современный ареал рыб рода *Lucioperca* и история его формирования // Труды карельского отделения ГосНИОРХ. 1966. Т. IV. № 1. С. 187–214.
 40. Кудерский Л.А. Морфологические особенности судака, акклиматизированного в Выгозерском водохранилище // Известия ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 141–152.
 41. Кузнецов В.А. Эффективность размножения, размерно-возрастная структура и рост судака *Stizostedion lucioperca* в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища за время

- его существования // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11. № 1(41). С. 89–99.
42. Кузнецов В.А. и др. Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 1. № 8. С. 1894–1897.
43. Кузьмин А.Г. О колебаниях численности судака в Северном Каспии // Труды ВНИРО. , 1958а. С. 87–95.
44. Кузьмин А.Г. Состав нерестовых популяций волжского и уральского судака в связи с биологическими особенностями этих рыб // Труды ВНИРО. , 1958б. С. 96–101.
45. Кузьмин А.Г. и др. Размещение нерестилищ полупроходных рыб в дельте р. Волги // Труды ВНИРО. , 1941. С. 133–146.
46. Кушнаренко А.И., Попов Н.Н. Динамика численности и распределение судака (*Stizostedion lucioperca*, L.) в Северном Каспии // Естественные науки. 2010. Т. 3(32). С. 25–36.
47. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
48. Летунов П.А. Почвы Волго-Ахтубинской долины и дельты Волги. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1942.
49. Логвинович Д.Н. Влияние солености и плотности кормовых объектов на питание и рост личинок и мальков донского леща [*Abramis brama* (L)] и судака [*Lucioperca lucioperca* (L)] // Труды ВНИРО. , 1955. С. 85–96.
50. Майский В.Н. Питание и кормовая база судака в Азовском море // Труды ВНИРО. , 1955. С. 337–355.
51. Маккавеев Н.И. Сток и русловые процессы. М.: Изд-во МГУ, 1971. 116 с.
52. Маккавеев Н.И., Чалов Р.С. Некоторые особенности дна долин больших рек, связанные с периодическими изменениями нормы стока // Вопросы географии. М.: Географгиз., 1970. С. 156–167.
53. Маккавеев Н.И., Чалов Р.С. Русловые процессы. М.: Изд-во МГУ, 1986. 264 с.
54. Материалы, обосновывающие объемы общих допустимых уловов водных биологических ресурсов (рыбы, беспозвоночные животные) в водных объектах Астраханской области (р. Волга, её водотоки) на 2015 год (с оценкой воздействия на окружающую среду). Рыбы. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2014. 19 с.
55. Мина М.В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Изд-во «Наука», 1986. 208 с.
56. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. 1970. Т. 70. № 3(6). С. 341–352.
57. Мирзаев У.Т. Морфоэкологические особенности акклиматизированного судака в

- ирригационных водоемах юга Узбекистана: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.08 / Мирзаев Улугбек Тураевич. – Ташкент, 1994. – 23 с.
58. Мищенко А.В., Бегманова А.Б. Сравнительная оценка рыбоводно-биологических и физиологических показателей молоди судака, выращенной в различных условиях // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2013. Т. 2. С. 187–190.
59. Небольсина Т.К. Численность и запасы рыб Волгоградского водохранилища после создания плотины Саратовской ГЭС // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1976. Т. 14. С. 19–133.
60. Нельсон Д.С. Рыбы мировой фауны. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 880 с.
61. Никитин Э.В. Естественное воспроизводство промысловых рыб в култушной зоне дельты р. Волги в условиях многоводных и маловодных рек // Инженерно-строительный вестник Прикаспия. 2013. № 2(5). С. 67–74.
62. Николаев В.А. Геологическая история, рельеф и аллювиальные отложения р. Ахтуба // Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты. М.: Изд-во МГУ, 1962. С. 11–149.
63. Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости у рыб. М.: Изд-во «Пищевая промышленность», 1980. 184 с.
64. Павлов Д.С. и др. Разнообразие жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. академии наук. Серия «Общая биология». 2013. Т. 450. № 2. С. 240–244.
65. Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 413 с.
66. Петрова А.Н. Возраст и рост судака рек Урал и Волга // Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. х-ва. 1980а. Т. 157. С. 88–93.
67. Петрова А.Н. Морфологическая характеристика судака низовьев рек Урал и Волга // Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. х-ва. 1980б. Т. 149. С. 148–160.
68. Петрова А.Н. Сравнительная морфобиологическая характеристика судака низовьев рек Урал и Волга // Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. х-ва. 1981а. Т. 82. С. 24–33.
69. Петрова Л.П. Морфологическая изменчивость судака в процессе его адаптации к новым условиям обитания в водоемах Карелии // Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. х-ва. 1981б. Т. 172. С. 33–42.
70. Плюскин И.И. Аллювий Волго-Ахтубинской поймы и дельты р. Волги как генетический тип геологических отложений // Тр. НИИ геологии Саратовск. гос. ун-та. 1936. Т. 1. № 1.
71. Подойницын Д.А. Особенности формирования запаса судака обыкновенного (*Sander*

- lucioперca L.) в Азовском море в 2006-2007 гг. // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. 2008. С. 139–144.
72. Попов Н.Н. Формирование популяции судака (*Stizosredion lucioперca* (L.)) Урало-Каспийского бассейна: дис.... канд. биол. наук: 03.02.06 / Попов Николай Николаевич. – Атырау, 2014. – 150 с.
73. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
74. Рыбы в заповедниках России. Том 1. Пресноводные рыбы / под ред. Ю. Решетников. М.: КМК, 2010. 628 с. Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / под ред. Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филигрань, 2015. 418 с.
75. Рычагов Г.И. Общая геоморфология. М.: Изд-во МГУ, 2006. 416 с.
76. Рюкшиев А.А. Изменение морфометрических показателей судака Выгозера спустя 60 лет после вселения // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск, 2009. С. 487–490.
77. Рюкшиев А.А. Сравнительная экологическая характеристика судака *Sander lucioперca* (L.) в естественном ареале и водоемах вселения (на примере Карелии) : автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.02.06 / Рюкшиев Алексей Александрович. – Петрозаводск, 2010. – 24 с.
78. Свирский В.Г., Барабанщиков Е.И. Биологические инвазии как элемент антропогенного давления на сообщество гидробионтов озера Ханка // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2. С. 29–36.
79. Семенченко Н.Н., Подорожнюк Е.В. Обыкновенный судак *Sander lucioперca* (L.) р. Амур: результаты акклиматизации // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. , 2014. С. 611–618.
80. Серебров Л.И. Значение рек дельты Волги для нереста рыб // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 14. № 5. С. 156–160.
81. Стрельников А.С. Состояние популяции судака *Stizostedion lucioперca* Рыбинского водохранилища в условиях новых коммерческих отношений // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 4. С. 481–487.
82. Танасийчук В.С. О биологии мальков судака Северного Каспия // Вопр. ихтиологии. 1955. № 3. С. 87–103.
83. Танасийчук В.С. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб // Тр. КаспНИРХ. 1957. Т. 13. С. 3–88.
84. Танасийчук В.С. Об адаптивных возможностях судака *Lucioперca lucioперca* (L.) // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. № 5(88). С. 806–813.
85. Трусов В.З. О биологических группах судака в связи с его разведением в водохранилищах

- // Известия ГосНИОРХ. 1958. Т. XLV. С. 226–246.
86. Фесенко Е.А. Питание молоди судака и леща в низовьях Дона // Труды ВНИРО. , 1955. С. 286–305.
 87. Филиппов О.В. и др. Гидроэкологическая характеристика верхнего участка Волго-Ахтубинской поймы // Вестник Московского университета. Серия 5. География. 2005. Т. 5. С. 23–29.
 88. Фулга Н. и др. Характеристика репродуктивной системы у половозрелых самок судака (*Sander lucioperca* L.) из водохранилища Костешть-Стынка в период годового репродуктивного цикла // *Bul. AŞM. Ştiinţele vieţii*. 2014. Т. 2. С. 129–134.
 89. Чалов Р.С. Русловые процессы. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 608 с.
 90. Шаповалов М.Е., Королева В.П. Сроки нереста, плодовитость и воспроизводительная способность некоторых видов рыб оз. Ханка // Известия ТИНРО. , 2013. С. 69–92.
 91. Яковлев С.В. Состояние водных биологических ресурсов и пути развития рыбного хозяйства в водоёмах Волго-Ахтубинской поймы // Социально-экономические и природоохранные аспекты развития сельских муниципальных образований. М.: Вестник Российской академии с.-х. наук, 2010. С. 209–220.
 92. Яковлев С.В. и др. К оценке состояния водных биологических ресурсов в водоёмах Волго-Ахтубинской поймы // ООПТ Нижней Волги как важнейший механизм сохранения биолразнообразия. Волгоград: , 2010. С. 155–161.
 93. Abbe T.B., Montgomery D.R. Large woody debris jams, channel hydraulics and habitat formation in large rivers // *Regul. rivers Res. Manag.* 1996. Т. 12. С. 201–221.
 94. Abdolmalaki S., Psuty I. The effects of stock enhancement of pikeperch (*Sander lucioperca*) in Iranian coastal waters of the Caspian Sea // *ICES J. Mar. Sci.* 2007. Т. 64. № 5. С. 973–980.
 95. Ablak Ö., Yilmaz M. Growth properties of pikeperch (*Sander lucioperca* (L., 1758)) living in Hirfanli Dam Lake // *Turkish J. Vet. Anim. Sci.* 2004. Т. 28. № 3. С. 455–463.
 96. Akbarzadeh A. и др. Morphological variation of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in the southern Caspian Sea, using a truss system // *J. Appl. Ichthyol.* 2009. Т. 25. № 5. С. 576–582.
 97. Arai T. и др. Migration of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis*, as determined by otolith strontium : calcium ratios // *Fish. Sci.* 2005. Т. 71. № 4. С. 731–737.
 98. Argillier C. и др. Growth and diet of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in two French reservoirs // *Arch. Polish Fish.* 2012. Т. 20. № 3. С. 191–200.
 99. Arlinghaus R. и др. Understanding the Complexity of Catch-and-Release in Recreational Fishing: An Integrative Synthesis of Global Knowledge from Historical, Ethical, Social, and Biological Perspectives // *Rev. Fish. Sci.* 2007. Т. 15. С. 75–167.
 100. Armstrong R.H., Morrow I.E. The Dolli Varden char, *Salvelinus malma* // *Charrs*.

- Salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / под ред. Е.К. Balon. The Hague, Netherland: Junk Publishers, 1980. С. 99–141.
101. ASIH, AIFRB. Guidelines for the use of fish in field research // *Fisheries*. 1988. Т. 15. С. 16–123.
 102. Balik I. и др. Food and feeding habits of the pikeperch, Sander *Lucioperca* (Linnaeus, 1758), Population from lake Eğirdir (Turkey) // *Turkish J. Zool.* 2006. Т. 30. № 1. С. 19–26.
 103. Balik I. и др. Size composition, growth characteristics and stock analysis of the pikeperch, Sander *lucioperca* (L. 1758), population in Lake Eğirdir // *Turkish J. Vet. Anim. Sci.* 2004. Т. 28. № 4. С. 715–722.
 104. Bartholomew A., Bohnsack J.A. A review of catch-and-release angling mortality with implications for no-take reserves // *Rev. Fish Biol. Fish.* 2005. Т. 15. С. 129–154.
 105. Bedient P.B., Huber W.C. Hydrology and floodplain analysis. N.Y.: Addison-Wesley Press, 1992. 382 с.
 106. Brink R., Bourland M. V. Client Management: Catch and Release Techniques, with Emphasis on the Release // 14th Annual Estate Planning Strategies Course. Santa Fe, New Mexico: , 2008. С. 22.
 107. Brown R.J., Severin K.P. Otolith chemistry analyses indicate that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2009. Т. 66. № 10. С. 1790–1808.
 108. Buijse A.D., Houthuijzen R.P. Piscivory, growth, and size-selective mortality of age 0 Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. Т. 49. С. 894–902.
 109. Casselman S.J. Catch-and-release angling: a review with guidelines for proper fish handling practices // Fish & Wildlife Branch. Ontario Ministry of Natural Resources. Peterborough: , 2005. С. 26.
 110. Casselmann J.M. Chemical analyses of the optically different zones in eel otoliths // The 1980 North American Eel Conference. , 1982. С. 74–82.
 111. Chang C.W. и др. Relationship between Sr:Ca ratios in Otoliths of grey mullet *Mugil cephalus* and ambient salinity: Validation, mechanisms, and applications // *Zool. Stud.* 2004. Т. 43. № 1. С. 74–85.
 112. Clément M. и др. What otolith microchemistry and stable isotope analysis reveal and conceal about anguillid eel movements across salinity boundaries // *Oecologia*. 2014. Т. 175. № 4. С. 1143–1153.
 113. Daverat F. и др. Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: Validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde-Garonne-Dordogne watershed // *Mar. Freshw. Res.* 2005. Т. 56. № 5. С. 619–627.

114. Department of Commerce. No Title. Silver Spring, MD: NOAA Fisheries, National Oceanic and Atmospheric Administration, 2001. 126 с.
115. Department of Commerce. Fisheries of the United States 2001. Silver Spring, MD: NOAA Fisheries, National Oceanic and Atmospheric Administration, 2002. 126 с.
116. Eschbach E. и др. Population differentiation of zander (*Sander lucioperca*) across native and newly colonized ranges suggests increasing admixture in the course of an invasion // *Evol. Appl.* 2014. Т. 7. № 5. С. 555–568.
117. Farrell J., Campana S.E. Regulation of calcium and strontium deposition on the otoliths of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1996. Т. 115A(2). С. 103–109.
118. Gharibkhani M. и др. Genetic analysis of pike-perch, *Sander lucioperca* L., populations revealed by microsatellite DNA markers in Iran // *Casp. J. Environ. Sci.* 2014. Т. 12. № 1. С. 99–108.
119. Ginter K. и др. Shifts in Prey Selection and Growth of Juvenile Pikeperch (*Sander lucioperca*) over Half a Century in a Changing Lake Vörtsjärv // *Open J. Appl. Sci.* 2012. Т. 2. № 3. С. 168–176.
120. Gordon N.D. и др. Stream hydrology. UK, Chichester: John Wiley and Sons Press, 1992. 256 с.
121. Gurnell A.M. и др. Large wood and fluvial processes // *Freshwat. Biol.* 2002. Т. 47. С. 601–619.
122. Gurnell A.M. и др. Effects of deposited wood on biocomplexity of the river corridors // *Front. Ecol. Environ.* 2005. Т. 3. С. 377–382.
123. Haponski A.E. Evolutionary, Biogeographic, and Population Genetic Patterns of Walleye and other Sander: Relationships across Continents, Corridors, and Spawning Sites. , 2013. 267 с.
124. Heed B.H., Rinne J.N. Hydrodynamic and fluvial morphologic processes: implications for fisheries management and research // *N. Amer. J. Fish. Manag.* 1991. Т. 10. С. 249–268.
125. Hicks B.J. и др. Chronosequences of Strontium in the otoliths of two New Zealand migratory freshwater fish, Inanga (*Galaxias maculatus*) and Koaro (*G. brevzpznnzs*) // *Int. J. PIXE.* 2005. Т. 15. С. 95–101.
126. Kafemann R. и др. Variation in otolith strontium and calcium ratios as an indicator of life-history strategies of freshwater fish species within a brackish water system // *Fish. Res.* 2000. Т. 46. № 1–3. С. 313–325.
127. Kalish J.M. Otolith microchemistry: Validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1989. Т. 132. С. 151–178.

128. Kalish J.M. Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids // *Fish Bull US*. 1990. T. 88. № 4. C. 657–666.
129. Kangur A., Kangur P. Diet composition and size-related changes in the feeding of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (Percidae) and pike, *Esox lucius* (Esocidae) in the Lake Peipsi (Estonia) // *Ital. J. Zool.* 1998. T. 65. № sup1. C. 255–259.
130. Kangur P. и др. Dietary importance of various prey fishes for pikeperch *Sander lucioperca* (L .) in large shallow lake Võrtsjärv (Estonia) // *Proc. Est. Acad. Sci. Biol. Ecol.* 2007. T. 56. № 2. C. 154–167.
131. Keskinen T. Feeding ecology and behaviour of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.) in boreal lakes. , 2008.
132. Keskinen T. и др. Homing behaviour of pikeperch (*Sander lucioperca*) following experimental transplanted // *Boreal Environ. Res.* 2005. T. 10. № 2. C. 119–124.
133. Kohlmann K. и др. Detection of two major cytochrome b lineages in pike-perch, *Sander lucioperca*, and first data on their distribution in European populations // *Environ. Biotechnol.* 2013. T. 9. № 1. C. 1–5.
134. Korbuly B. и др. Sexual Morphological Traits and Body Indices Dimorphism in a Danube 2 Years Old Pikeperch Population // *Lucr. științifice Zooteh. și Biotehnl.* 2007. T. 40. № 2. C. 23–28.
135. Krpo-Cetkovic J., Stamenkovic S. Morphological differentiation of pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L .) populations from the Yugoslav part of the Danube // *Ann. Zool. Fenn.* 1996. T. 33. C. 711–723.
136. Lane E.W. Design of stable channels // *Trans. Amer. Fish. Soc. Civ. Eng.* 1955. T. 120. C. 1234–1279.
137. Lappalainen J., Lehtonen H. Year-class strength of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) in relation to environmental factors in a shallow Baltic Bay // *Ann. Zool. Fennici.* 1995. T. 32. C. 411–419.
138. Lappalainen J. и др. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - a review // *Ecol. Freshw. Fish.* 2003. T. 12. № 2. C. 95–106.
139. Lea E. On the method used in the herring investigations. // *Publ. Circonstance du Cons. Perm. Int. pour l'Expl. la Mer.* 1910. T. 53. C. 7–25.
140. Lehtonen H. Stocks of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) and their management in the Archipelago Sea and the Gulf of Finland // *Fin. Fish. Res.* 1983. T. 5. C. 1–16.
141. Lehtonen H. и др. Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area // *Ann. Zool. Fenn.* 1996. T. 33. C. 525–535.
142. Limburg K.E. Otolith strontium traces environmental history of subyearling American

- shad *Alosa sapidissima* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. T. 119. C. 25–35.
143. Lind E.A. A Review of Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), Eurasian Perch (*Perca fluviatilis*), and Ruff (*Gymnocephalus cernua*) in Finland // *J. Fish. Res. Board Can.* 1977. C. 1684–1695.
144. Lombarte A., Lleonart J. Otolith size changes related with body growth, habitat depth and temperature // *Environ. Biol. Fishes.* 1993. T. 37. № 3. C. 297–306.
145. Ložys L. The growth of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) under different water temperature and salinity conditions in the Curonian Lagoon and Lithuanian coastal waters of the Baltic Sea // *Hydrobiologia.* 2004. T. 514. C. 105–113.
146. Ložys L. и др. Seasonal migrations of pikeperch (*Sander lucioperca*) from fresh to brackish waters. In vitro studies of salinity effect on pikeperch YOY // *International Council for the Exploration of the Sea.* , 2003.
147. M'Hetli M. и др. Allometric growth and reproductive biology traits of pikeperch *Sander lucioperca* at the southern edge of its range // *J. Fish Biol.* 2011. T. 78. № 2. C. 567–579.
148. Marshall T.R. Morphological, physiological, and ethological difference between walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and pikeperch (*S. lucioperca*) // *J. Fish. Res. Board Can.* 1977. T. 34. C. 1515–1523.
149. Megalofonou P. Comparison of otolith growth and morphology with somatic growth and age in young-of-the-year bluefin tuna // *J. Fish Biol.* 2006. T. 68. № 6. C. 1867–1878.
150. Milardi M. и др. Problems in managing a slow-growing pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) population in Southern Finland // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2011. № 400. C. 8.
151. Mojekwu T.O., Anumudu C.I. Advanced Techniques for Morphometric Analysis in Fish // *J. Aquac. Res. Dev.* 2015. T. 6. № 8. C. 6–11.
152. Muoneke M.I., Childress W.M. Hooking mortality: a review for recreational fisheries // *Rev. Fish. Sci.* 1994. T. 2(2). C. 123–156.
153. Nowell A.R.M., Jumars P.A. Flow environments and aquatic benthos // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1984. T. 15. C. 303–328.
154. Nyberg P. и др. Survival after catch in trap-nets, movements and growth of the pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Lake Hjälmaren, Central Sweden // *Ann. Zool. Fennici.* 1996. T. 33. C. 569–575.
155. Otake T. и др. Drastic changes in otolith strontium/calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. T. 112. № 189–193.
156. Ozvarol Z.A.B., Karabacak G.S. Changes in the population structure of pikeperch (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758) Karacaoren-I Dam Lake, Turkey // *J. Anim. Vet. Adv.* 2011. T. 10. № 2. C. 224–228.

157. Parés-Casanova P., Cano L. Geometric morphometric assessment of shape sexual dimorphism in Pikeperch (*Sander lucioperca*) // *Glob. J. Biol. Agric.* 2014. T. 3(1). C. 148–152.
158. Pares-Casanova P.M., Cano L. Preliminary study of Isometry in pikeperch (*Sander lucioperca*) from Ivars and Vila-sana lake, Spain // *Ann. Exp. Biol.* 2014. T. 2. № 3. C. 12–16.
159. Peltonen H. и др. Diet and prey selection of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L)) in Lake Vesijarvi analysed with a logit model // *Ann. Zool. Fennici.* 1996. T. 33. C. 481–487.
160. Pérez-Bote J.L., Roso R. Growth and length-weight relationships of *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Alcántara Reservoir, south-western Spain: Comparison with other water bodies in Eurasia // *J. Appl. Ichthyol.* 2012. T. 28. № 2. C. 264–268.
161. Petrtýl M. и др. Comparison of manual measurements and computer-assisted image analysis in fish morphometry // *Turkish J. Vet. Anim. Sci.* 2013. T. 38. № 1. C. 88–94.
162. Popova O.A., Sytina L.A. Food and feeding relations of eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in various waters of the USSR // *J. Fish. Res. Board Can.* 1977. T. 34. № 14862. C. 1559–1570.
163. Poulet N. и др. Life history traits of the Pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in the southern outskirts of its distribution area // *Percis III: The Third International Percid Fish Symposium.* , 2003. C. 87–88.
164. Poulet N. и др. Genetic and morphometric variations in the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) of a fragmented delta // *Arch. für Hydrobiol.* 2004. T. 159. № 4. C. 531–554.
165. Radtke R.L. Strontium-calcium concentration ratios in fish otoliths as environmental indicators // *Comp. Biochem. Physiol.* 1989. T. 92(A). C. 189–193.
166. Radtke R.L. и др. Migrations in an extreme northern population of Arctic charr *Salvelinus alpinus*: insights from otolith microchemistry // *Mar. ecol. Prog. Ser.* 1996. T. 136. № 1–3. C. 13–23.
167. Radtke R.L. и др. Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies // *Environ. Biol. Fish.* 1988. T. 23. C. 205–213.
168. Radtke R.L. и др. Microprobe analyses of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, otoliths to infer life history migration events // *Polar Biol.* 1997. T. 19. № 1. C. 1–8.
169. Secor D.H. и др. Tracking the migrations of estuarine and coastal fishes using otolith microchemistry // *ICES Anadromous/Catadromous Committee. M.*: 41, 1993. C. 16.
170. Secor D.H. и др. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1995. T. 192. C. 15–33.
171. Secor D.H., Piccoli P.M. Age- and sex-dependent migrations of striped bass in the Hudson River as determined by chemical microanalysis of otoliths // *Estuaries.* 1996. T. 19(4).

C. 778–793.

172. Secor D.H., Rooker J.R. Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? // *Fish. Res.* 2000. Т. 46. С. 359–371.
173. Spangler G.R. и др. Responses of Percids to Exploitation // *Fish. res. board Can.* 1977. Т. 34. С. 1983–1988.
174. Stanford D.A. и др. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 2005. Т. 29. С. 123–136.
175. Vogel S. *Life in moving liquids.* Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. 230 с.
176. Wertheimer A. и др. Size-related hooking mortality of incidentally caught chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // *Mar. Fish. Rev.* 1989. Т. 51(2). С. 28–35.
177. Wydoski R.S. Relation of hooking mortality and sublethal hooking stress to quality fishery management // *Catch-and-release fishing as a management tool.* California Coop. Fishery Research Unit. Humbolt State Univ. Press. Arcata. , 1977. С. 43–87.
178. Yilmaz M., Ablak Ö. The Feeding Behavior of Pikeperch (*Sander lucioperca* (L., 1758)) Living in Hirfanli Dam Lake // *Turkish J. Vet. Anim. Sci.* 2003. Т. 27. № 5. С. 1159–1165.