

Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«Казанский (Приволжский) федеральный университет»

На правах рукописи

Тележникова Тамара Алексеевна

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ,
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ПРОМЫСЕЛ ОКУНЯ (*PERCA
FLUVIATILIS* L.) КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

03.02.06 – ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент
Сайфуллин Р.Р.

Казань 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	9
1.1 Систематическое положение вида.....	9
1.2 Ареал и среда обитания.....	10
1.3 Окраска тела.....	11
1.4 Морфологические признаки.....	13
1.5 Размеры, продолжительность жизни.....	14
1.6 Нерест и развитие.....	15
1.7 Питание.....	17
1.8 Экологические формы.....	20
1.9 Рыболовство.....	22
1.10 История научных исследований по биологии и экологии речного окуня в Куйбышевском водохранилище.....	24
ГЛАВА 2. ОПИСАНИЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И СТАНЦИЙ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	27
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	42
3.1 Ихтиологический материал.....	42
3.2 Методы исследования.....	43
ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОКУНЯ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....	50
4.1 Фенетические особенности.....	50
4.2 Морфометрические показатели.....	61
4.3 Размерно-возрастная структура уловов.....	72
4.4 Линейный и весовой рост.....	82
4.5 Естественное воспроизводство.....	89
4.6 Особенности питания.....	119
ГЛАВА 5. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ОКУНЯ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....	134
ГЛАВА 6. СРЕДНЕВЗВЕШЕННОЕ СОДЕРЖАНИЕ РТУТИ В МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ ОКУНЯ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....	142
ГЛАВА 7. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ОСВОЕНИЕ ЗАПАСОВ ОКУНЯ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....	149
7.1 Промысел окуня.....	149
7.2 Любительское рыболовство.....	153
7.3 Рациональное использование и оценка запасов окуня.....	157
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	168
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	172
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	212

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Куйбышевское водохранилище – самое крупное из искусственных водоемов Европы, характеризуется значительной неоднородностью и разнообразием условий обитания для водных биоресурсов. Огромна его роль в жизни населения, живущего у его берегов. В настоящее время данное водохранилище является многоцелевым и основным водо- и рыбохозяйственным водоемом для пяти густонаселенных поволжских субъектов Российской Федерации.

Экосистема Куйбышевского водохранилища, как и других водохранилищ, входящих в состав Волжско-Камского каскада, к настоящему моменту прошла последовательные этапы формирования и, по некоторым представлениям, идет по пути регрессивной сукцессии (Шашуловски, Мосияш, 2010). Тенденции в функционировании экосистемы водохранилища показывают, что условия существования гидробионтов, наблюдаемые в последние десятилетия, претерпели определенные изменения по сравнению с таковыми, отмеченными в первые десятилетия после его образования (Динамика состояния..., 2020). В результате этого произошли адаптивные структурные перестройки в рыбном населении водохранилища (Шакирова, Северов, 2014).

Речной окунь (*Perca fluviatilis* L.) – является одним из типичных и широко распространенных массовых видов рыб в Куйбышевском водохранилище, доля которого в уловах в последнее десятилетие достигла исторически максимальных значений. Это может свидетельствовать о том, что произошедшие изменения в экосистеме водоема позволили данному высокопластичному виду выработать конкурентные преимущества среди других рыб в создавшихся условиях существования.

В связи с этим понимание процесса увеличения численности окуня как одного из представителей группы «мелкий частик» в водохранилище, становится весьма актуальным и важным, учитывая, что положительная динамика роста численности отмечена и у других видов рыб этой группы (серебряный карась, густера, плотва) во многих водохранилищах Волжско-Камского каскада.

Рост биомассы запаса окуня требует проведения углубленных исследований с целью оценки современного состояния его стада и разработку предложений по рациональному его использованию с учетом современных требований Российского законодательства в области рыболовства.

Степень разработанности темы исследования. За всю историю Куйбышевского водохранилища окуню были посвящены лишь небольшие очерки, описывающие некоторые аспекты его биологии: питание молодежи изучалось И.В. Егеревой (1958), локальные стада - В.М. Чиковой (1973), плодовитость - В.А. Кузнецовым (1978) и В.А. Назаренко (1997). И только в начале «двухтысячных» годов проведено исследование состояния данного вида в центральной части Куйбышевского водохранилища Д.Ю. Семёновым (2004). Тогда как комплексное изучение состояния популяции окуня в водохранилище не проводилось ни на одном из этапов развития экосистемы водоема. По всей видимости, относительная малочисленность окуня в первые годы существования водохранилища и его низкая хозяйственная значимость в целом, и определили столь низкий интерес к изучению его биологии у ихтиологов.

Современное состояние водохранилища и явный рост доли окуня в составе рыбного населения Куйбышевского водохранилища требуют более пристального внимания к изучению его популяции, вследствие чего необходима всесторонняя информация, полученная на основе комплексных исследований данного вида.

Цель и задачи исследования. Основной целью настоящей работы явилось исследование состояния популяции окуня в современных условиях Куйбышевского водохранилища. В связи с поставленной целью решались следующие задачи:

1. Выявить морфологические и фенотипические особенности популяции окуня, изучить внутривидовую структуру;
2. Проанализировать размерно-возрастной и половой состав учетных и промысловых уловов окуня;
3. Дать оценку репродуктивного потенциала окуня и определить факторы, влияющие на пополнение его запасов;

4. Изучить особенности питания и охарактеризовать показатели линейного роста популяции окуня;

5. Определить средневзвешенное количество ртути в мышцах окуня из различных участков Куйбышевского водохранилища;

6. Изучить состояние промыслового стада окуня; оценить степень освоения запасов промышленными организациями и рыбаками-любителями и разработать мероприятия по рациональному использованию данного вида с помощью современных методов.

Научная новизна исследования. Впервые проведены комплексные исследования популяции речного окуня практически во всех плесах Куйбышевского водохранилища. Впервые изучена криптическая окраска тела окуня в водохранилище с оценкой ее разнообразия в зависимости от биотопических условий его обитания. Получены новые сведения по экологии размножения вида в современных условиях водоема, выявлены факторы, влияющие на эффективность его нереста. Определены места обитания локальных стад окуня. Получены данные по средневзвешенному количеству ртути, содержащейся в мышечной ткани окуня. Проведена оценка состояния запаса окуня с использованием современных программ, определена численность запаса когортным методом при помощи математической модели «КАФКА» и представлена обоснованная рекомендованная величина вылова вида.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты выполненных исследований расширяют границы имеющихся в научной литературе данных о биологии и хозяйственном освоении окуня, и будут использоваться для оценки промыслового запаса и прогнозирования его возможного вылова в Куйбышевском водохранилище. Результаты исследования станут основой рационального использования данного вида рыбохозяйственными организациями, осуществляющими вылов в данном водном объекте.

Методология и методы исследования. Основу диссертационной работы составляет комплексный подход к исследованию популяции речного окуня

Куйбышевского водохранилища с использованием общепринятых методов сбора и камеральной обработки ихтиологического материала с последующей статистической обработкой полученных данных из оптимального объема выборки и дальнейшей систематизацией результатов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Стратегия воспроизводства окуня Куйбышевского водохранилища заключается в максимальном использовании генеративных возможностей молодых и средневозрастных особей, которые имеют наиболее качественную икру и высокие показатели относительной и абсолютной плодовитости;

2. Широкий спектр приспособительных качеств у окуня Куйбышевского водохранилища при выборе мест нереста и объектов питания позволяет формироваться в популяции этого вида субпопуляциям, которые максимально используют ресурсы того биотопа, где они обитают. В результате – классические и экологические формы окуня (прибрежная и глубинная) в водохранилище не выделяются.

3. В обособленных участках Куйбышевского водохранилища, в частности, в глубоких заливах, образуются локальные стада, отличающиеся по многим биологическим показателям от основной части популяции и приспособленные к обитанию в условиях с ограниченными ресурсами.

4. Рост запаса окуня в Куйбышевском водохранилище за последнее двадцатилетие объясняется, как последствиями ведения многие годы промысла, направленного на добычу ценных в промысловом отношении видов, так и снижением пресса рыболовства на его популяцию, и в результате сукцессии водохранилища, в процессе которой этот вид, ввиду высокой экологической пластичности и приспособительных качеств, получил значительное преимущество для увеличения численности стада.

Степень достоверности. Достоверность представленных в работе результатов основывалась на достаточном объёме выборки, применении современных методов исследований с использованием общепринятых методик и статистической обработки данных. Научные положения, выводы и

рекомендации, сформулированные в диссертации, не противоречат известным положениям ихтиологии.

Апробация работы. Материалы по теме диссертации были доложены на научных конференциях по направлениям: «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (ФГБНУ «ВНИРО», 2019-2021 гг.), «Чтения имени эколога и зоолога, профессора Виктора Алексеевича Попова» (КФУ, 2019-2020 гг.) «Естественнонаучные исследования в Симбирском-Ульяновском крае» (ОГБУК «Ульяновский областной краеведческий музей имени И.А. Гончарова», 2015-2021 гг.), «Хартия Земли», «Устойчивое развитие регионов» (КНИТУ КИИ, 2016-2017 гг.), а также в многочисленных аспирантско-магистерских семинарах, студенческих конференциях, ежегодных конференциях, проводимых ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН («Перспективы и проблемы современной гидробиологии» (2016 г), «Волга и ее жизнь» (2018 г.), «Экология водных беспозвоночных» (2020 г), «Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции» (2021 г)).

Публикация результатов исследования. В период подготовки научно-исследовательской работы, было опубликовано 29 работ, посвященных теме диссертации, при этом 3 работы находятся в отраслевых научных журналах, которые рекомендованы Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки РФ.

Структура и объем работы. Диссертационная работа включает в себя вступительную часть (введение), семь глав, которые посвящены представленной выше теме исследования и заключительную часть (выводы). Общий объем диссертационной работы составил 229 страниц, 39 таблиц, 45 рисунков-диаграмм, а также 16 приложений, список литературы, в котором представлено 309 трудов российских ученых и 56 работ зарубежных специалистов.

Благодарности. Выражаю особую благодарность своему научному руководителю, кандидату биологических наук, доценту, Сайфуллину Рустему Рашитовичу, за организационно-методическую помощь и важные рекомендации при подготовке работы, а также заведующему кафедрой «Биоэкологии, гигиены

и общественного здоровья» КФУ профессору, доктору биологических наук, Рахимову Ильгизару Ильясовичу, и заведующему кафедрой «Зоологии и общей биологии» КФУ, кандидату биологических наук, Сабирову Рушану Мирзовичу, за ценные советы в процессе исследований. Выражаю огромную благодарность зам. руководителя Татарского филиала ФГБНУ «ВНИРО», кандидату биологических наук, Северову Юрию Александровичу, за бесценный опыт, переданный мне в процессе научно-исследовательских экспедиций, и чуткое наставничество. Благодарю ведущего научного сотрудника Татарского филиала ФГБНУ «ВНИРО», кандидата биологических наук, Шакирову Фирдауз Мубараковну за советы при подготовке данной работы. Также крайне признательна своим коллегам, сотрудникам Татарского филиала ФГБНУ «ВНИРО» за помощь в сборе ихтиологического материала. Благодарю Комова Виктора Трофимовича, доктора биологических наук, главного научного сотрудника лаборатории физиологии и токсикологии водных животных ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН, за предоставленную возможность выполнения работ по определению содержания ртути в мышцах рыб.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1 Систематическое положение вида

Окунеобразные *Perciformes* (Bleeker, 1859) - один из многочисленных и разнообразных отрядов рыб, обитающих в морях и внутренних водоемах. По последним опубликованным данным (Nelson et al, 2016), отряд содержит 2 подотряда, 62 семейства, 365 родов, 2248 видов.

Согласно данным В.А. Кузнецова (2005), водохранилища, озера и реки Волжско-Камского края заселяют 4 вида из семейства Окуневые *Percidae* (Rafinesque, 1815): речной окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), обыкновенный судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), берш *Sander volgensis* (Gmelin, 1789), обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758).

Фундамент в изучение речного окуня как вида заложил ихтиолог П. Артеди, описав его морфологические признаки. Основываясь на исследованиях Артеди, в 1758 году К. Линней в своей работе *System a Nature* систематизировал речного окуня как *Perca fluviatilis*.

В современной систематике речной окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) имеет следующую таксономическую характеристику:

- «Тип *Chordata* – хордовые;
- Подтип *Craniata* – черепные;
- Класс *Actinopterygii* – лучеперые рыбы;
- Отдел *Teleostei* – костистые;
- Отряд *Perciformes* – окунеобразные;
- Подотряд *Percoidei* – окуневидные;
- Семейство *Percidae* – окуневые;
- Род *Perca* – пресноводные окуни;
- Вид *Perca fluviatilis* – речной окунь»

Описанные ранее подвиды евроазиатского речного окуня (*Perca flavescens* (Mitchill, 1814)) оказались недействительными, так как они в значительной степени связаны с темпом роста окуня и характером питания в разных водоемах

(Thorpe, 1977), в связи с этим подвиды у речного окуня в настоящее время не выделяются.

1.2 Ареал и среда обитания

Что касается привычной среды обитания речного окуня, то он преимущественно встречается в пресных водоемах большинства стран Европы, а также в азиатской части континента. Стоит отметить, что вид не встречается на Пиренейском и Апеннинском полуостровах, на севере Англии, побережье Норвегии, в горных районах Закавказья, на юге Монголии и на Дальнем Востоке (Берг, 1949). Ранее данный вид нередко встречался в водах реки Амур, но затем в силу невыясненных обстоятельств, численность популяции вида существенно сократилась, а после и вовсе исчезла (Никольский, 1956).

По классификации Г.В. Никольского (1971), окунь относится к бореальному равнинному фаунистическому комплексу.

Речной окунь был вселен в дельту р. Эбро (Испания), в водные объекты центральной и северной Италии, а также Австралию и северную Африку (Kottelat, Freyhof, 2007). Первый случай интродукции за пределами естественного ареала в России относится к 1919 г, когда окунь был вселен в оз. Кенон (Кудерский, 2015).

Окунь характеризуется разнообразием мест обитания, но чаще предпочитает мелководье и умеренно продуктивные пресные воды. Обнаружен он и в солоноватой воде Балтийского моря (Farming of Eurasian Perch..., 2008). Отмечен в озерах с повышенной соленостью – до 7-10 г/л (Попов, 2017).

Вид устойчив к снижению рН воды до 5,0, но наиболее подходящая величина рН находится в пределах от 7,0 до 7,5 (Гольд, 1966). В р. Нижний Рейн (Германия) был проведен эксперимент, который выявил, что снижение рН воды незначительно уменьшает процент выклева личинок окуня (Buech et al, 1991).

Речной окунь хорошо переносит заморное для других видов рыб содержание O_2 – порог выживания окуня колеблется от 0,5 до 1,0 мг O_2 /л (Whoriskey, Brown, 1994; Запруднова, Камшилов, 2013; Запруднова, Камшилов, 2015). Другие исследования показали (Alabaster, Robertson, 1961), что не

летальные изменения концентрации растворенного кислорода в воде приводят к увеличению двигательной активности у окуня независимо от влияния других факторов, что способствует выживаемости вида в водоемах, загрязненных сточными водами.

Окунь переносит широкий диапазон температур (4-31 °С), что также определяет его географическое распространение (Farming of Eurasian Perch..., 2008; Голованов, 2013). Экспериментальным путем доказано (Свирский, Лапкин, 1987), что неполовозрелые особи окуня независимо от сезона года проявляют один уровень избираемой температуры, отвечающий в природе летним значениям, а половозрелые особи имеют два уровня избираемой температуры: летний и зимний, которые по мере роста организма сближаются.

Активность у речного окуня прямолинейно зависит от освещенности, однако очень высокий уровень освещенности в середине дня приводит к некоторому снижению его плавательной активности (Свирский и др., 1976). Несмотря на данный факт, зафиксированы случаи поимки речного окуня в Боденском озере Германии на участках с глубиной воды от 40 до 80 м (Gerlach et al, 2001).

По исследованиям В.Г. Мельянцева (1948), речной окунь также способен обитать в сильно дистрофированных озерах с чрезвычайно бедной кормовой базой.

Многие авторы (Толчанов, 1953; Дианов, 1955; Tesch, 1955) указывают на необычную пластичность и быструю ответную реакцию окуня на изменение условий его обитания, способность быстро откочевывать из районов с неблагоприятными условиями. Высокий адаптационный потенциал у окуня отмечается в трудах Л.А. Кудерского (2017), благодаря которому речному окуню удается существовать даже в тех водоемах, в которых он является единственным видом.

1.3 Окраска тела

Окраска тела речного окуня зеленовато-желтая, по бокам туловища фиксируются не менее пяти поперечных темных линий, которые делают этот вид

рыбы хорошо узнаваемым (Атлас..., 2003). Что касается характерного оттенка плавников, то первый спинной плавник серого цвета с незначительными вкраплениями черного цвета, второй спинной - зеленовато-желтый, грудные плавники - красные (Кузнецов, 2005). Форма тела окуня сплюснута по бокам, чешуя ктеноидного типа, зубы щетинковидные.

Окраска чешуйного покрова окуня изменяется в зависимости от условий обитания популяций (Шайкин, 1993). С учетом ареала обитания различают 2 типа окраски тела речного окуня: «слабоокрашенные» особи населяют открытую пелагиаль, а в прибрежных биотопах обитают особи с более выраженной пигментной окраской (Рыбы Рыбинского..., 2015).

Также в естественных популяциях речного окуня обнаружено 77 различных рисунков на теле рыб (Зеленецкий, Изюмов, 1994). Первые подходы по выделению и классификации различных вариаций фенотипов окуня были предприняты В.Н. Яковлевым в 1988 году (Яковлев и др., 1988), но они не смогли охватить всего разнообразия окраски окуня в ареале. И общепринятые методы по изучению криптической окраски тела окуня заложил Зеленецкий Н.М. (1992), выделив на теле окуня 6 зон пигментации и 10 видов пигментных пятен, для которых ввел термин «элементы поперечно-полосатой пигментации», применяемый в науке и сегодня.

На основе проделанной работы Зеленецкого Н.М и его коллег, а также на основе оригинальной разработанной методики, среди ученых-ихтиологов и экологов стало актуальным изучение окраски речного окуня и выделение своих особенностей в разных регионах России: в озерах Карельского берега Белого моря стало известно 28 типов окраски речного окуня (Иванова, 2003), в водоемах Байкальского региона был зарегистрирован 21 тип окраски у речного окуня (Петухов и др., 2015). Разнообразие окраски тела окуня в Рыбинском водохранилище изучалось Д.Д. Павловым (2005), а в водоемах бассейнов рек Печора и Вычегда – Д.Д. Казаковой (2007). Д.Е. Приходько и Н.Ш. Мамиловым (2009) отмечено в популяциях окуня р. Нуры 19 вариантов окраски, в водных

объектах Вологодской области (оз. Кубенское и оз. Воже) – 15-16 фенотипов (Тропин, 2020).

Кроме описания возможных фенотипов окуня и разработки методики изучения окраски тела, Зеленецким Н.М. и Изюмовым Ю.Г. (1994) проделаны эксперименты по скрещиванию двух фенетически различных форм окуня из разных озер и получены первые данные о возможном полигенном наследовании признака поперечно-полосатой пигментации.

Параллельным исследованием поперечно-полосатой пигментации тела окуня занимался А.В. Шайкин (1993) и обнаружил факт прямой зависимости изменения рисунка на теле окуня от его географического ареала обитания.

1.4 Морфологические признаки

Воздействие среды обитания на рыб настолько велико, что в результате этого воздействия рыбы в своих поколениях не только изменяют цветовые признаки, но могут приобрести и новые морфологические признаки (Правдин, 1939).

Так, например, отклонения билатеральной симметрии морфометрии тела окуня (количество чешуй в боковой линии, ветвистых лучей в грудном плавнике, отверстий в зубной и лобной костях) зафиксированы в озерах, подверженных наибольшему антропогенному воздействию, и наоборот (Терещенко, 2011).

Изучением влияния трофности, рН и цветности воды на изменчивость морфологических признаков окуня в озерах Дарвинского заповедника занимался Н.М. Зеленецкий (1994) и выявил в результате исследований, что число позвонков у окуневых популяций зависит от кислородного режима водоема – в заморных озерах оно всегда меньше, чем в незаморных. Ранее считалось, что количество позвонков у окуня – относительно стабильный признак и колеблется от 38 до 44 (Попова, 1993), за исключением популяции окуня из озер Монголии, где у отдельных особей обнаружено до 48 позвонков (Баасанжав и др., 1983)).

Меристические признаки, характеризующие тот или иной вид рыб, широко используются при систематическом определении особи и изучении географической и экологической изменчивости вида. Изучая географическую

изменчивость меристических показателей речного окуня, Н.М. Зеленецким (1991) обнаружен новый, наиболее упрощенный в использовании признак в оценивании изменчивости – общее количество колючих лучей в спинных плавниках рыб.

Основные же меристические признаки, характерные для речного окуня, подробно описаны в работе О.А. Поповой (1993): в первом спинном плавнике у окуня обычно насчитывается 13-16, редко 12 колючих лучей; среднее число лучей колеблется от 13 до 15. Во втором спинном плавнике 1–4 колючих луча и 12–17 мягких лучей. В грудном плавнике 1 не ветвистый луч и 13–16 ветвистых мягких. Формула брюшного плавника: I –5–6, анального I–III – 7–11. Из счетных признаков менее постоянным является число чешуй в боковой линии, которое находится в пределах от 53 до 74, с тенденцией уменьшения количества чешуй с севера на юг. Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге варьирует от 16 до 29.

Морфологические различия самцов и самок окуня обнаруживаются редко, видимые невооруженным глазом отличия особенно заметны в преднерестовый период, когда брюшко самок наполнено икрой.

1.5 Размеры, продолжительность жизни

Как свидетельствуют множественные литературные источники, предельная продолжительность жизни речного окуня составляет не менее двадцати лет (Kottelat, Freyhof, 2007). Максимальные размеры тела окуня достигают 50 см (Кузнецов, 2005), вес – 2 кг (Dulmaa, 1990).

Рассмотрим некоторые примеры размерно-возрастных показателей в популяциях окуня из разных водных объектов. В Курейском водохранилище (Красноярский край) окунь встречается длиной до 33 см, весом до 900 г и возрастом до 20 лет (Попов, 1990). В Вилюйском водохранилище (Якутия) окунь живет до 18 лет, достигая 37 см в длину и более 1 кг массы (Кириллов, 2002). В Шекснинском водохранилище (Вологодская область), уловы окуня составляют особи до 14 лет, размерами тела до 38 см (Тропин, 2020). Возрастной ряд популяции окуня Невской губы состоит из 9 возрастных классов (Кудерский,

2013). По данным Д.Ю. Семенова (2004), окунь в Куйбышевском водохранилище встречается в возрасте до 13 лет. В водоемах Карелии обнаружены особи окуня, возрастом до 12 лет и размерами до 30 см (Стерлигова и др., 2016). Наименьшая возрастная структура популяции речного окуня отмечена в уловах Краснодарского водохранилища, которая представлена 5-ю группами: от сеголеток до пятилетних особей, достигающих длины до 18 см (Исмаилов и др., 2018). В водных объектах Алтайского края окунь встречается в возрасте 3+ –7+ лет, имеет всего 7-12 см длины и 10-50 г массы (Журавлев, 2003).

Как и для многих других видов рыб, варьирование размеров тела и продолжительности жизни у окуня в разных водоемах связываются со средой его обитания и, в первую очередь, с обеспеченностью кормовой базы.

1.6 Нерест и развитие

Речного окуня следует классифицировать к индифферентной экологической группе водных биоресурсов (Крыжановский, 1949), которые проявляют широкую пластичность в вопросе субстрата для размножения и используют как прибрежные, так и открытые нерестилища (Кузнецов, 2005).

Половое созревание окуня в южных водоемах начинается у самок на третьем-четвертом году жизни, в северных водоемах - в четыре-пять лет, у самцов - всегда на год раньше (Макарова, Шатуновский, 1993). В условиях эксперимента, в контролируемой среде, половозрелость у окуня может быть достигнута на год раньше (Rougeot et al, 2008).

После достижения половой зрелости главным фактором, определяющим сроки нереста у речного окуня, как и у многих пресноводных рыб, является температура воды (Кошелева, 1984).

Диапазон начальных нерестовых температур у окуня в водоемах Волжско-Камского края находится в пределах от 3,0 до 9,0 °С (Кузнецов, 1985). В водоемах Среднего Поволжья нерест у окуня наблюдается при температуре воды 6,0–8,0 °С (Кузнецов, 1978, Шакирова и др., 2012). В Ульяновском плёсе

Куйбышевского водохранилища начало икрометания окуня зафиксировано при средней температуре воды не ниже 6,0 °С (Семёнов, 2004).

Обращаясь к литературным источникам, приведем несколько примеров по срокам икрометания, характерным для популяций окуня, населяющих водные объекты по всей стране: так, в водоемах бассейна реки Средней Оби вид начинает активный нерест в первой половине мая при температуре воды 10–13 °С (Гундризер, 1984; Попов, 2017). В Среднем Енисее и в его притоках окунь начинает откладывать икру во второй декаде мая – первой декаде июня при температуре воды 8–12 °С (Гундризер, 1978; Попов, 2017). В водах Байкала стартовая температура для икрометания составляет 10 °С (Сорокин и др., 1991), в Якутии размножение окуня наблюдается в первой половине июня при температуре воды 10–15 °С (Кириллов, 2002; Попов, 2017).

Перед откладыванием икры окунь может совершать нерестовые миграции: из морских условий в речные; из глубинных участков водохранилищ в мелководную прибрежную зону, богатую растительностью (Судаков, 1977).

Икра у окуня имеет вид длинных сетчатых лент, поэтому самки выметывают всю икру одновременно. Средний диаметр икринки 2,0-2,5 мм. Откладываемая окунем икра имеет щелочную реакцию, благодаря чему она надежно защищена от заражения сапролегнией и возможного поедания насекомыми и рыбами, а также, вследствие сильного разбухания оболочек, обсыхание икры наблюдается очень редко (Коновалова, 1955). Плодовитость колеблется от 12 до 300 тыс. икринок (Атлас..., 2003) и зависит от размера, веса и возраста рыб (Володин, 1979).

Около двух недель длится развитие икринок. Процесс развития икринок окуня происходит наиболее благоприятно при температуре воды от 12 до 20 °С, при которой наблюдается самый высокий процент выживаемости личинок.

Характерная длина личинок окуня при вылуплении составляет около 6 мм и почти резорбированный желточный мешок, поэтому они сразу начинают активно плавать и охотиться за планктонными организмами (Атлас..., 2003;

Нгуен Тхи Хонг Ван, 2019). Отличительные тёмные полосы на теле окуня проявляются при достижении мальком размеров 20-25 мм (Петлина, 2004).

Речной окунь, благодаря неприхотливости к нерестовому субстрату, и независящему от уровня воды протеканию его нереста, характеризуется относительно высокой эффективностью процесса икротетания (Кузнецов и др., 2019). Так, средняя по годам относительная численность личинок окуня в прибрежье Куйбышевского водохранилища составляет в весенний период 0,4 экз./усилие (Северов и др., 2018).

1.7 Питание

Рацион питания речного окуня составляют как беспозвоночные организмы (Сычева, 1953; Bowszys et al, 2012; Тележникова и др., 2021), так и промысловые виды рыб (Романова, 1948). Различие в питании окуня может наблюдаться и в пределах одного водоема, для которого характерно разнообразие экологических условий (Никольский и др., 1947).

Так, например, в условиях Куйбышевского водохранилища речной окунь является «факультативным хищником» (Семенов, 2004), спектр его питания составляют: зоопланктон, зообентос и ихтиофауна (Тележникова и др., 2019).

Компоненты питания могут изменяться и в течение года и зависят, как от участка обитания рыб, так и от размерно-возрастной дифференцировки поколений. Например, основу пищи сеголеток, обитающих в открытых участках, составляют планктонные формы беспозвоночных, в прибрежных районах, помимо зоопланктона, доминирующее место в рационе занимают организмы зообентоса (Иванова, 1956). Переход на питание рыбой у некоторых популяций обнаруживается даже у сеголеток (Кузнецов, 2005), у других только в возрасте 3+ - 4+ лет (Тропин, 2020). Но, даже во взрослом состоянии, наряду с рыбой окунь питается и беспозвоночными (Фортунова и др., 1973). В период нереста фитофильных рыб фиксируются факты поедания окунем отложенной икры (Рыбы..., 2015).

Анализируя компоненты пищи из желудков окуня, ученые-исследователи обнаруживают в них части водных растений, кусочки коры, измельченные камни

и песчаные фракции. Также ученые выдвигают предположение, что рыбы захватывают их случайно, другие же специалисты акцентируют внимание на том, что твердые элементы необходимы для нормальной работы пищеварительной системы (Семёнов, 2004; Гусманова, 2014).

О.А. Попова (1965, 1971) отмечала, что в пище окуня может встречаться его молодь. По литературным данным (Wang, Eckmann, 1994), каннибализм у окуня наблюдается при перемещении молоди из прибрежной зоны в глубинные участки на зиму, и при населенности водоема исключительно одним видом – окунем.

Количество пищевых компонентов, обнаруженных в желудках окуня варьирует в широких пределах: от 11 видов в р. Волга (Шмидтов, 1953) до 75 видов в Можайском водохранилище (Дгебуадзе и др., 1993).

В Северном Каспии в связи с поеданием существенного числа молодняка ценных видов рыб (сазана, воблы и леща), речного окуня не раз признавали «вредной рыбой» (Иванова, 1956) и, были рекомендованы меры по сокращению его численности искусственными методами (Иванова, 1956; Тележникова и др., 2021).

Вместе с тем, в условиях Куйбышевского водохранилища считается, что окунь выполняет функцию «биологического мелиоратора» (Семенов, 2004; Тележникова и др., 2021), регулируя соотношение как видов-жертв, так и свою собственную молодь (Семенов, Шакирова, 2005; Тележникова и др., 2021).

Зависимость спектра питания окуня и переход с одних кормовых объектов на другие продемонстрированы в экспериментальной работе Н.А. Березиной и А.П. Стрельниковой (2001): при уменьшении роли планктонных ракообразных в искусственной экосистеме наблюдается массовое употребление молодью окуня донных кормовых организмов; в период минимального развития олигохет, личинок хирономид и других насекомых - зафиксирован переход окуня на питание своими «собратьями».

Другой эксперимент, проведенный в одном из озер Дании с имплантированными в окуней радиопередатчиками, измеряющими уровень

активности рыб, показал, что питание окуня беспозвоночными требует таких же уровней активности (затрат), как и для питания рыбой (Jacobsen et al, 2002). Данный факт указывает на то, что окунь при выборе жертвы руководствуется не только ее доступностью, но и проявляет избирательную способность. Приведем еще один пример из литературы: в районах с высокой продуктивностью зоопланктона молодь окуня даже на первых этапах личиночного периода развития проявляет селективность в выборе жертв, предпочитая организмы более крупных размеров (Сорокина, 1977; Furnass, 1979).

Избирательная способность хищника может быть обусловлена его физиологическим состоянием, которое, в свою очередь, связано с сезонной сменой гидрологических факторов (Фортунова и др., 1973). Сезонная динамика питания окуня, как и других хищников, имеет два пика: 1) восполнение ресурсов, затраченных на зимовку и нерест, и 2) запасание энергетических веществ для построения половых продуктов и создания резерва для предстоящей зимовки (Фортунова и др., 1973).

В свою очередь, В.В. Терентьев отмечает (1937), что окунь в отличие от других хищников питается круглый год. Подробные исследования по изучению питания окуня Куйбышевского водохранилища проведены Чиковой В.М. (1970), и выявлена следующая последовательность изменения интенсивности откорма в вегетационный период: в конце апреля – начале мая интенсивность питания окуня низкая, многие рыбы не питаются, спектр питания узок; в июне интенсивность потребления пищи возрастает, основу питания окуня в этот период составляет зоопланктон. В июле окунь продолжает интенсивно питаться, в этот период пища его более разнообразна. В августе происходит некоторое уменьшение интенсивности питания, в пище появляются сеголетки окуня. В сентябре интенсивность питания окуня снижается, а также сужается и его спектр питания.

Интенсивность питания речного окуня зависит не только от времени года, но и от того, каких организмов он употребляет в пищу: планктон, бентос или рыба. По литературным данным (Мантейфель и др., 1965), в Рыбинском

водохранилище окуни-планктофаги имеют два максимума наполнения желудков – в 12 и 19 час., бентофаги – один, с 8 до 17 час., ихтиофаги питаются круглосуточно.

Окунь Куйбышевского водохранилища имеет один максимум наполнения желудка – во второй половине дня (16-20 час.), ночью и рано утром большинство окуней не питается или питается очень слабо (Чикова, 1970).

1.8 Экологические формы

В водных объектах с обширным видоразнообразием кормовой базы и наличием различных биотопов речной окунь образует до трех экологических рас, которые имеют свои индивидуальные отличия по темпу роста, питанию и пр. (Атлас..., 2003; Нгуен Тхи Хонг Ван, 2019).

Возникновение экологических форм окуня в пределах одного водоема связано с гетерогенностью факторов среды, с различиями в обеспеченности кормом и сравнительно небольшой интенсивностью обмена между биотопами (Бобырев, 2013). Чаще всего возникновение альтернативных рас окуня обусловлено тем, что рыбы одного поколения попадают в различные условия обитания, и, как следствие, дифференцируются по питанию и росту (Дгебуадзе и др., 1993; Бобырев, 2013). Подобная дифференциация является адаптивной (Svanbäck, Eklöv, 2003; Бобырев, 2013).

Отметим, что некоторые ученые предполагают (Дятлов, 2002), что образование альтернативных рас у окуня в границах одного водоема связано с несинхронностью его нереста (Бобырев, 2013).

В Рыбинском водохранилище А.Г. Поддубный (1971) в популяции окуня дифференцирует две категории рыб – прибрежную и глубинную. Прибрежная форма речного окуня постоянно обитает в литорали и пограничной с ней зоной сублиторали. Глубинная форма населяет удаленную от берега сублитораль с глубинами более 6 м, в прибрежье появляется только в период нереста (Рыбы Рыбинского..., 2015).

Подобные исследования были проведены и для водоемов Сибирского региона и выявлены следующие особенности: прибрежный окунь питается

преимущественно беспозвоночными, растет медленно и не достигает больших размеров, а живущий в глубоких участках водоема является в значительной степени хищником и растет заметно быстрее (Воскобойников, 2002; Стерлигова и др., 2016; Попов, 2017). Аналогичная информация о существовании когорт окуня, выделенных на основе данных по рациону вида - планктоноядные и рыбоядные, имеется и в зарубежной литературе (Borcherding, 2006).

Репродуктивные стратегии экологических форм окуня описаны М.И. Шатуновским (2013): для особей окуня прибрежных группировок характерно более раннее достижение половой зрелости и малые размеры икры, высокие значения относительной плодовитости. Характеризуются меньшей продолжительностью жизни - являются r-стратегами. Особи глубинной группировки достигают половой зрелости в более позднем возрасте, имеют высокую абсолютную плодовитость. Продолжительность их жизни выше, чем у особей прибрежной группировки, в популяции доминируют самки, икра более крупная; особи этой группировки являются K-стратегами (Шатуновский, 2013).

Другие литературные источники указывают, что медленнорастущие особи окуня представлены часто только самками (Попова, 1965).

Кроме этого, экологические формы речного окуня отличаются и окраской чешуйного покрова: «слабоокрашенные» особи населяют открытую пелагиаль, а в прибрежных биотопах обитают особи с более выраженной пигментной окраской (Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015).

Морфологические различия экологических форм окуня описаны В.В. Покровским (1951).

Локальные стада окуня в Куйбышевском водохранилище, выделенные на основе размерно-возрастного состава уловов, темпу роста рыб, показателям плодовитости и некоторым морфологическим признакам, были описаны В.М. Чиковой (1973).

Изучением экологических форм окуня в разных водных объектах занимались следующие ихтиологи: в Онежском озере исследования проводились Гуляевой А.М. (1951), в озерах Казахстана – Диановым П.А. (1955), в

Рыбинском водохранилище – Ильиной Л.К. (1978), в Сямозере в Карелии - Стерлиговой О.П. и др. (2007), в р. Кама – Толчановым В.С. (1953).

В.В. Покровский (1951) выделял медленно растущую форму окуня (прибрежного окуня) в отдельный подвид *Perca fluviatilis gracilis*.

Таким образом, авторы, занимающиеся изучением экологических форм у речного окуня, приходят к одному выводу, что существование рас в популяции окуня одного водоема повышает эффективность использования этим видом кормовой базы и, в конечном счете, обеспечивает его выживание.

1.9 Рыболовство

Речной окунь относится к группе малоценных в промысловом отношении объектов, хотя в ряде регионов, например, в водохранилищах на равнинных реках европейской части России, он составляет значительную часть рыбной продукции (Пирожников, 1972).

Промышленный лов окуня в период открытой воды и ледостава осуществляется исключительно сетями. Наиболее уловистыми для окуня считаются мелкоячеистые сети с ячеей 35 мм (Семенов, 2004). При этом размеры окуня в неводных уловах колеблются от 3 до 37 см, в сетях – от 13 до 39 см, в тралах – от 13 до 41 см, при средней длине рыб в неводах 15,3 см, в сетях – 27,9 см и в тралах – 24,6см (Рыбы Рыбинского..., 2015).

В крупных рыбохозяйственных водоемах Вологодской области вылов данного вида варьировал от 53 т в 2004 году до 175 т в 2010 году, а его доля в уловах изменялась в пределах 7-17% (Тропин, 2020).

В Рыбинском водохранилище (Рыбы Рыбинского..., 2015), максимальный промысловый вылов окуня за все время существования водохранилища был отмечен в 2012 г. и составил 177 т, в предыдущие годы промышленные уловы окуня находились в пределах от 65,6 т до 137 т.

В Томской области максимальные выловы окуня фиксировались до зарегулирования стока р. Оби плотиной Новосибирской ГЭС, и достигали 535 т в год, в настоящее время уловы окуня в данном регионе уменьшились и

колеблются от 19 т (в 2005 году) до 145 т (в 2014 году); составляя от 2 до 10 % общего вылова (Блохин и др., 2015).

Значительные объемы вылова окуня отмечены в водоемах Якутии – 540 т (в 1985 году), в последующие года средний вылов составил 140 т (Кириллов, 2002).

Высокая встречаемость окуня в промысловых уловах характерна для Невской губы и составляет в среднем 80% (Кудерский, 2013), но среднегодовые уловы здесь небольшие - 29,7 т (Ружин, 1987).

Объем вылова окуня в Ириклинском водохранилище (р. Урал) в последние годы составляет 200–250 т (Лайус и др., 2020).

Основная доля вылова окуня в водоемах Карелии приходится на Онежское озеро, где по среднемноголетним данным добыча окуня составляет 65,2 т/год (Широков и др., 2019).

Однако стоит также учесть, что речной окунь интенсивно осваивается не только промыслом, но и является одним из любимых объектов любительского рыболовства (Тележникова, Северов, 2017). В ряде водоёмов уловы рыболовов-любителей в несколько раз превышают промысловые (Семенов, 2004).

Рыболовы-любители для вылова окуня в период открытой воды в основном используют спиннинговый лов на различные виды блесен, в зимний период - подледный мормышечный лов с естественными или искусственными приманками.

По литературным данным (Вандышева и др., 2015), доля среднегодового вылова речного окуня рыболовами-любителями составляет 32% в Чебоксарском водохранилище и 45% – в Горьковском. В Чебоксарском водохранилище среднее количество пойманных окуней на 1 рыбака в день составляет в зимний период 10,19 экз., в летний – 2,95 экз.

В Рыбинском водохранилище доля окуня в общем годовом улове рыбаков-любителей составляет более 50%, а годовые уловы достигают 300 т (Рыбы Рыбинского..., 2015).

В Волгоградском водохранилище (в границах Саратовской области) вылов окуня рыбаками-любителями в 2019 году составил 60,8 т (Ермолин, Руденко, 2020).

Из вышесказанного следует, что запасы окуня во многих водоемах не подорваны, однако в целях рационального их использования, необходим строгий контроль за соблюдением правил любительского и промышленного рыболовства – как основной формы прямого воздействия на популяции водных биоресурсов в целом и окуня, в частности.

1.10 История научных исследований по биологии и экологии речного окуня в Куйбышевском водохранилище

В середине прошлого столетия в периодической прессе «Правда» было обнародовано постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР о строительстве на реке Волге Куйбышевской гидроэлектростанции (Куйбышевское водохранилище..., 2008).

До зарегулирования реки в ней обитало 46 видов рыб, после создания водохранилища число их увеличилось до 54-х (Кузнецов, 2005; Шакирова, 2007). По материалам исследований последних лет в Куйбышевском водохранилище обнаружено 59 видов рыб, причем процесс формирования ихтиофауны продолжается (Шакирова, Северов, 2014; Шакирова и др., 2015). В составе ихтиофауны Куйбышевского водохранилища обнаружены значительные изменения за счет сокращения числа проходных и реофильных видов и перехода их в группу «редких» или «исчезающих», и пополнения состава за счет, в основном малоценных, видов-вселенцев.

С момента создания Куйбышевского водохранилища особое внимание уделялось регулярным исследованиям отдельных видов рыб (в т.ч. и окуню), их экологии, питанию, размножению в условиях реконструированного водоема.

Так, экологию размножения и эффективность нереста речного окуня на примере верховий Куйбышевского водохранилища изучает В.А. Кузнецов с 1968 по 1980 гг.; регистрирует комплекс приспособлений вида в период размножения: нерест при более высоких температурах, нетребовательность к субстрату,

использование разнотипных нерестилищ, активный процесс биологической дифференциации (Кузнецов, 1985).

Питание окуня Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища проанализировано в трудах В.М. Чиковой (1970), где большое внимание уделено сезонным и суточным изменениям в рационе.

Локальные стада окуня в Куйбышевском водохранилище, выделенные на основе размерно-возрастного состава уловов, темпу роста рыб, показателям плодовитости и некоторым морфологическим признакам, были описаны В.М. Чиковой в 1973 году по уловам окуня из Приплотинного плёса, Усинского, Черемшанского и Сусканского заливов водохранилища.

Содержание тяжелых металлов в теле речного окуня исследовали В.В. Батоян и В.Н. Сорокин (1989), в нижней части Куйбышевского водохранилища, а несколько позже и Р.Р. Сайфуллин (1996) в Волжском плесе (верховья водоема). Распределение молоди окуня в прибрежных участках Куйбышевского водохранилища описано В.Н. Григорьевым (1996). И.А. Евланов и др. (1999) выявили и описали 33 вида паразитов окуня Куйбышевского водохранилища. Характеристика пищевого рациона окуня Ундорского плеса рассмотрена А.В. Пашиным (2000). Большое внимание нересту окуня в Черемшанском плесе уделял В.А. Назаренко (1997). По результатам его исследований выявлено, что в этом районе нерест данного вида более продолжителен и протекает при более высоких температурах, чем в речных условиях.

Проделана значительная работа по изучению экологии окуня в центральной части Куйбышевского водохранилища Д.Ю. Семеновым (2004). В работе автор рассматривает возрастную структуру популяции, морфологию, нерест и питание речного окуня Ульяновского и Ундорского плесов.

Работа, по изучению роли видов-вселенцев в питании окуня Куйбышевского водохранилища, была опубликована Д.Ю. Семеновым и Ф.М. Шакировой (2005), в которой установлено, что с проникновением в водоем видов-вселенцев (бычки и тюлька) в рационе хищных окуневых рыб снизилась встречаемость молоди окуня.

Таким образом, приведенные выше литературные источники демонстрируют, что биология окуня изучалась более тщательно с момента создания водохранилища и до начала 2000-х годов. Далее изучение популяций рыб имело низкую исследовательскую активность и, вследствие этого, большинство аспектов биологии, экологии и хозяйственного освоения окуня в современных условиях водохранилища в литературе слабо освещены.

ГЛАВА 2. ОПИСАНИЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И СТАНЦИЙ ИССЛЕДОВАНИЯ

Согласно литературным данным (Куйбышевское..., 1983; 2008), перекрытие реки Волга 31 октября 1955 года гидротехническими сооружениями Куйбышевского гидроузла в районе Жигулевских гор привело к формированию Куйбышевского водохранилища. Наполнение водоема продолжалось до мая 1957 года, когда поверхность воды достигла нормального подпорного уровня (53,0 м). В настоящее время Куйбышевское водохранилище является крупнейшим в Европе и в бассейне р. Волги, имея площадь 6450 км², и представляет собой ряд озеровидных расширений, соединенных между собой узостями.

Куйбышевское водохранилище расположено в центральной части Среднего Поволжья, при том что, северная часть водосборного бассейна находится в лесной зоне, южная – в лесостепной. Территориально акватория водохранилища располагается в пределах 5 субъектов России: Республики Татарстан, Чувашской Республики, Республики Марий Эл, а также Самарской и Ульяновской областей, причем 50,7% (или 3,12 тыс. км²) площади водного зеркала расположено в пределах Республики Татарстан (Петров, 2004).

Общая протяженность береговой линии составляет 2604 км, из них 1392 км (53,5%) - в пределах Республики Татарстан. Общая площадь водосборного бассейна Куйбышевского водохранилища составляет 1200200 км². Полный объем водохранилища при НПУ составляет 57,3 тыс. км³. Общая площадь акватории - 560 тыс. га (табл.1).

Таблица 1 - Распределение мелководной и глубоководной зон в
Куйбышевском водохранилище (Анохина, 2004)

Площадь мелководной, тыс. га	Площадь глубоководной, тыс. га
174,77	385,56

Что касается глубины водохранилища, то она существенно отличается в разных зонах. Например, в приплотинной части этот показатель достигает 41 м, в районе городов Сенгилей и Ульяновск - 31 м, у пристани н.п. Камское устье -

19 м, у г. Казани - 16-18 м, у г. Чистополя - 12-14 м. Разница в уровнях воды нижнего и верхнего берегов водохранилища составляет около 30 м (Боровкова и др., 1962; Широков, 1963). Средняя глубина водоема 9 м.

Глубины в водохранилище распределяются следующим образом (Лукин, 1964): от 0 до 5 м – 36 %, от 5 до 10 м – 30 %, от 10 до 15 м – 14 %, от 15 до 20 м – 11 %, свыше 20 м – 9 %.

Наибольшей ширины водохранилище достигает на участке Лаишево - н.п. Камское Устье (до 27 км) и в районе Ундорского озеровидного расширения (около 40 км).

Термический режим

Температурные показатели воды исследуемого водного объекта отличаются достаточно высокой вариабельностью в поверхностном слое и стабильностью показателей по глубине. В весенний и осенний периоды преобладает гомотермия (Куйбышевское водохранилище..., 1983; 2008). Ход температуры воды в общих чертах следует за ходом температуры воздуха. В заливах, где преобладают мелководья, вода прогревается значительно раньше, чем в основном водоеме. Разница температур воды в глубоководной и мелководной части водохранилища может достигать 5 °С. Наиболее интенсивные термические процессы протекают в верхней части водохранилища. Ветровое волнение способно вызвать полное перемешивание водных масс и выравнивание температуры по глубине, кроме наиболее глубокой приплотинной части водохранилища.

Как показывает многолетний опыт наблюдений, водохранилище полностью покрывается устойчивым ледоставом, а после очищается ото льда в течении 7-10 дней (табл. 2).

Таблица 2 – Ориентировочные даты установления ледостава и очищения ото льда (по данным гидрометеослужбы Республики Татарстан)

Пункт	Вязо- вые	Нижни й	Чистопол ь	Рыбная слобода	Кирельс к	Тетюш и	Горо- дище	Улья- новск	Тольятти
Ледостав	22.11	19.11	16.11	16.11	21.11	23.11	24.11	26.11	20.11
Очищение ото льда	21.4	22.4	25.4	25.4	24.4	28.4	-	26.4	28.4

Как правило, прогрев воды начинается в момент активного таяния льдов. Когда же поверхность водоёмов полностью лишается ледяного покрова, на поверхности вода может прогреваться до трёх градусов тепла. Что касается периода стабильного тепла, то он приходится на вторую декаду весны и длится до середины осени. Снижение температуры воды приходится на вторую половину осени и длится до первых устойчивых морозов, которые провоцируют образование корки льда. После покрытия водоёма льдом, температура воды приобретает некоторую стабильность и однородность, какой и остаётся до следующего ледохода (Гидрометеорологический режим..., 1975; Северов, 2012)

Предельно интенсивные повышения температуры воды фиксируются в верхней части Волжского плеса, в других плесах водохранилища водные массы прогреваются не такими быстрыми темпами (Баранов, 1961). Наиболее высокие температурные значения воды заметны во второй половине лета, когда в отдельные годы воды прогреваются до 28 °С (Боровкова и др., 1962).

Температурные колебания по месяцам с 2012 по 2020 гг. в водохранилище представлены по материалам Управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды РТ и приведены на рисунке 1 (рис. 1). Средняя температура воды в водохранилище в исследуемые периоды составила 17,3°С.

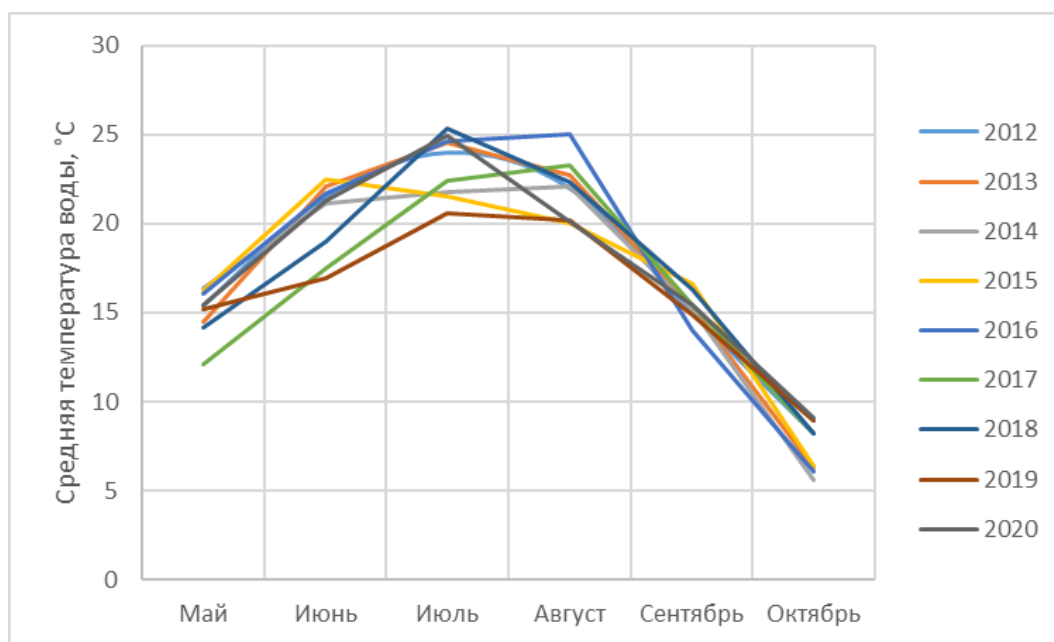


Рис. 1 Динамика температуры воды по месяцам в Куйбышевском водохранилище с 2012 по 2020 гг.

В мае средняя температура воды находилась в пределах от 12,1°C (в 2017 году) до 16,4°C (в 2014 году), при средних значениях 15,1°C. В летние месяцы средняя температура воды составила 21,8°C, при колебаниях от 16,9°C (в июне 2019 г.) до 25,3°C (в июле 2018 г.).

Уровенный режим

Существенное воздействие на уровень воды в водохранилище оказывает множество внешних факторов, в том числе: перераспределение стока между соседними волжскими и камскими водохранилищами и абиотические факторы среды (Пицык, 1979). Изменение уровня воды в водохранилище, могут быть, связано с естественными сезонными процессами, а также благодаря искусственным регулированием сброса вод в нижний бьеф через плотину (Куйбышевское водохранилище, 1983).

Общий характер изменения уровня воды по месяцам за 2012 – 2020 гг. показаны на рисунке 2 (рис.2).

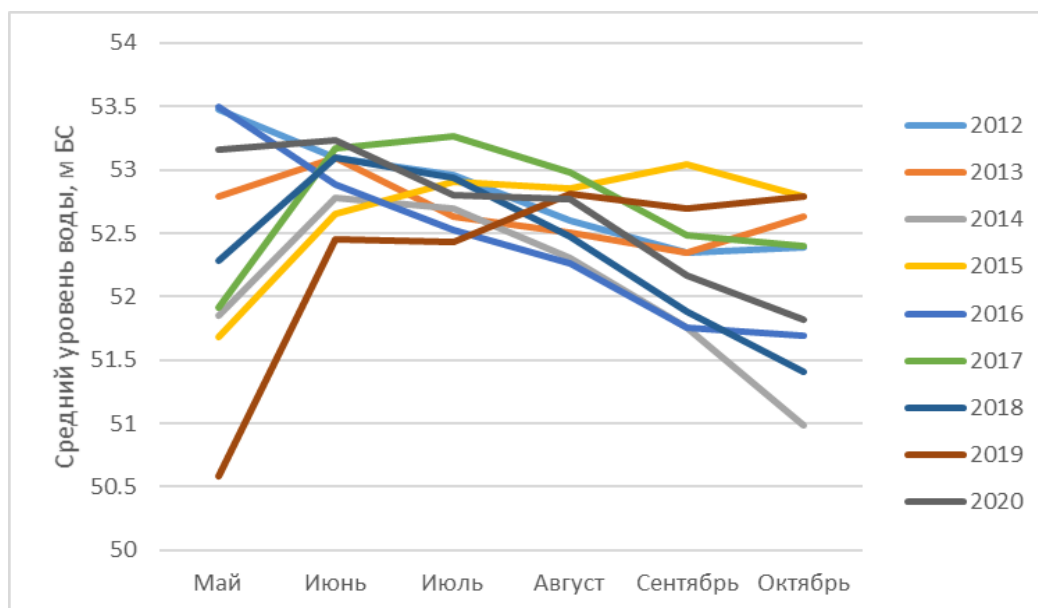


Рис. 2 Колебания уровня воды по месяцам в Куйбышевском водохранилище с 2012 по 2020 гг.

За годы наблюдений (2012-2020 гг.) минимальная отметка уровня воды в водохранилище в весенний нерестовый период рыб зафиксирована в 2019 году, которая составила 50,58 м БС, в остальные годы уровень воды в водохранилище в мае находился при средней отметке 52,58 м БС. Максимальный сброс уровня воды в осенний период произошел в октябре 2014 года (50,98 м БС), что

поспособствовало усиленному зарастанию мелководных зон. В целом, в годы наблюдений усредненная отметка уровня воды в Куйбышевском водохранилище была близкой к НПУ и составляла 52,58 м БС.

Снижение уровня воды в Куйбышевском водохранилище проявляется, прежде всего, в понижении разбавляющей способности воды, что ведет к повышению концентрации загрязняющих веществ и ухудшению санитарно-экологического состояния водоема (Латыпова, 2012).

Гидрохимический режим

Согласно имеющимся литературным данным (Унковская и др., 2018), вода в Куйбышевском водохранилище относится к гидрокарбонатному классу кальциевой группы со средней и повышенной минерализацией. Величина общей минерализации изменяется по годам от 168,7 до 427,2 мг/дм³. Содержание гидрокарбонатов варьирует от 59,5 до 253,0 мг/дм³, сульфатов – от 29,6 до 46,8 мг/дм³, хлоридов – от 7,9 до 28,6 мг/дм³. Содержание кальция изменяется от 33,1 до 46,3 мг/дм³, магния – от 2,8 до 15,7 мг/дм³. Общая жесткость соответствует категории «мягкая вода» или «умеренно жесткая вода» и изменяется по годам от 2,2 до 3,5 ммоль/дм³. Газовый режим характеризуется нормальным насыщением растворенного кислорода в поверхностном слое, колеблясь от 6,5 до 18,6 мг/дм³.

Качество поверхностных вод Куйбышевского водохранилища в основном колеблется в пределах класса: 3 «а» - загрязненные, 3 «б» - очень загрязненные; одной из основных причин загрязнения вод является неудовлетворительное состояние очистных сооружений (Гос. доклад..., 2021).

Экосистема Куйбышевского водохранилища

Фокусируя внимание на экосистеме представленного в научной работе водоема, обратим внимание на то, что она сформировалась под влиянием множества внешних, в том числе и антропогенных факторов, которые и послужили причиной ее сегодняшнего состояния. Периоды становления экосистемы Куйбышевского водохранилища описаны в работе В.А. Кузнецова (2005):

1. В связи с зарегулированием стока видовой состав ихтиофауны трансформировался: реофилы сменились лимнофильными формами. Также этот период характеризовался интенсивным развитием кормовой базы рыб. Продолжительность периода «эффекта подпора и взрыва» составила 3 года»;

2. Что касается характеристик второго этапа, то позитивные тенденции предыдущих лет сменились стагнацией или депрессией экосистемы. Представленный период был продолжительностью чуть более десяти лет, он также отличался тем, что уровень воды был достаточно нестабильным, что, в свою очередь, крайне негативно отразилось на общей площади потенциальных нерестилищ рыб. Колебания температурных режимов воды сказались на половом созревании рыб обоих полов. Большинство важнейших биологических процессов в жизненном цикле рыб были разбалансированы.

3. В течение последующих четырнадцати лет экосистема Куйбышевского водохранилища находилась в относительно равновесном состоянии. Водные биологические ресурсы выработали определенные адаптации к условиям вновь сформировавшейся среды.

4. С середины 80-х годов XX века усилившаяся антропогенная нагрузка на экосистему водохранилища повлекла за собой следующие изменения водных биоресурсов и среды их обитания:

- стали более заметными и выраженными тенденции к снижению качества пресной воды: в частности, в большей мере это было связано с тем, что в ней стали преобладать биогены и органические соединения, которые в некотором роде спровоцировали изменение ее кислотности, в воде все более высокими стали концентрации солей тяжёлых металлов, в том числе ртути (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Решетников, 1986; Тимохина, 2000);

- стали более выражены патологические изменения в теле гидробионтов, а именно увеличилось средневзвешенное содержание гербицидов, пестицидов и солей тяжелых металлов в мышечной ткани (Кузнецов, 1991; Степанова и др., 2004);

- наблюдается эвтрофикация водоема и заморные явления для рыб (Паутова, Номоканова, 1994);

- среди планктонных и бентосных организмов доминируют виды, выдерживающие значительные загрязнения воды (Кузнецов, 1991; Степанова и др., 2004);

- стали более выраженными и заметными тенденции к сокращению числа промысловых видов рыб, что связано с ростом специфических заболеваний и резким снижением качества экологической обстановки. Как следствие, эти факторы крайне негативно отразились на фертильности рыб. При этом, такие направления затронули не только промысловые виды рыб, но и другие виды водных обитателей, которые не представляют коммерческой ценности (Кузнецов, 1991; Евланов и др., 1996; Говоркова и др., 2004).

На основании исследований, проведенных в последнее десятилетие и в соответствии с полученной регрессионной моделью, прогнозируемый средний оптимальный уровень воды Куйбышевского водохранилища соответствует категории вода «умеренно загрязненная» в заданных условиях. Рассматриваются условия возможности «производства» воды более высокого качества экосистемами водохранилища и устойчивого функционирования равнинных водохранилищ многоцелевого назначения (Динамика состояния экосистем..., 2020).

Высшая водная растительность

Обратим внимание на то, что в Куйбышевском водохранилище исследования анализа и оценки флористической составляющей водоема проводятся систематически, с момента запуска водоема в активную эксплуатацию. В результате такой работы, представляется возможным в динамике оценить происходящие изменения, а также оперативно принять нужные меры реагирования.

В результате данных исследований было выявлено, что площадь, занятая высшей водной растительностью в Куйбышевском водохранилище, составляет около 8% от площади мелководий (Голубева и др., 1990). Основные массивы

мелководий, где произрастает высшая водная растительность, сосредоточены в устьях рек, впадающих в водохранилище. Наиболее крупные из них – Черемшанский залив (около 12 тыс.га), Сусканский (8,5 тыс.га), Мешинский (4 тыс.га) и др. (Структура..., 1980).

По данным В.Г. Папченкова (2015), разнообразие флоры Куйбышевского водохранилища значительно различается на его участках: от 151 вида в правобережье Камского и Волжско-Камского плесов до 273 видов в их левобережной части. Высоко оно в Волжском подпорном районе (263 вида) и в верхней части Волжского плеса (257 видов). Куйбышевское водохранилище обладает наиболее богатой флорой не только в Среднем Поволжье, но и во всем Волжском каскаде водохранилищ (Папченков, 2015). Во всех ассоциациях основу составляют формации рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L., 1753), манника большого (*Glyceria maxima* Holmb., 1919), тростника обыкновенного (*Phragmites australis* Trin), рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L., 1753), роголистника темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum* L., 1753) и др. (Папченков, 2003).

Гидробионты Куйбышевского водохранилища

Фитопланктон. До создания каскада водохранилищ на Волге фитопланктон и фитобентос исследовались редко, и по имеющимся данным 30–40-х годов и 50–60-х и 70-х годов прошлого века в литературе однозначно утверждается, что воды Волги были чистыми и цветение воды в ней не наблюдалось (Дыганова и др., 2016). После образования Куйбышевского водохранилища фитопланктон интенсивно изучается и приводятся сведения о 220 видах с преобладанием зеленых (110) диатомовых (50) и синезеленых (28) (Волга и ее жизнь, 1978).

В настоящее время, по литературным данным (Зеленевская, 2015) в составе фитопланктона Куйбышевского водохранилища обнаружено 160 таксонов водорослей из следующих отделов: диатомовые (Bacillariophyta) – 70 (44%), зеленые (Chlorophyta) – 52 (32%), сине-зеленые (Cyanoprocariota) – 19

(12%), эвгленовые (Euglenophyta) – 4 (2,5%), криптофитовые (Cryptophyta) – 6 (4%), золотистые (Chrysophyta) – 4 (2,5%) и динофитовые (Dinophyta) – 5 (3%).

Как правило, весной доминируют диатомовые водоросли следующих видов: *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Stephanodiscus* sp., *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge, *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle.

Летом преобладающий видовой состав микроводорослей изменяется. На Волжском и Камском участках доминируют диатомовые *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., *Aulacoseira italica ssp.subarctica* (O. Müll.) Simons., на Озерном участке среди лидирующих видов отмечены, главным образом, цианопрокариоты *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *Microcystis flos-aquae* (Wittr.) Kirchn., *Aphanizomenon flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *Anabaena flos-aquae var.apotecariana* Elenk.

В осенний период высока численность следующих водорослей: *Skeletonema subsalsum*, *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, которые фиксируются на всех участках водоема.

Зоопланктон. По литературным данным (Романова, 2010), наибольшее количество видов зоопланктонных организмов в Куйбышевском водохранилище было зарегистрировано в первые годы после его заполнения (274), затем этот показатель стал снижаться. На 4-й год после заполнения ложа, количество ежегодно регистрируемых видов упало со 180 до 100, затем до 1980 г. наблюдалась тенденция к снижению числа видов до 70-80 за сезон. За весь период наблюдений основная доля среди зоопланктона приходится на коловраток.

По последним опубликованным данным (Деревенская, Тарасенко, 2020), в составе зоопланктона Куйбышевского водохранилища выявлено 45 видов, из них коловраток – 18 (40%), ветвистоусых ракообразных – 18 (40%) и веслоногих ракообразных – 9 (20%). Наибольшим видовым богатством отличались коловратки и ветвистоусые ракообразные. Rotifera принадлежали к 4 отрядам, 7 семействам, преобладали по числу видов представители семейства Brachionidae (6 видов) и Synchaetidae (5 видов). Cladocera принадлежали к 4 семействам

отряда Anomopoda, 2 семействам отряда Harplogoda, по 1 семейству из отрядов Stenopoda и Onychopoda. Из Copepoda 3 вида относились к семействам Diaptomidae и Temoridae отряда Calaniformes, 5 видов - к сем. Cyclopidae, отряда Cycloformes, встречались также представители отряда Harpacticiformes.

На примере приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища выделены основные доминирующие группы зоопланктона в зависимости от сезона года (Любина и др., 2020): так, коловратки формируют основу количественных показателей весной и осенью, доминирующим видом в эти сезоны является *Synchaeta pectinata* (Ehrenberg, 1832). Летом, как правило, преобладают ветвистоусые рачки, где абсолютным доминирующим видом является ветвистоусый рачок *Daphnia galeata* (Sars, 1863).

Зообентос. Согласно имеющимся в литературе данным (Мордухай-Болтовской, 1959), до образования Куйбышевского водохранилища русла р. Волги и Камы на 9/10 своей площади были покрыты песком и заселены псаммофильным биоценозом с преобладанием гаммарид и олигохет. На камнях и глинах встречались также биоценозы, состоящие из ручейников, поденок, корофиум и дрейссен.

На сегодняшний день (Курина и др., 2020), в составе макрозообентоса Куйбышевского водохранилища зарегистрировано 110 видов и таксонов: 37 видов - Chironomidae, 24 - Oligochaeta, 23 - Mollusca, 13 - Crustacea, 4 - Hirudinea, 2 – Polychaeta, 10 - прочих таксонов (Trichoptera, Ephemeroptera, и др.).

Структурообразующим компонентом биомассы во все сезоны года являются моллюски (99 %), среди которых доминируют *D. bugensis*. В мягком бентосе преобладают инвазионные полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) и олигохеты семейства Limnodrilus: *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862 и *Limnodrilus* sp.juv. В осенний период к этим видам добавляются ювенильные личинки хирономид *Polypedilum gr.convictum* Walker, 1856 (Любина и др., 2020).

Ихтиофауна. Список ихтиофауны перед зарегулированием Средней Волги включал 51 вид и подвид (Кузнецов, 2005). Среди них единично были отмечены: шип, волжская сельдь, проходная кумжа, шемая и белопёрый пескарь. Крайне

редко встречались севрюга, каспийский пузанок, таймень, ручьевая форель, хариус, озёрный голяк, быстрянка. К постоянно обитающим в реках можно было отнести лишь 36 видов рыб.

В первые годы после перекрытия Волги из состава ихтиофауны водохранилища выпали такие проходные виды как каспийская минога, севрюга, шип, каспийско-черноморский пузанок, кесслеровская и волжская сельди, белорыбца, каспийская кумжа, шемая и др. (Поддубный, 1959; Лукин, 1961; Шаронов, 1971; Цыплаков, 1974; Семенов, 2004 и др.).

По мнению В.Н. Сорокина и А.А. Сорокиной (1993), рассинхронизация гидрологического режима с климатическими процессами в условиях водохранилища нарушает эволюционно-сложившуюся ритмику эколого-физиологических адаптаций рыб. В частности, на сокращение запасов рыб повлияло ухудшение показателей экосистемы. При этом, такие тенденции касались исключительно промысловых видов рыб, но не отразились на таких видах, которые с коммерческой позиции не представляют особой ценности (Цыплаков, 1980; Шакирова, Северов, 2014).

Последующие изменения в составе ихтиофауны водохранилища происходили за счет акклиматизационных и рыбоводных мероприятий по ситуативному завозу рыбы (Шаронов, 1970; Шакирова, Северов, 2014).

На сегодняшний день, в научных работах можно встретить различные трактовки, которые раскрывают данные о фактическом состоянии экосистемы в Куйбышевском водохранилище (Евланов и др., 1998; Слынько и др., 2000; Кузнецов, 2005; Семенов, 2010; Шакирова, Северов, 2014). Так, по последним из них (Шакирова, Северов, 2014; Шакирова и др., 2015), в Куйбышевском водохранилище встречаются 59 видов рыб, относящихся к 13 отрядам, 19 семействам и 47 родам. Из них более половины - 30 видов или 50.9% – промысловые, 18 или 30.5% – вселенцы, 11 или 18.6% - виды, включенные в Красную книгу Республики Татарстан (2016).

В современных условиях структура популяций рыб Куйбышевского водохранилища представлена тремя группами, отличающимися по своему происхождению (Куйбышевское водохранилище..., 2008):

- «Местные туводные (обыкновенный сом *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758); обыкновенная щука *Esox lucius* (Linnaeus, 1758); судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758); берш *Sander volgensis* (Gmelin, 1788); речной окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758); синец *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758); лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758); белоглазка *Abramis sapa* (Pallas, 1814); густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758); язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758); плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и др.)»;

- «Вселенцы (европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758); ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758); черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840); черноморская пухлощекая игла-рыба *Sygnathus nigrolineatus* (Eichwald, 1831); речной угорь *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758); головешка-ротан *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877); Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814); Звездчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874); Бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814); каспийский бычок-головач *Neogobius gorlap* (Pijin, 1949); бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814); девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758); обыкновенный пинагор *Cyclopterus lumpus* (Linnaeus, 1758) и др.)»;

- «Аклиматизанты (пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789); белый амур *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844); белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844); пестрый толстолобик *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845) и др.)».

По численности водных биоресурсов в Куйбышевском водохранилище наблюдается стабильная ситуация с небольшими колебаниями численности у отдельных видов рыб (Анохина и др., 2016).

Участки сбора ихтиологического материала

Пространственное расположение 9-ти станций сбора ихтиологического материала по окуню демонстрирует рисунок 3 (рис. 3). Согласно представлениям

А.Г. Поддубного (1971), исследуемые участки водохранилища можно отнести к следующим станциям:

1) Приплотинный плес Куйбышевского водохранилища является самым глубоководным. Средняя скорость стоковых течений составляет 0,02-0,2 м/с. Участок сбора материала представляет собой прирусловой вал, с глубинами 9-20 м. Данный плёс относится к *станции батиаля с активным илонакоплением*.

2) Ундорский плёс территориально прилегает к северным границам с населенным пунктом Ульяновск. В акватории плёса имеются как глубоководные русловые участки с глубиной воды до 38 м, так и мелководные зоны с затопленной растительностью. Скорость течения в русловой части достигает 0,9 м/сек. Заиление интенсивное. Представленный плёс относится к *станции батиаля с активным илонакоплением*.

3) Тетюшский плёс находится ниже по течению, после слияния русел рек Волга и Кама, вблизи н.п. – г. Тетюши. Для него характерны значительные глубины (более 10 м), средние скорости течения (0,5 м/сек) и небольшая площадь мелководий (15,44 тыс.га). Дно повсеместно песчаное, местами заиленное. Растительность отмечена только на левобережье. Данный участок водоема можно отнести к *станции батиаля со слабым илонакоплением*.

4) Сидельниковский затон (Волжский плёс Куйбышевского водохранилища) расположен в нижней части Чебоксарской ГЭС, слева от судового хода, отделен от русла протокой, защищен от сильных русловых течений грядой островов. Глубина затона составляет в среднем 3 м. Течение отсутствует, наблюдается лишь ветровое перемещение водных масс. Берега островов и побережий заросли околородной растительностью. Сидельниковский затон – основное место для размножения и нагула ихтиофауны Волжского плеса Куйбышевского водохранилища. Сидельниковский затон относится к *станции защищенного прибрежья литорали с растительностью*.

5) Станция сбора материала в средней части **Волжского плёса** Куйбышевского водохранилища вблизи г. Зеленодольск представляет собой бывшую затопленную пойму р. Волга, расположенную вблизи русла. Берега

частично заросли жесткой растительностью (тростник, рогоз). Вплоть до 3х–4х м на значительных площадях дна отмечаются скопления водорослей. Течение – до 0,5 м/сек, дно песчаное. Исследуемый участок Волжского плеса характеризуется как *станция открытого побережья литорали с песчаным грунтом*.

6) Мешинский залив расположен в северной части **Волжско-Камского плёса** и имеет воронкообразную форму, сужаясь к северу. Участок характеризуется изобилием мелководных зон с глубинами до 3-х м и островов, берега которых заросли водной и околоводной растительностью. Дно повсеместно илистое, течение отсутствует. По данным параметрам Мешинский залив относится к *станции защищенного побережья литорали с растительностью*.

7) Прирусловой участок р. Кама расположен в **открытой части Волжско-Камского плёса**. Дно данной акватории сложено песчано-гравийным грунтом. Глубины в целом составляют 8-9 м, увеличиваясь в русловой части до 12-15 метров. Растительность представлена только в виде ассоциаций рогоза и тростника, кустарником и ивой, произрастающих вдоль побережий островов. Скорости течений небольшие – до 0,2 м/сек. Описываемый район водохранилища - *станция песков сублиторали*.

8) Чистопольский затон (ближайший н.п. – г. Чистополь) располагается в центральной части Камского плёса, характеризуется наличием песчаной косы, отделяющей его от главного русла, и представляет собой глубокую протоку. Береговая линия заросла древесно-кустарниковой и околоводной жесткой растительностью. Дно песчаное, местами заиленное. Преобладающие глубины – 7–8 м. Средняя скорость течения в межень 0,4 м/с. Чистопольский затон - *станция размываемых почв сублиторали*.

9) Прирусловой участок р. Кама, вблизи н.п. Грахань, расположен в северо-восточной части Камского плёса, характеризуется наличием небольшого количества островов, заросших растительностью и сильным течением (до 1,2 м/сек). Преобладающие глубины от 3 до 6 м. Дно песчано-каменистое. В 5-7 км выше по течению расположено устье р. Вятка. Данный участок сбора материала

отнесем к *станции открытого побережья литорали с галечно-валунным грунтом.*

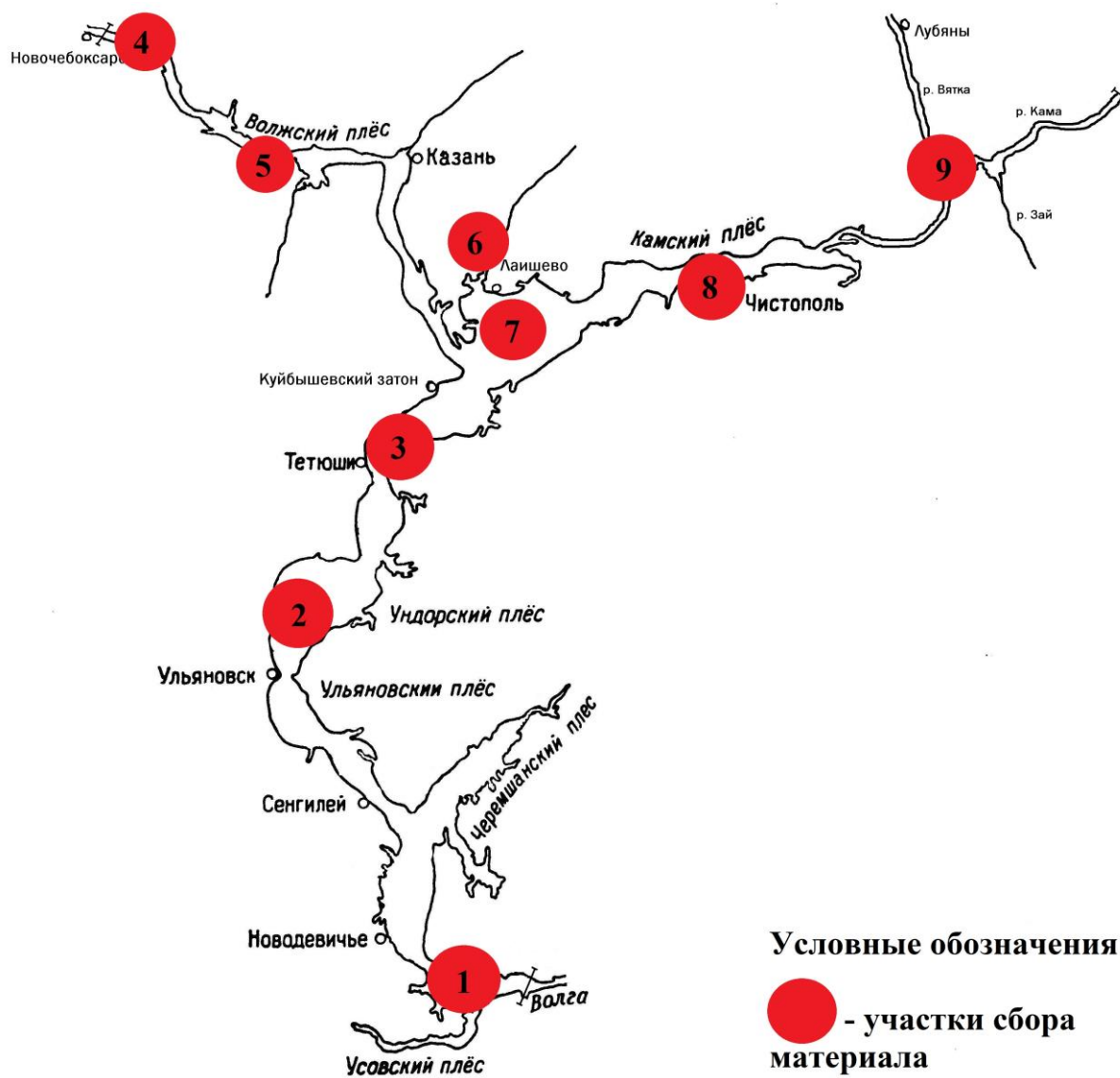


Рис. 3 Участки сбора ихтиологического материала

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Ихтиологический материал

Основой для диссертационной работы послужил ихтиологический материал, полученный в ходе ресурсных и мониторинговых исследований при непосредственном участии автора и сотрудников Татарского филиала ФГБНУ «ВНИРО» в течение 2012–2020 гг. в акватории Куйбышевского водохранилища, а также рыбы из промысловых уловов. Всего за период исследований собрано и проанализировано 2237 особей окуня (табл. 3).

Сбор ихтиологического материала осуществлялся на стационарных наблюдательных пунктах, а также с научно-исследовательского судна Татарского филиала ФГБНУ «ВНИРО» «Владимир Усков». Описание станций сбора ихтиологического материала приведено в главе 2 «Характеристика Куйбышевского водохранилища и станций исследования».

Таблица 3 - Количество исследованного материала, экз

Раздел	Годы исследований									Всего, экз.
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	
Размерный состав	230	83	99	330	207	69	184	347	688	2 237
Возрастной состав	230	83	99	330	207	69	184	347	688	2 237
Рост	-	-	-	115	-	-	65	210	30	420
Половой состав	230	83	99	330	207	69	184	347	688	2 237
Плодовитость	30	-	-	7	70	-	-	33	60	200
Эффективность нереста	+	+	+	+	+	+	+	-	+	
Морфометрические признаки	-	-	-	-	-	-	-	40	100	140
Питание	-	-	-	-	-	-	29	101	35	165
Фенетические признаки	-	-	-	-	-	-	131	244	75	450
Содержание ртути в мышцах	-	-	-	-	-	-	-	80	10	90
Любительское рыболовство	-	-	-	+	+	+	+	+	-	
Промысловое рыболовство	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Отлов личинок рыб осуществлялся сачком, диаметром 30 см (газ № 15), ихтиопланктонной конической сетью ИКС-50, путем ее буксировки с мотолодки на определенное время, в летние и осенние периоды - мальковым бреднем, длиной 6 - 12 м, ячеей 3-10 мм. Для отлова взрослых особей применялись

комбинированные (мультиячейные) ставные сети, ячеей от 20 до 50 мм, высотой – 3 м, длиной – 40 м, а также промысловые ставные сети ячеей 36-70 мм, длиной 60 м, высотой 3 м. Экспозиция сетепостановок составляла от 1 до 12 ч.

3.2. Методы исследования

Измерение морфометрических признаков у окуня из разных участков водохранилища осуществляли по методике И.Ф. Правдина (1966). Исследуемых рыб подвергали многочисленным промерам с помощью штангенциркуля. При проведении морфометрического анализа определяли 8 меристических и 21 пластический признак с использованием следующих обозначений (рис. 4) (Тележникова и др., 2018): «ad.1 – число чешуй в боковой линии; ad.2 – число чешуй по боку хвостового стебля; ID – количество лучей в первом спинном плавнике, IID – количество лучей во втором спинном плавнике; P – количество лучей в грудном плавнике; V – количество лучей в брюшном плавнике; A – количество лучей в анальном плавнике; sp – число тычинок на первой жаберной дуге; ab – длина всей рыбы; ap – длина головы; ad – длина тела рыбы; rd – длина туловища; gh – наибольшая высота тела; ig – наименьшая высота тела; aq – антедорсальное расстояние; rd – постдорсальное расстояние; qs – длина основания первого спинного плавника; q1s1 – длина основания второго спинного плавника; tu – высота первого спинного плавника; t1u1 – высота второго спинного плавника; ux – длина грудного плавника; zz – длина брюшного плавника; уу – длина основания анального плавника; еj – высота анального плавника, pp – наибольшая толщина тела; an – длина рыла; по – диаметр глаза; op – заглазничный отдел головы; ау – длина верхней челюсти».

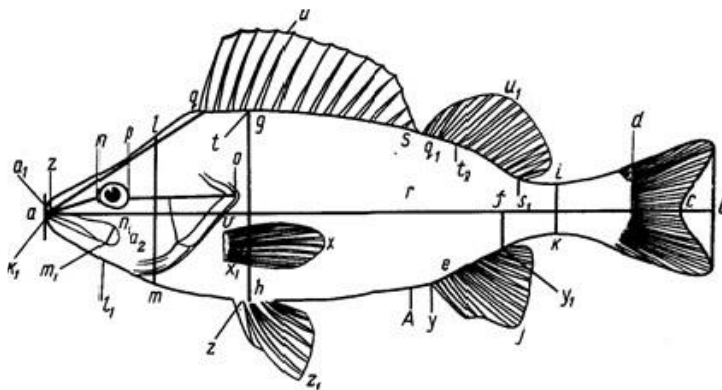


Рис. 4 Морфометрические промеры речного окуня (Правдин, 1966)

Окраску окуня описывали по методике Н.П.Зеленецкого (1992), согласно которой на теле окуня выделяется 6 зон пигментации, и приводятся их границы (рис.5): I зона – от затылка до 4-го луча первого спинного плавника (ID), II зона – от 4-го до 10-го луча ID, III зона – от 10-го луча ID до 1-го мягкого луча второго спинного плавника (IID), IV – от 1-го до 11-го мягкого луча IID, V – от 11-го мягкого луча IID до линии наименьшей высоты тела, VI – от линии наименьшей высоты тела до конца хвостового стебля.

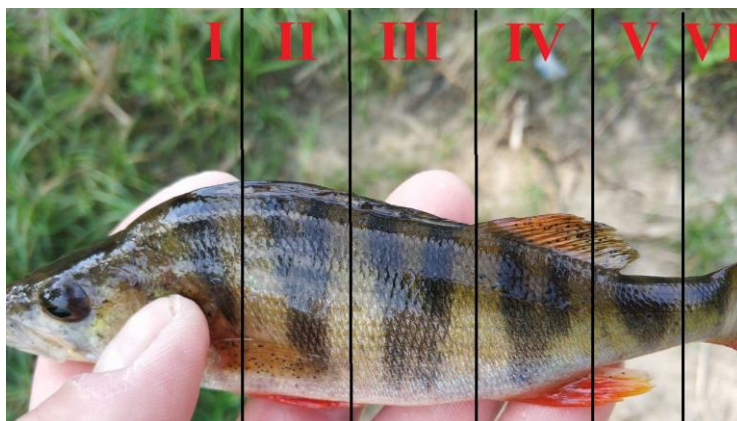


Рис. 5 Границы зон пигментации

Для каждого элемента определяется условный индекс пигментированности (рис. 6) и вычисляется среднезональный индекс пигментированности фенов (ППП).

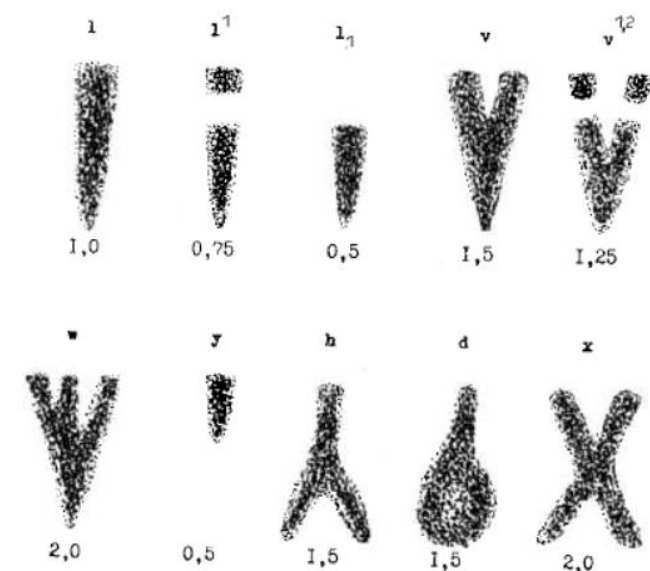


Рис. 6 Элементы поперечно-полосатой пигментации (ППП) тела окуня

Каждый из элементов ППП обозначаются буквами латинского алфавита: l, l¹, l₁, v, v^{1,2}, w, y, h, d, x.

Среднезональный индекс пигментированности фенов (I_3) определяли по формуле:

$$I_3 = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m \sum_{k=1}^2 I_{\phi} ijk}{2 nm}, \text{ где:}$$

i – номер рыбы; j – номер зоны; k – номер стороны тела; n – объем выборки; m – число зон; I_{ϕ} – индекс фена ППП.

У всех рыб измеряли промысловую длину (до конца чешуйного покрова) с точностью до 0,5 см и вес (Правдин, 1966) с точностью до 1 г.

Возраст и темп роста определяли по чешуе и спилам лучей брюшного плавника (Lea, 1910; Правдин, 1966). Для описания линейного роста использовали уравнение Берталанфи (Мина, Клевезаль, 1976):

$$l(t) = L (1 - e^{-k(t-t_0)}), \text{ где}$$

$l(t)$ – длина рыбы в момент времени t ;

L – средняя предельная длины рыбы исследуемой популяции;

k – константа, характеризующая скорость изменения длины;

t_0 – константа, указывающая момент времени, в который длина рыбы в принятой модели роста была равна нулю;

$(t - t_0)$ – время, прошедшее от рождения рыбы (возраст рыбы).

Показатели удельной скорости роста рассчитывали по В.В. Васнецову (1934).

Продолжительность жизни оценивали, как вторую точку перегиба кривой скорости роста длины тела рыбы (Алимов, Казанцева, 2004) и определяли по формуле:

$$t_{\max} = -\frac{3}{k} \ln \left(\frac{8 - 2\sqrt{7}}{18} \cdot \frac{L_{\infty}^{1/3}}{L_{\infty}^{1/3} - l_0^{1/3}} \right), \text{ где}$$

L_0 – начальная длина;

L_{∞} – асимптота;

k – параметр.

Огиба полового созревания окуня строилась на предположении о логистической её зависимости с помощью обобщённой линейной модели, реализованной в пакете FSA ver. 0.8.24 (Ogle et al., 2018; Петухова, 2020).

Наблюдения за ходом нереста производились по общепринятым руководствам (Коблицкая, 1966; Пахоруков, 1980). Для установления стадий зрелости гонад пользовались также общепринятой методикой (Никольский, 1963). Для определения показателей плодовитости использовались гонады на IV стадии зрелости, собранные в весенний период, непосредственно перед нерестом. Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) определялась путем подсчета икринок, содержащихся в навеске 1 г, в пересчете на массу гонад (Правдин, 1966). Относительную плодовитость (ОП) определяли, как количество икринок, приходящихся на 1 г массы рыбы (Спановская, 1976). Относительную популяционную плодовитость (ОПП) рассчитывали по методу Г.В. Никольского (1965), с поправками В.А. Кузнецова (1988). Показатель популяционной плодовитости (ППП) определяли по формуле В.С. Ивлева (1953). Величину гонадосоматического индекса (ГСИ) рассчитывали, как отношение массы гонад к массе рыбы, выраженную в процентах (Шевелев, 2001). Массу икринок измеряли на торсионных весах, посредством взвешивания 10 икринок. Диаметр икринки определяли путем промера 10 икринок под бинокуляром, оборудованным микрометром. Оценку относительной численности молоди рыб проводили ежегодно с 2012 по 2020 гг. на прибрежных нерестилищах Мешинского залива Куйбышевского водохранилища на основе общепринятых методик (Пахоруков, 1980; Кузнецов, 1985). Определение видовой принадлежности личинок рыб проводилось по определителю В.А. Кузнецова (2003) и «Атласу молоди пресноводных рыб России» (Макеева и др., 2011). Численность молоди рыб пересчитывалась на одно усилие в экземплярах.

Изучение питания окуня проводилось в период открытой воды с 2018 по 2020 гг. по общепринятой методике (Методическое пособие ..., 1974). Из пойманной рыбы извлекали желудок, содержимое которого вынимали, обсушивали, взвешивали, определяли качественный и количественный состав.

Видовая принадлежность компонентов питания определялась с использованием определителей (Определитель..., 1977; Коблицкая, 1981). Для установления доминирования кормовых объектов в пище рыб с учетом их долей по массе и частоте встречаемости применялся расчет по индексу пищевой значимости (IR), определяющийся по формуле (Попова, Решетников, 2011):

$$IR = (F_i P_i / \sum F_i P_i) \times 100\%, \text{ где}$$

F_i – частота встречаемости каждого вида корма;

P_i – доля по массе.

Содержание ртути определяли атомно-абсорбционным методом холодного пара на ртутном анализаторе РА-915+. Точность аналитических методов измерения контролировалось с использованием сертифицированного биологического материала DORM-2 и DOLM-2 (Институт химии окружающей среды, Оттава, Канада).

В зимние периоды проводились учеты рыболовов-любителей методом анкетирования или опроса-интервью (Методические указания ..., 1979; Мосияш, 2012). Пойманная рыба с согласия рыболова промерялась при помощи рулетки. Массу особи выловленных видов находили по формулам, описывающим степенную зависимость «длина – масса рыбы» по полученным ранее материалам в ходе выполнения ресурсных исследований (Северов и др., 2013). Объемы вылова рыбы рыболовами-любителями в период открытой воды оценивали исключительно по записям и фотографиям уловов, которые публикуют рыболовы в социальных сетях после очередного похода на рыбалку (Северов, 2017). Количество ежемесячно вылавливаемой в водоеме рыболовами-любителями рыбы (С) определяли по формуле:

$$C = h * R (n_б * x_б + n_в * x_в), \text{ где}$$

h – средняя продолжительность завершённой рыбалки (в часах);

R – средняя интенсивность лова данного вида (шт./человеко-час);

$n_б$ – среднее число рыбаков на водоеме в будний день;

$n_в$ – то же для выходного дня;

$x_б$ – число будних дней в месяце;

x_b - число выходных дней в месяце.

Среднюю интенсивность лова определяли по формуле:

$$R = S / t, \text{ где}$$

R - интенсивность лова (шт./человеко-час);

S - общее количество рыбы, выловленной всеми опрошенными в течение месяца рыбаками (шт.);

t - общее количество часов, затраченных этими рыбаками на вылов всего количества рыбы (S).

Анализ качественной структуры запаса окуня по особям из уловов промышленных организаций выполнен с помощью метода оценки коэффициента нерестового потенциала (Length based spawning potential ratio – LBSPR) на онлайн платформе The Barefoot Ecologist's Toolbox. Данный эмпирический метод основан на анализе размерного состава уловов (Hordyk et al., 2015). Предполагается, что запас находится в равновесном состоянии с характерным для этого состояния размерным распределением рыб в улове. Результаты сопоставления теоретического равновесного размерного распределения с реально наблюдаемым, позволяют получить оценку соотношения F/M и параметров кривой селективности (в предположении о том, что она описывается логистической функцией). Для LBSPR требуется оценка (Spawning Potential Ratio), определяемая как отношение популяционной плодовитости эксплуатируемого промыслом запаса к популяционной плодовитости в отсутствие промысла и используемого в качестве характеристики текущего состояния запаса.

Аналитическая оценка состояния популяции окуня выполнена при помощи индикаторного метода LBI (Length-Based Indicators), позволяющего оценить качественные характеристики популяции и промысловые ориентиры концепции MSY. На основе имеющейся информации о размерно-массовой динамике изменчивости параметров особей в уловах модель LBI позволяет оценить качественные характеристики популяции и воздействие на нее промысла. Помимо качественного подхода к оценке оптимальности использования

популяции данный метод позволяет оценить правила оптимизации вылова разноразмерных особей промыслом

Для определения величины запаса окуня применена математическая модель «Когортный анализ с фильтром Калмана» (КАФКА), разработанная для оценки структурированных по возрасту запасов гидробионтов (Михеев, 2016).

Статистическую обработку полученных результатов проводили по руководствам Г.В. Лакина (1980), Э.В. Ивантера и А.В. Коросова (2011) с использованием компьютерных программ Excel, Statistica (7.0), Fisat II, а также с помощью онлайн-калькулятора Social Science Statistics (<https://www.socscistatistics.com/>). Нормальность распределения признака в выборке определяли при помощи критерия Шапиро-Уилка (SW-W). Отличия средних значений в выборках находили по критериям Стьюдента, Тьюки и Шеффе.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОКУНЯ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

4.1 Фенотипические особенности

Окраска окуня весьма изменчива - в лесных озерах окунь темно окрашен, в прозрачной воде со светлым песчаным дном окуни светлые, иногда с неясными очертаниями тёмных полос и пятен на спинном плавнике (Атлас..., 2003). Н.С. Строганов (1962) сообщает о поимке в одном из озёр окуня, окрашенного в желтый и красный цвета, а поперечнополосатая пигментация была выражена слабо - эта окраска оказалась неустойчивой: будучи посаженным в аквариум, этот окунь через неделю приобрёл типичную для окуней окраску, а восстановить его прежнюю окраску в дальнейшем не удалось. Окунь серого цвета с синеватым отливом упоминается в работе А.В. Неелова (1987), чёрного, синего и жёлтого цветов – в работе И.Ф. Правдина (1965).

Встречаются экземпляры со слабо выраженными полосами или вообще без них. Полосатость может отсутствовать также у меланистов – окуней чёрной окраски, у которых полосы маскируются избытком тёмного пигмента (Зеленецкий, 1992).

Формирование поперечно-полосатой пигментации тела окуня начинается на стадии развития F и окончательно формируется к шестому месяцу жизни (Шайкин, 1989). Сочетание фенотипических признаков поперечно-полосатую пигментацию, не изменяется в течение жизни и наследуется (Шайкин, 1990; Зеленецкий, Изюмов, 1994). Среди основных факторов среды, оказывающих влияние на формирование поперечно-полосатой окраски, выделяют степень изолированности группировок и площадь водоема (Балеевских, Васильев, 1990).

Анализ специфики комбинации ключевых элементов, формирующих криптическую окраску речного окуня, проводится в нескольких направлениях (Тропин, 2020). Приоритетным направлением в изучении особенностей криптической окраски тела речного окуня является исследование поперечно-

полосатой пигментации рыб разных популяций с выделением отдельных элементов окраски, маркируемых и классифицируемых определенным образом (Зеленецкий, 1992; Зеленецкий, Изюмов, 1994; Иванова, 2004; Павлов, 2005; Казакова, 2007; Полетаев, 2014; Петухов, Толмачева, 2015; Gusen, 2010).

Исследования показывают, что речные популяции имеют высокий уровень фенотипического сходства. То же характерно и для популяций некоторых озёр – как правило, проточных или имеющих устойчивую связь с крупными речными системами. Фенотипическое разнообразие окуня в них незначительно отличается от разнообразия речных популяций. Среди речных популяций выше схожесть популяций из одной речной системы. Причиной высокой схожести окуней из речных популяций является низкий уровень инбридинга (Зеленецкий, 1992). Озёрные же популяции окуня отличаются от окуней из смежных речных систем более высокой частотой фена II и различных редких фенов. При этом взаимосвязанные популяции демонстрируют наименьшие различия между собой. Озёрные популяции окуня, особенно изолированные, характеризуются специфическими наборами фенотипов ППП, что позволяет производить идентификацию окуней из этих популяций с довольно высокой точностью.

Для криптоической окраски окуня свойственен клинальный характер изменчивости, т.е. постепенное географическое изменение признака. Клинальность в данном случае выражается в увеличении с юга на север двух- и трёхкомпонентных фенов ППП за счёт более простых фенов I и V, что приводит к общему увеличению пигментации. В отличие от популяций рек и озёр средней полосы, в северных популяциях наблюдается значительное возрастание фенотипического разнообразия. Также появляются не встречающиеся в южных популяциях элементы ППП. Так как образование фенов является результатом независимого комбинирования элементов ППП, то с появлением новых элементов число фенов резко возрастает (Зеленецкий, 1992). Эта географическая зависимость нарушается в озёрах с большой проточностью, высокой прозрачностью и низкой степенью зарастания. В этих водоёмах индекс пигментации окуня ниже, а в окраске преобладают простые фены; доля редких

фенов незначительна, что объясняется малым количеством в них зарослей растительности и снижением роли отбора в формировании окраски окуня при уменьшении пресса хищников, в первую очередь щуки, приуроченной к зарослям макрофитов (Толмачева, Петухов, 2011). В таких условиях селективное преимущество получают менее пигментированные особи.

Для очень прозрачных глубоководных озёр характерны высокие частоты фенов, включающих элемент у. Вероятно, это связано со снижением заметности окуня на глубоководных каменистых и песчаных косах при повышении пятнистости верхней части (Зеленецкий, 1992). Ещё один фактор связан с размерами водоёма. Максимальные частоты редких фенов и наибольший индекс пигментации наблюдаются в наименьших по размерам озёрах. Скорее всего, это связано с эффектом инбридинга, увеличивающего гомозиготность популяций, что, в свою очередь, значительно ускоряет отбор (Зеленецкий, 1992).

Куйбышевское водохранилище, являющееся крупнейшим водоемом Евразии, с площадью акватории 6450 км² и многообразием мест для обитания водных биоресурсов, создает все условия для образования изолированных популяций рыб и проявлению в связи с этим многочисленных морфологических особенностей у рыб в данном водном объекте.

Наши исследования по изучению окраски тела окуня в Куйбышевском водохранилище производились с 2018 по 2020 гг. в периоды открытой воды на девяти участках водохранилища, характеризующих его различные экологические зоны: батиналь, сублитораль, открытая и защищенная литораль и т.д. (подробное описание станций сбора материала приведено в главе 2 «Характеристика Куйбышевского водохранилища и станций исследования»).

При изучении криптической окраски тела окуня определенный интерес представляет количество зон пигментации. Так, по данным Ф.Н. Воронина (1967), большее число полос на теле наблюдается у окуней, обитающих непосредственно в прибрежье, что, как отмечалось выше, становится важным для повышения скрытности от хищников - засадчиков (Толмачева, Петухов, 2011). Согласно полученным результатам, на теле окуня, обитающего в

Куйбышевском водохранилище, чаще наблюдается 6 зон пигментации (96,9%), редко (частота встречаемости 3,1%) – 7 зон пигментации. При этом 7 зон пигментации единично встречены на всех участках исследования.

В условиях Куйбышевского водохранилища у окуня в каждой зоне пигментации обнаруживается один из десяти ранее описанных элементов окраски свойственных этому виду в ареале (Зеленецкий, 1992), то есть новых, ранее не известных, элементов криптической окраски у окуня Куйбышевского водохранилища нами не обнаружено.

Всего за период исследования в составе криптической окраски тела окуня Куйбышевского водохранилища встречено 6 элементов окраски в различной комбинации: «l», «l¹», «l₁», «v», «w», «y», что в большей степени соответствует популяциям окуня из центральной зоны ареала (Зеленецкий, 1992). Многообразие различных элементов окраски окуня на участках сбора материала представлено в таблице 4 (табл.4).

Таблица 4 - Разнообразие элементов поперечно-полосатой пигментации тела окуня в разных участках Куйбышевского водохранилища

участок \ Элемент	l	l ¹	l ₁	v	w	y
Приплотинный плес	+	+	+	+	+	+
Ундорский плес	+	-	-	+	+	+
Тетюшский плес	+	-	-	+	-	+
Сидельниковский затон	+	-	-	+	-	+
Средняя часть Волжского плеса	+	-	+	+	+	+
Верховья Мешинского залива	+	-	-	+	-	+
Открытая часть Волжско-Камского плеса	+	+	+	+	+	+
Средняя часть Камского плеса (Чистопольский затон)	+	-	-	+	+	+
Верховья Камского плеса (около н.п. Грахань)	+	-	-	+	+	+
Примечание: «+» - наличие элемента, «-» - отсутствие элемента						

Максимальное разнообразие элементов окраски окуня отмечено на двух участках водохранилища – в Приплотинном плёсе и в открытой части Волжско-

Камского плёса. На данных участках отмечены все виды фенов, обнаруженные у окуня Куйбышевского водохранилища. Все, кроме одного фена, а именно «I¹», были отмечены для окуня в средней части Волжского плеса. Минимальное количество элементов окраски у окуня зафиксированы в Тетюшском плёсе, в Сидельниковском затоне и в верховьях Мешинского залива Волжско-Камского плёса. По четыре элемента окраски наблюдаются у окуней в Камском плесе и в Ундорском расширении.

При рассмотрении криптической окраски тела окуня в Куйбышевском водохранилище (без разделения на участки его обитания), получено, что в I зоне пигментации 95,44% приходится на фен «I», во II зоне доминирующим элементом является «v», составляя 61,65%. Преобладание данного фена «v» в III зоне увеличивается до 87,32%. Кроме того, именно только в этой зоне встречается сложный элемент - «II». В IV зоне преобладает в 78,87% случаев фен «I» и 20,40% фен «v». В V зоне пигментации наиболее часто встречаемыми элементами являются «I» (50,43%) и «v» (48,42%). В VI зоне пигментации доминирующее положение у элемента «I» - 69,65%, фен «u» встречен в 12,47% случаев. Таким образом, наиболее вариabельными являются третья, вторая, пятая, четвертая зоны пигментации (по степени убывания вариантов признаков). Н.Ю. Тропиным (2019) для водоемов Вологодской области, Д.Д. Казаковой (2007) для р. Вычегда и р. Печора установлено, что колебание признака более всего характерно для второй и третьей зоны, что подтверждено наблюдениями Л.С. Животовского (1982). При этом автором отмечено, что для речных популяций наиболее разнообразны фены во второй зоне, а у озерных - в третьей. А.С. Полетаевым (2014) для разнотипных водоемов Беларуси выявлена наибольшая вариация фенов в третьей и четвертой зонах пигментации. Парные сравнения численных выражений фенов каждой зоны всех исследуемых окуней критерием Стьюдента показал, что все зоны пигментации, кроме первой и шестой зон достоверно различаются между собой. Как отмечалось выше, в первой и шестой зонах отмечено наибольшее

доминирование фена «I» над другими, что, по всей видимости, и определило отсутствие различий фенотипов в данных зонах пигментации.

Наиболее распространенным фенотипом окуня, обитающего в Куйбышевском водохранилище, является сочетание фенов в следующей последовательности: «Ivvlly». Для окуня Тетюшского плёса наиболее распространенным является фенотип «llvlll»; для окуня Волжско-Камского плёса – «lvvlvy», Волжского плёса – «lvlll» (Тележникова и др., 2019).

Частота встречаемости элементов ППП: «I¹» и «I₁» на теле окуня составляет 0,43% и 0,65%, соответственно. По многообразию элементов ППП, встреченных на теле окуня Куйбышевского водохранилища, и их взаимному расположению, нами зарегистрировано 15 типов окраски окуня из 28 ранее известных (или 53,5%), что также соответствует средним показателям в ареале (Зеленецкий, 1992; Иванова, 2003). Фотографии встреченных типов окраски у окуня в Куйбышевском водохранилище приведены в приложении 1 (прил. 1).

Таким образом, окуни Куйбышевского водохранилища по локализации и вариации фенов более подходят к озерным популяциям и не выходят за рамки описанных ранее всех возможностей распределения фенов на теле в ареале. Напротив, сочетание и вариация фенотипов на теле окуней из различных участков Куйбышевского водохранилища достаточно однообразны, несмотря на довольно разные условия для обитания, но данная особенность характерна именно для центральной зоны его ареала (Зеленецкий, 1992; Зеленецкий, Изюмов, 1994).

Каждый элемент ППП соотносится с определенным числовым значением, установленным в методике Н.М. Зеленецкого (1992). Согласно литературным данным (Павлов, 2005), коэффициент пигментированности численно характеризует особенности окраски рыб и маркирует экологические предпочтения окуня, что, в свою очередь, позволяет выделить внутривидовые группировки у рыб. На основе данного предположения, для окуня Рыбинского водохранилища разработана соответствующая классификация коэффициентов пигментированности, благодаря которой

существует возможность выделения экологических форм у окуней, обитающих в разных участках водоема: при варьировании коэффициента пигментированности от 8,00 до 14,00 - считается, что данные особи – обитатели открытых биотопов, от 10,00 до 18,00 - рыбы – обитатели защищенных биотопов литорали (Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015).

Значения коэффициента пигментированности в окраске окуней, Куйбышевского водохранилища варьируют от 10,0 до 17,5 (табл.5). Минимальные и максимальные значения КП (10,0 и 17,5) встречаются довольно редко – в 1,3% и 2,9% случаев соответственно. Наиболее часто во всех исследуемых участках наблюдаются рыбы с коэффициентом пигментированности 15 (44,5%) и 14 (33,5%).

Таблица 5 - Распределение признака фенотипа окуня на различных участках Куйбышевского водохранилища

Участок сбора материала	Колебания индекса КП	$M \pm m$	Мода (M_0)	CV, %
Приплотинный плес	14,0-17,5	15,63±0,14	16,0	6,20
Ундорский плес	12,0-17,0	14,74±0,17	14,0	7,84
Тетюшский плес	13,0-14,5	13,50±0,18	13,0	4,09
Сидельниковский затон	12,0-15,5	14,30±0,22	15,0	6,03
Средняя часть Волжского плеса	10,0-17,0	14,25±0,13	14,0	7,80
Верховья Мешинского залива	11,0-16,5	14,14±0,07	14,0	5,86
Открытая часть Волжско-Камского плеса	12,0-17,0	14,53±0,08	15,0	6,44
Средняя часть Камского плеса (Чистопольский затон)	12,5-16,5	14,70±0,31	15,0	8,60
Верховья Камского плеса (около н.п. Грахань)	12,0-16,0	14,30±0,33	15,0	8,94

По классификации КП, разработанной для Рыбинского водохранилища, все исследуемые нами выборки окуня из различных участков Куйбышевского водохранилища в большей степени приспособлены к обитанию в защищённых

биотопах литорали. Однако станции сбора ихтиологического материала в Куйбышевском водохранилище, включали в себя различные станции, в том числе: глубоководных зон батиаля (Приплотинный плес, Ундорский плес, Тетюшский плес), прирусловые склоны сублиторали (Волжско-Камский плес, средняя часть Камского плеса), открытого побережья литорали (средняя часть Волжского плеса, верховья Камского плеса) и станции защищенного побережья - заливы (Сидельниковский затон, верховья Мешинского залива). В связи с этим, были отмечены следующие особенности коэффициента пигментированности у окуня в Куйбышевском водохранилище в зависимости от зоны обитания изучаемых группировок рыб (табл. 6).

Таблица 6 - Распределение КП в зависимости от экологической зоны Куйбышевского водохранилища

Зона водохранилища	Варьирование КП
Батиаля	12,0-17,5
Сублитораль	12,0-17,0
Открытое побережье литорали	10,0-17,0
Защищенное побережье литорали (заливы)	11,0-16,5

Наиболее высокие значения коэффициента пигментированности на станциях батиаля и сублиторали водохранилища обеспечиваются за счет наличия наибольшего количества разновидностей элементов ППП (6 элементов из 6-ти) на теле окуня, согласно приведенной выше таблице 4 (табл.4) и доминированием элементов, соответствующих более высоким индексам, таким как «v» и «w». По локализации, окуни из данных зон обитают на прирусловых склонах, в закоряженных свалах русла, среди скоплений дрейссены и каменистых обвалов правобережья водохранилища, особенно в Приплотинном плесе. По всей видимости, и в данных условиях скрытность, образующаяся за счет разнообразия ППП для окуня весьма важна. Больше число элементов ППП в верхней части тела окуня делают спинку более темной, что также усиливает его невидимость для хищников сверху в условиях значительных глубин батиаля и сублиторали.

Стации защищенного побережья литорали, которые были заложены в двух заливах водохранилища – в верховьях Мешинского залива и в Сидельниковском затоне, в свою очередь, характеризуются наименьшим разнообразием элементов ППП (3 элемента из 6-ти) на теле окуней и не имеют элементов с численно высокими индексами, что, например, не характерно для окуней из Рыбинского водохранилища. Именно прибрежные окуни в этом водоеме наиболее «пестро» окрашены» (Рыбы Рыбинского..., 2015). Согласно выше озвученным представлениям (Зеленецкий, 1992), в условиях географической изоляции у группировок окуней в заливах Куйбышевского водохранилища по всей видимости во многом проявляется эффект инбридинга, а вследствие высокой наследственности криптической окраски (Шайкин, 1993), появление здесь окуней с высокими значениями коэффициента пигментированности, маловероятно. Распределение долей коэффициента пигментированности в зависимости от экологической зоны водохранилища демонстрирует рисунок 7 (рис. 7).

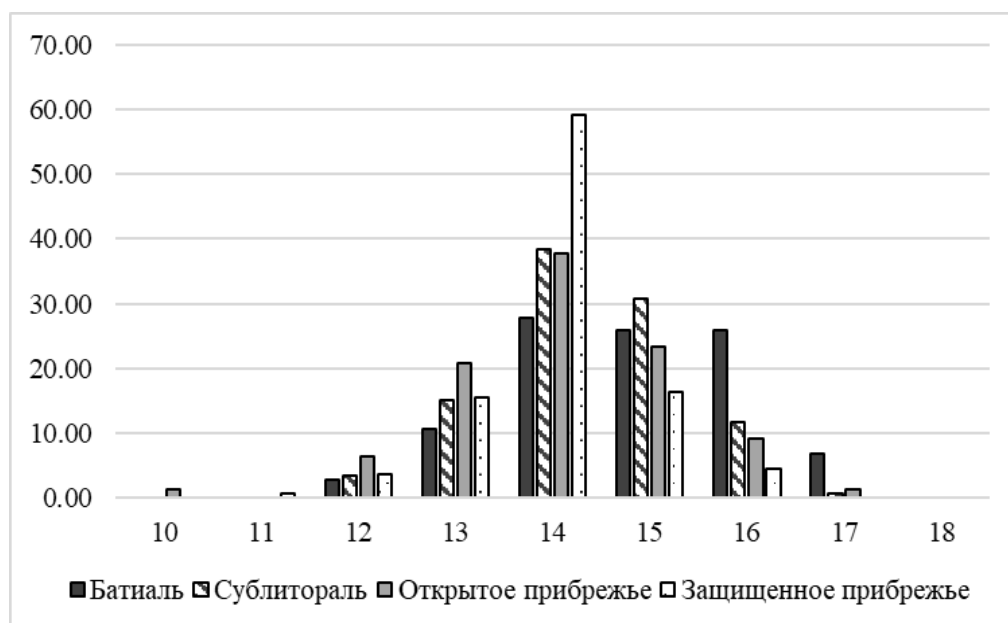


Рис. 7 - Распределение признака фенотипа ППП исследуемых окуней из различных экологических зон Куйбышевского водохранилища

В общем, распределение признака фенотипа ППП исследуемых окуней из различных экологических зон Куйбышевского водохранилища имеет нормальное распределение ($SW-W = 0,92$), в том числе и для всех изучаемых

участков. Логнормальных или биномиальных распределений фенотипов ППП по различным экологическим зонам Куйбышевского водохранилища у окуня не отмечено. Это говорит о том, что группировки окуней из различных экологических зон Куйбышевского водохранилища носят в себе смешанные признаки фенотипов, характерных как для побережья, так и зон пелагиали.

Дальнейший анализ показал, что определенные закономерности по распределению характера ППП у окуня в Куйбышевском водохранилище все же существуют и проявляются они следующим образом. Сравнение исследованных выборок окуня из различных экологических зон Куйбышевского водохранилища по характеру ППП методом кластерного анализа показал (рис. 8), что в водохранилище по этому признаку выделяется ряд группировок рыб.

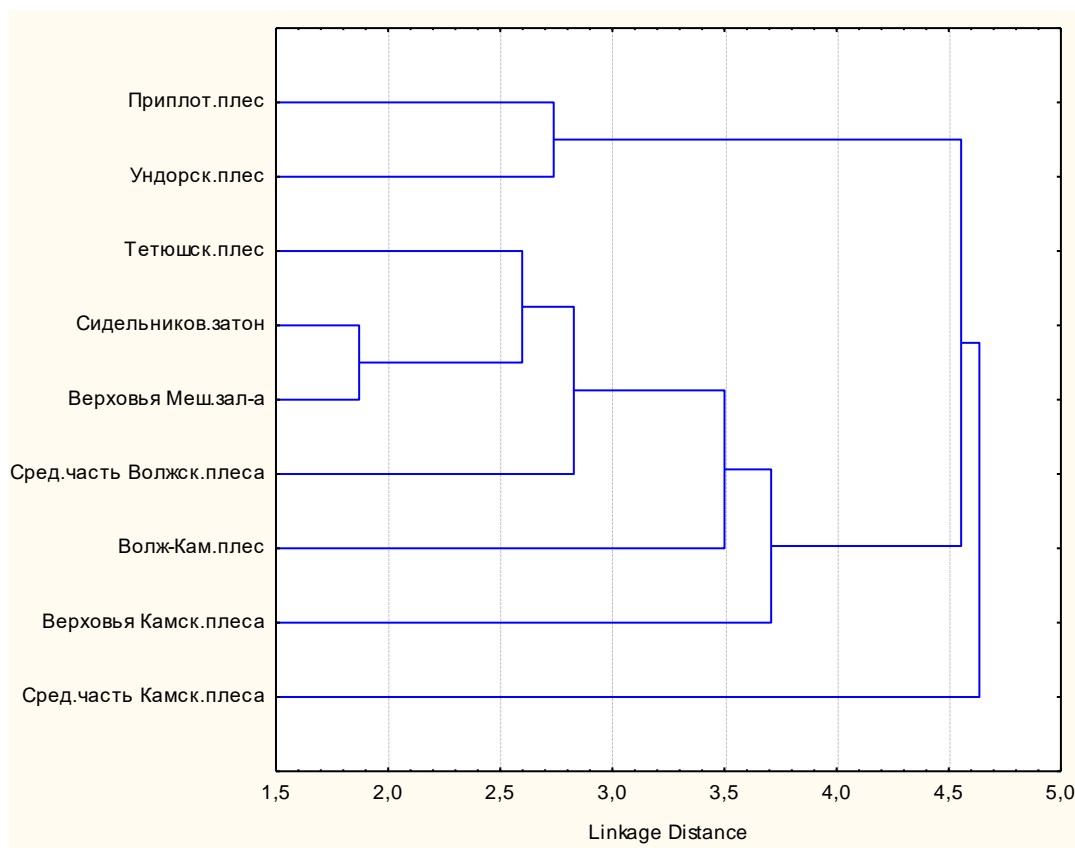


Рис.8 Дендрограмма сходства показателей коэффициента пигментированности окуня различных участков Куйбышевского водохранилища

Прежде всего, выявляются кластеры окуней из волжской и камской частей водохранилища. При этом фенетика камских окуней (верховья и средняя часть Камского плеса, Волжско-Камский плес) имеет наибольшие длины евклидова расстояния. Второй и очень локализованный кластер рыб отмечен в нижних

плесах водохранилища (Приплотинный и Ундорский плесы). Наименьшая длина связи и как следствие наибольшее сходство, отмечено для третьего кластера окуней - из станций защищенного побережья литорали (верховья Мешинского залива, Сидельниковский затон). Это подтверждает, что в Куйбышевском водохранилище в относительно изолированных участках, в данном случае заливах, образуются локальные группировки окуней с характерными показателями коэффициента пигментированности.

По результатам учета элементов окраски на теле окуня, также был рассчитан среднезональный индекс пигментации (I_3), отражающий суммарную величину пигментированности особей на каждом участке сбора материала (рис.9). Величина среднезонального индекса пигментации у окуней Куйбышевского водохранилища варьирует от 1,13 до 1,24; при среднем значении $1,19 \pm 0,012$.

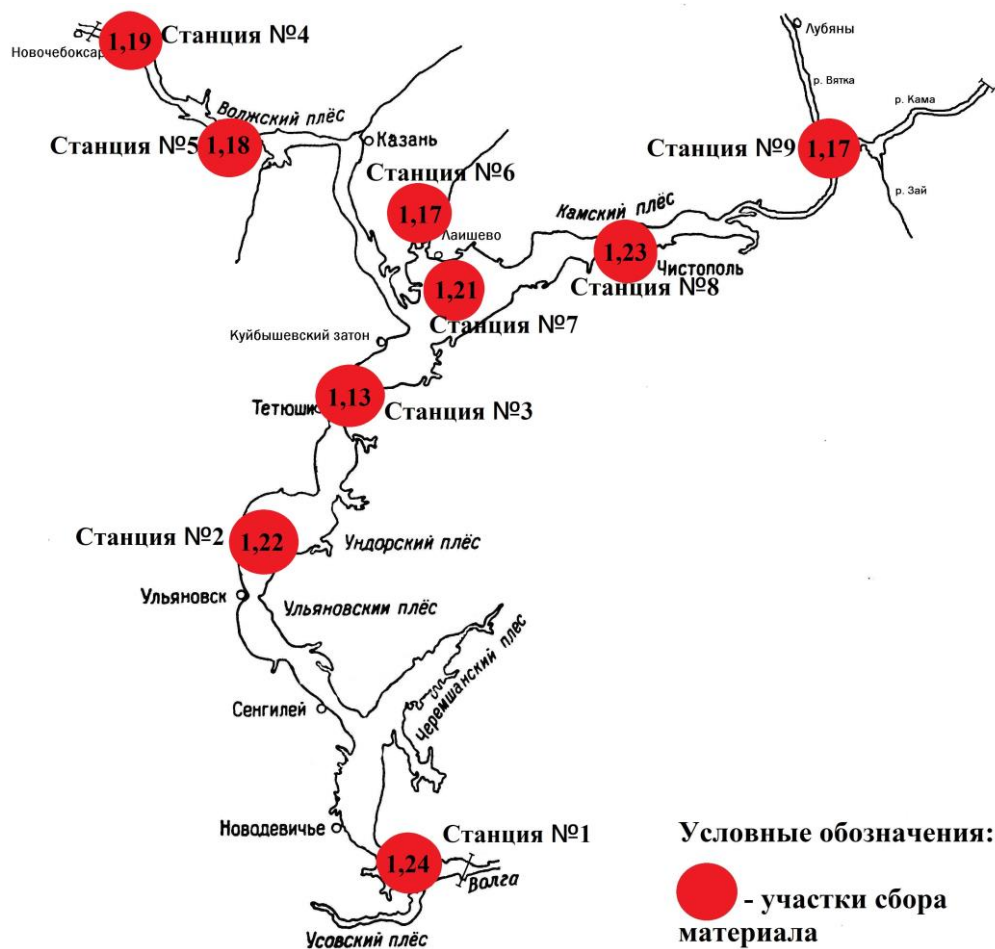


Рис. 9 Значения среднезонального индекса пигментации окуня по участкам исследования в Куйбышевском водохранилище

Согласно данному показателю выявлено, что на речных участках водохранилища, расположенных в его верховьях, среднезональный индекс пигментации имеет более низкие значения и увеличивается к нижним плесам, где уже формируются лимнические условия для обитания. Это подтверждает, выше изложенные выводы о формировании у большей части популяции окуня Куйбышевского водохранилища типичной озерной окраски тела.

4.2 Морфометрические показатели

На протяжении индивидуального развития гидробионтов изменяются места их обитания, объекты питания, в связи с этим, как правило, происходит гетерохронность роста их различных органов и частей тела (Кожина, 1958; Алеев, 1963; Северов, 2012).

Морфометрия речного окуня Куйбышевского водохранилища описана в работе В.М. Чиковой (1973) для приплотинной части водохранилища, а также в работе Д.Ю. Семенова и В.А. Назаренко (2004) для центральной части водохранилища. В дальнейшем исследования, посвященные изучению морфометрических и морфологических особенностей окуня Куйбышевского водохранилища, в литературе не встречаются.

Наши исследования по изучению морфометрических признаков окуня были проведены в 2019-2020 гг. на пяти отдаленных друг от друга участках водохранилища: Приплотинный плёс, открытая часть Волжско-Камского плёса, Мешинский залив (в т.ч. отдельно исследовали верховье залива) и в средней части Волжского плёса (описание станций приведено в главе 2 «Характеристика Куйбышевского водохранилища и станций исследования»).

При визуальном осмотре отловленных для морфометрического анализа рыб, установлено, что исследуемые особи не имели видимых нарушений развития частей тела, за исключением частичного искривления неветвистых лучей в ID плавнике, при средней частоте встречаемости данной аномалии - 2,8% у всех исследованных особей (рис. 10).



Рис. 10 Искривления неветвистых лучей в IД плавнике окуня (Волжский плёс, около г. Зеленодольск, август 2019 г)

Показатели меристических признаков исследованных рыб варьировали в пределах описанного для этого вида диапазона: их средние значения и пределы колебаний (табл. 7) близки и в большинстве случаев совпадают с показателями, указанными в литературе (Атлас..., 2003).

Так в первом спинном плавнике (IД) окуня Куйбышевского водохранилища насчитывается от 12 до 16 колючих лучей, во втором спинном плавнике (IIД) – от 1 до 3 колючих лучей и 12 – 17 мягких лучей. Формула грудного плавника (Р) состоит из 1 неветвистого луча и 11 - 14 ветвистых лучей; брюшной плавник (V) состоит из 1 неветвистого луча и 5 - 6 ветвистых лучей; анальный (А) из 2 - 3 неветвистых и 8 - 11 ветвистых лучей.

В.В. Покровский (1930), проанализировав характер изменения морфометрических признаков окуня, подытожил, что из всех счетных (меристических) признаков для данного вида наибольшее значение для оценки изменений по территориальному принципу имеют число чешуй в боковой линии и количество тычинок на первой жаберной дуге (Правдин, 1966). К примеру, наименьшее число чешуй в боковой линии окуня зафиксировано в низовьях Дуная от 48 до 65 (Смирнов, 1971) и в бассейне р. Одер от 46 до 65 (Oliva et al., 1989). Максимальные показатели (до 87) данного признака обнаружены у окуней, обитающих в Ивано-Арахлейской системе озер (бассейн р. Селенги) (Карасев, 1987). Согласно нашим данным, в боковой линии окуня

Куйбышевского водохранилища насчитывается от 65 до 78 чешуй, при среднем значении в $69,90 \pm 0,22$ шт. (табл.7).

Таблица 7 - Морфометрические показатели окуня Куйбышевского водохранилища

Признак	Колебания	M±m	CV, %	Мода	Медиана
Меристические признаки					
ad.1	65 - 78	$69,90 \pm 0,22$	3,70	70	70
ad.2	18 - 26	$21,30 \pm 0,15$	8,10	20	21
ID	12 - 16	$14,99 \pm 0,05$	3,81	15	15
IID	1 - 3	$2,15 \pm 0,04$	2,35	2	2
	12 - 17	$15,24 \pm 0,07$	5,05	15	15
P	1 - 1	$1,00 \pm 0,00$	-	1	1
	11 - 14	$11,50 \pm 0,06$	6,32	11	11
V	1 - 1	$1,00 \pm 0,00$	-	1	1
	5 - 6	$5,08 \pm 0,04$	4,88	6	6
A	2 - 3	$2,02 \pm 0,08$	2,11	2	2
	8 - 11	$9,95 \pm 0,03$	2,76	10	9
sp	18 - 25	$20,82 \pm 0,12$	7,04	21	21
В % длины тела					
ad	80,00-92,19	$86,63 \pm 0,16$	2,13	87,93	86,54
pd	53,21-71,45	$60,15 \pm 0,21$	4,20	60,34	60,07
gh	17,41-27,19	$22,47 \pm 0,16$	8,52	23,96	22,66
ir	4,00-8,75	$6,06 \pm 0,06$	11,26	5,00	6,04
aq	22,29-31,32	$25,16 \pm 0,12$	5,57	25,00	25,15
rd	27,51-38,40	$32,33 \pm 0,17$	6,13	31,86	32,42
qs	21,85-34,76	$28,77 \pm 0,19$	7,92	29,40	29,08
q1s1	9,53-19,40	$14,82 \pm 0,12$	9,87	15,63	14,90
tu	9,03-15,75	$11,70 \pm 0,10$	9,63	11,09	11,63
t1u1	5,40-14,68	$9,25 \pm 0,09$	12,07	8,14	9,28
ux	11,70-17,95	$14,09 \pm 0,09$	7,20	13,67	14,10
zz	12,39-24,17	$15,05 \pm 0,12$	9,15	15,00	14,98
yy	6,07-11,90	$8,81 \pm 0,08$	10,48	9,25	8,76
ej	5,38-21,26	$10,71 \pm 0,14$	15,87	10,60	10,84
pp	4,41-15,11	$11,43 \pm 0,12$	12,31	10,00	11,58
ap	14,35-28,19	$24,62 \pm 0,13$	6,23	25,00	24,69
В % длины головы					
an	23,02-48,54	$28,42 \pm 0,28$	11,65	25,63	27,80
no	16,15-42,34	$21,00 \pm 0,27$	15,18	23,08	20,72
op	37,34-77,01	$52,29 \pm 0,46$	10,36	50,18	52,95
ay	27,25-69,34	$40,82 \pm 0,32$	9,27	42,37	41,10

Количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге у окуня Куйбышевского водохранилища колеблется от 18 до 25 шт. (среднее значение = $20,82 \pm 0,12$ шт.), и данный признак отличается наибольшим значением коэффициента вариации ($CV=7,04\%$). О значительной вариабельности данного признака отмечается в работе Веригиной И.А. (1990), по наблюдениям автора,

количество жаберных тычинок зависит от температурного режима водного объекта и уровня развития кормовой базы. В частности, минимальное количество (16) жаберных тычинок характерно для окуня Кольского полуострова, максимальное (29) – для окуня из озер Северной Польши, Псковско-Чудского водоема и др. (Попова и др., 1993).

Пластические признаки рыб, как правило, изменяются с возрастом и зависят от характера и темпа линейного и весового роста (Алеев, 1963). Вместе с этим изучение пластических признаков рыб может выявить некоторые особенности, свойственные данному виду или условиям для его обитания.

Одним из таких признаков для окуня является высота тела (gh), которая определяет степень подвижности рыбы (Мартынов, 1958): виды с высотой тела, не превышающей 30% его длины, как правило, реофильные, обитающие на местах с быстрым течением, хищники подстерегающего типа. Особи рыб, с высотой тела более 30% его длины - медленноплавающие высокотельные формы. В работе Ю.Г. Алеева (1963), речной окунь упоминается как «высокотельный» вид при средней высоте тела 34% от его длины. Согласно нашим исследованиям, средний показатель высоты тела речного окуня в Куйбышевском водохранилище составляет $22,47 \pm 0,16$ % от длины тела с колебаниями данного признака от 17,41 до 27,19 %, следовательно, окунь в данном водном объекте характеризуется как вид, больше приспособленный к активному плаванию. Визуально мы не отмечали рыб, подходящих под рыбацкий термин «горбач». Все исследованные рыбы были достаточно прогонистые, без выраженной «горбинки».

Среди других пластических признаков окуня Куйбышевского водохранилища наиболее вариабельным является показатель высоты анального плавника (ej) от длины тела рыбы ($CV=15,87\%$), при этом колебания данного признака находятся в пределах от 5,38 до 21,26% от длины тела, а наиболее часто встречаемая величина составляет 10,60%.

При анализе пластических признаков, зависящих от длины головы рыбы, наиболее изменчивым признаком для окуня является диаметр глаза (no),

коэффициент вариации которого составляет 15,18% (при колебании в пределах от 16,15 до 42,34%), наиболее часто встречаемый показатель – 23,08%.

Большее количество морфологических признаков существенно изменяются с ростом рыбы (Алеев, 1963). В таблице 4.1.2 приведены показатели морфологических признаков окуня в зависимости от увеличения его линейных размеров (табл. 8).

Таблица 8 - Пластические признаки окуня Куйбышевского водохранилища в зависимости от длины тела рыбы

Признак	10,0-14,9 см (17 экз.)	15,0-19,9 см (20 экз.)	20,0-24,9 см (42 экз.)	25,0-29,9 см (49 экз.)	30,0-34,9 см (12 экз.)
В % длины тела					
ad	85,86±0,58	85,81±0,47	86,53±0,26	87,14±0,20	87,33±0,66
pd	59,85±0,33	60,36±0,80	59,86±0,34	60,68±0,36	58,93±0,87
gh	19,47±0,33	21,66±0,49	22,73±0,19	23,31±0,19	23,72±0,43
ir	5,78±0,13	5,85±0,18	6,09±0,10	6,18±0,10	6,18±0,11
aq	24,46±0,28	25,46±0,48	25,30±0,22	25,25±0,16	24,79±0,32
rd	32,25±0,34	32,33±0,56	32,52±0,34	32,31±0,24	31,80±0,73
qs	25,37±0,45	27,95±0,51	28,83±0,26	29,36±0,23	30,05±0,58
q1s1	13,60±0,29	15,09±0,47	15,40±0,18	14,74±0,19	14,39±0,36
tu	11,35±0,23	11,84±0,29	11,78±0,18	11,83±0,15	11,08±0,38
t1u1	8,49±0,29	9,55±0,39	9,35±0,15	9,34±0,13	9,06±0,18
ux	13,40±0,26	14,38±0,32	14,47±0,14	13,94±0,12	13,82±0,19
zz	15,56±0,62	15,32±0,32	15,26±0,19	14,76±0,12	14,28±0,17
yy	8,78±0,26	8,85±0,30	8,97±0,12	8,82±0,12	8,14±0,12
ej	9,09±0,49	10,37±0,24	10,45±0,30	11,81±0,16	11,44±0,52
pp	10,77±0,32	10,83±0,26	11,39±0,21	11,58±0,20	11,78±0,50
ap	23,37±0,36	24,15±0,62	25,00±0,16	24,90±0,14	24,62±0,46
В % длины головы					
an	28,60±0,62	28,27±1,31	28,24±0,42	28,37±0,43	29,35±0,75
no	24,83±0,65	23,35±1,12	21,19±0,27	19,34±0,22	17,88±0,38
op	51,60±1,02	49,55±0,90	52,08±0,70	53,61±0,49	52,81±0,64
ay	39,11±1,04	40,46±0,61	41,30±0,39	41,33±0,40	41,40±0,74

Как правило, часть меристических признаков рыб закладывается еще на этапе «личинки», другая часть – на мальковом этапе развития, в связи с этим увеличение количества счетных признаков у рыб в процессе их роста не обнаруживается (Алеев, 1963). Из 20 пластических признаков пропорциональные изменения прослеживаются по 5 признакам в % от длины тела: наибольшая высота тела (gh); наименьшая высота тела (ir); длина основания первого спинного плавника (qs); высота анального плавника (ej); наибольшая толщина тела (pp), которые составляют 31,25 %, а также по одному

признаку в % от длины головы - длина верхней челюсти (ay) - 25,00%. Полученные результаты свидетельствуют, что с увеличением длины, тело окуня Куйбышевского водохранилища становится более цельным, утолщенным – идет увеличение высоты тела на участках максимальной и минимальной высоты к его длине, растет и охват туловища. Можно отметить, что возможно при изменении спектра питания, а именно при переходе на хищничество, происходит соответствующее изменение роста верхнечелюстных костей, вероятно для лучшего схватывания добычи окунем. Аналогичная размерная изменчивость перечисленных пластических признаков отмечена для окуня из Темиртауского водохранилища (Сафина, 2016).

Сравнение морфометрических признаков, свойственных окуням, обитающим в различных частях Куйбышевского водохранилища, проведено с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA Including Tukey HSD) и показало следующие характерные особенности (табл. 9; прил. 2).

Таблица 9 - Морфометрические показатели окуня различных участков Куйбышевского водохранилища

Признаки	Участки исследования				
	Приплотинный плес (Т ₁)	Открытая часть Волжско-Камского плёса (Т ₂)	Мешинский залив (Т ₃)	Верховья Мешинского залива (Т ₄)	Средняя часть Волжского плёса (Т ₅)
Меристические признаки					
ad.1	70,03±0,56	70,10±0,39	69,50±0,52	70,13±0,39	69,47±0,57
ad.2	21,87±0,39	21,35±0,24	20,50±0,30	21,67±0,23	20,27±0,47
ID	14,83±0,07	15,20±0,13	14,96±0,08	14,97±0,09	14,60±0,21
IID	2,10±0,05	2,05±0,04	2,21±0,05	2,15±0,06	2,06±0,07
	15,20±0,12	14,83±0,08	16,11±0,11	15,17±0,15	14,67±0,13
P	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00
	11,53±0,12	11,70±0,13	11,75±0,16	11,10±0,06	11,07±0,07
V	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00	1,00±0,00
	5,23±0,08	5,93±0,07	5,25±0,11	5,00±0,01	5,00±0,01
A	1,95±0,09	2,02±0,06	2,01±0,08	2,05±0,05	2,06±0,04
	10,30±0,07	9,93±0,04	9,86±0,07	9,03±0,03	9,93±0,07
sp	21,13±0,26	20,50±0,26	21,07±0,28	20,80±0,22	20,40±0,34
В % длины тела					
ad	87,15±0,32	87,04±0,34	86,47±0,25	86,24±0,29	86,16±0,66
pd	62,16±0,37	60,22±0,26	58,86±0,42	59,19±0,58	61,26±0,65
gh	23,17±0,20	22,24±0,32	23,01±0,29	22,70±0,34	21,34±0,91
ir	5,86±0,11	6,21±0,08	6,46±0,15	5,86±0,14	6,25±0,33
aq	25,80±0,26	25,08±0,25	25,18±0,15	24,87±0,25	25,46±0,56

Продолжение таблицы 9

Признак	Приплотинный плес (Т ₁)	Открытая часть Волжско-Камского плёса (Т ₂)	Мешинский залив (Т ₃)	Верховья Мешинского залива (Т ₄)	Средняя часть Волжского плёса (Т ₅)
rd	33,77±0,35	31,95±0,28	32,25±0,31	31,43±0,39	32,47±0,30
qs	29,75±0,34	27,80±0,40	29,15±0,38	29,40±0,35	27,15±0,46
q1s1	15,41±0,30	14,07±0,21	15,23±0,21	14,90±0,24	14,71±0,40
tu	12,77±0,22	11,40±0,15	11,42±0,18	11,20±0,15	11,49±0,42
t1u1	9,92±0,27	8,87±0,16	9,15±0,13	9,45±0,17	8,61±0,29
ux	13,96±0,16	13,46±0,13	14,39±0,13	14,80±0,19	13,76±0,34
zz	15,02±0,20	14,29±0,16	15,14±0,17	15,67±0,20	15,70±0,67
yy	8,88±0,21	8,91±0,13	9,11±0,16	8,54±0,09	8,69±0,35
ej	11,03±0,16	9,82±0,29	10,69±0,21	11,71±0,40	10,08±0,25
pp	11,44±0,14	11,54±0,23	11,49±0,43	11,50±0,18	11,13±0,24
ap	24,70±0,18	24,17±0,22	25,47±0,15	24,64±0,42	24,03±0,30
В % длины головы					
an	27,99±0,41	29,03±0,54	29,38±0,60	27,45±0,79	27,99±0,46
no	20,46±0,27	20,56±0,47	20,09±0,41	21,59±0,81	25,06±0,67
op	54,05±0,41	53,61±0,72	54,72±0,41	48,75±1,33	47,49±1,13
ay	40,70±0,55	40,12±0,56	40,32±0,43	42,53±1,03	40,98±0,77

Среди меристических признаков окуня анализ не выявил статистически значимых отличий между выборками по количеству чешуй в боковой линии ($F = 0,41$; $p < 0,05$), количеству лучей в анальном плавнике ($F = 1,40$ и $1,48$; $p < 0,05$) и количеству тычинок на первой жаберной дуге ($F = 1,92$; $p < 0,05$). Среди других счетных признаков в выборках окуня наиболее неизменным в популяции является количество колючих лучей в плавниках: достоверные отличия ($F = 3,25$; $p < 0,05$) обнаружены при сравнении количества лучей в первом спинном плавнике (ID) только между рыбами, пойманными в средней части Волжского плёса и в открытой части Волжско-Камского плёса. Количество неветвистых лучей в IID плавнике, в грудном (P) и в брюшном (V) плавниках между исследуемыми выборками достоверно не отличаются.

При сравнении количества мягких лучей в плавниках окуня из пяти различных участков водохранилища прослеживается иная тенденция: достоверные отличия с наиболее высоким значением критерия Тьюки ($F = 20,76$; $p < 0,05$) наблюдаются при сопоставлении количества ветвистых лучей в IID плавнике, при этом выборка рыб, отловленная в Мешинском заливе (Т₃)

значительно отличается от остальных групп рыб. Кроме этого достоверно отличаются по данному признаку выборки окуня из средней части Волжского плёса и Приплотинного плёсов, а также средней части Волжского плёса и Волжско-Камского плёсов. В меньшей степени отличаются исследуемые выборки по количеству ветвистых лучей в грудном ($F = 6,40$; $p < 0,05$) и в брюшном плавниках ($F = 4,16$; $p < 0,05$) (прил.2).

Стоит отметить, что достоверных статистических отличий между выборками окуней из разных частей Куйбышевского водохранилища по пластическим признакам (в % от длины тела и длины головы) не зафиксировано.

В дополнение приведем литературные данные по морфометрии окуня центральной части Куйбышевского водохранилища (Семенов, 2004) и в качестве сравнения рассмотрим морфометрические показатели окуня, обитающего в верховьях р. Большой Черемшан (приток Куйбышевского водохранилища (табл.10)) (Журавлева, Семенов, 2012).

Среди счетных показателей морфологии окуня особенно выделяется количество чешуй в боковой линии рыб. Несмотря на значительные колебания количества чешуи в боковой линии окуня, обитающего в речных условиях (от 39 до 81), средний показатель признака ($56,04 \pm 2,64$) ниже усредненных величин, свойственных окуням Куйбышевского водохранилища. Среднее количество лучей в плавниках окуня, обитающего в речных условиях и в условиях водохранилища, существенных отличий не имеет.

Таблица 10 - Морфометрические показатели окуня (сравнение с лит. данными)

Признак	Ульяновский плёс (Семенов, 2004)	Ундорский плёс (Семенов, 2004)	Р. Большой Черемшан (Журавлева, Семенов, 2012)	Наши данные (2019-2020)
Меристические признаки				
ad.1	$66,64 \pm 0,49$	$61,38 \pm 0,35$	$56,04 \pm 2,64$	$69,90 \pm 0,22$
ID	$14,98 \pm 0,05$	$14,82 \pm 0,06$	$14,78 \pm 0,72$	$14,99 \pm 0,05$
IID	$1,86 \pm 0,05$	$1,80 \pm 0,06$	$2,00 \pm 0,26$	$2,15 \pm 0,04$
	$14,48 \pm 0,08$	$14,28 \pm 0,08$	$14,24 \pm 0,35$	$15,24 \pm 0,07$
P	-	-	$12,08 \pm 0,19$	$1,00 \pm 0,00$
				$11,50 \pm 0,06$
V	-	-	$1,00 \pm 0,00$	$1,00 \pm 0,00$
			$5,00 \pm 0,00$	$5,08 \pm 0,04$
A	$2,00 \pm 0,00$	$2,00 \pm 0,00$	$2,00 \pm 0,00$	$2,02 \pm 0,08$

Продолжение таблицы 10

Признак	Ульяновский плёс (Семенов, 2004)	Ундорский плёс (Семенов, 2004)	Р. Большой Черемшан (Журавлева, Семенов, 2012)	Наши данные (2019-2020)
A	8,68±0,07	8,52±0,08	8,72±0,15	9,95±0,03
sp	20,44±0,19	20,34±0,22	-	20,82±0,12
В % длины тела				
gh	29,43±0,31	28,08±0,22	75,11±0,47	22,47±0,16
ir	7,80±0,05	7,67±0,05	20,37±1,90	6,06±0,06
aq	28,45±0,15	29,36±0,19	46,60±0,33	25,16±0,12
qs	34,84±0,25	33,85±0,24	45,16±0,31	28,77±0,19
q1s1	18,01±0,13	17,38±0,17	40,55±0,28	14,82±0,12
tu	15,13±0,11	14,97±0,14	20,60±0,19	11,70±0,10
t1u1	12,08±0,08	12,28±0,10	12,85±0,25	9,25±0,09
ux	17,36±0,12	17,44±0,14	23,78±0,27	14,09±0,09
zz	18,99±0,12	18,94±0,14	11,63±0,33	15,05±0,12
yy	11,19±0,09	10,88±0,10	20,36±0,47	8,81±0,08
ej	14,26±0,08	14,08±0,11	19,37±0,18	10,71±0,14
В % длины головы				
an	27,60±0,23	27,03±0,20	13,79±0,32	28,42±0,28
no	19,69±0,24	19,60±0,22	15,88±0,36	21,00±0,27
op	55,13±0,26	54,92±0,25	26,01±0,44	52,29±0,46
ay	39,64±0,34	40,18±0,27	-	40,82±0,32

По пластическим признакам популяция окуня, обитающая в условиях Куйбышевского водохранилища, отличается от популяции окуня р. Большой Черемшан меньшей высотой тела, меньшими размерами основания и высотой спинных плавников, размерами грудных и брюшных плавников, длиной рыла и более крупным диаметром глаза.

Половой диморфизм. Как свидетельствуют литературные источники (Балеевских, 1989; Гольд, 1965), половой диморфизм у окуня встречается крайне редко и по определенным признакам в зависимости от местонахождения водоема (Зайцев, 2009).

Как правило, видимые невооруженным глазом различия заметны только у половозрелых самцов и самок весной перед нерестом, когда самки имеют увеличенное брюшко за счет развитых гонад (Семенов, 2004; Семенов, Назаренко, 2004) и, как следствие, характеризуются наибольшей высотой тела в этот период (Тележникова и др., 2019). В остальные сезоны года половой

диморфизм окуня можно обнаружить только с помощью инструментальных методов.

С помощью метода геометрической морфометрии в Верхне-Выйском водохранилище (Средний Урал) обнаружено сезонное изменение формы тела особей речного окуня обоих полов во время созревания половых желез, которое сопровождается усилением морфологических различий между самцами и самками (Баранов, 2016). Достоверно отличаются с различным уровнем значимости самцы и самки окуня оз. Сарлан (Новосибирская область) по четырем признакам: длине хвостового стебля, длине жаберной тычинки в % длины жаберной дуги, величине антевентрального расстояния и вентроанального расстояния (Зайцев и др., 2007). В водоемах Вологодской области самки и самцы окуня отличаются по следующим признакам: в оз. Белое - по высоте головы у затылка, длине основания анального плавника, наибольшей высоте анального плавника; в оз. Воже - по длине рыла и горизонтальному диаметру глаза, в Шекснинском водохранилище – по ширине лба и заглазничному отделу головы (Тропин, Сажин, 2007; Тропин, 2020). Достоверные морфометрические половые различия самцов от самок речного окуня верховьев р. Большой Черемшан зафиксированы при сравнении признаков: число чешуй в боковой линии, число ветвистых лучей в анальном плавнике, наибольшая высота тела в процентах длины тела, расстояние между анусом и анальным плавником в процентах длины тела; наименьшая высота тела в процентах длины тела; диаметр глаза в процентах длины тела; длина основания анального плавника в процентах длины тела (Журавлева, Семенов, 2012). В пределах Ульяновского и Ундорского плёсов Куйбышевского водохранилища самцы и самки окуня достоверно отличаются по пяти пластическим признакам: число чешуй в боковой линии; количество неветвистых лучей в ПД плавнике; высотой тела; диаметром глаза и длиной основания анального плавника (Семенов, 2004).

Согласно нашим исследованиям (табл.11), самцы и самки окуня Куйбышевского водохранилища по критерию Стьюдента достоверно отличаются

($T=3,17$, при $p<0,05$) только по одному пластическому признаку – длине брюшного плавника. У самок данный показатель в среднем составляет $14,65\pm 0,12$ мм, у самцов $15,38\pm 0,20$ мм. Отмеченное нами отличие у особей окуня разных полов в литературе не встречается.

Таблица 11 - Морфометрические показатели самок и самцов окуня Куйбышевского водохранилища

Признаки	Самки, n = 67			Самцы, n = 65			T
	Колебания	M±m	CV	Колебания	M±m	CV	
Меристические признаки							
ad.1	65 - 78	69,91±0,36	4,19	65 - 75	69,69±0,28	3,24	0,47
ad.2	18 - 26	21,36±0,20	8,50	18 - 24	21,15±0,21	7,94	0,67
ID	14 - 16	14,96±0,07	3,57	12 - 16	15,03±0,08	4,07	0,75
IID	1 - 3	2,03±0,03	2,11	1 - 3	2,28±0,04	2,19	0,25
	12 - 17	15,30±0,11	5,69	14 - 17	15,20±0,09	4,53	0,72
P	1 - 1	1,00±0,00	-	1 - 1	1,00±0,00	-	-
	11 - 14	11,61±0,10	6,70	11 - 14	11,42±0,08	5,98	1,54
V	1 - 1	1,00±0,00	-	1 - 1	1,00±0,00	-	-
	5 - 6	5,09±0,06	7,42	5 - 6	5,08±0,05	6,70	0,17
A	2 - 3	2,01±0,06	2,05	2 - 3	2,03±0,07	2,06	0,26
	8 - 11	9,96±0,04	3,13	9 - 11	9,94±0,03	2,21	0,04
sp	18 - 25	20,66±0,17	6,72	18 - 25	20,94±0,19	7,40	1,10
В % длины тела							
ad	80,77-92,19	86,89±0,21	2,02	80,00-91,10	86,34±0,25	2,31	1,66
pd	54,34-65,93	60,18±0,27	3,73	53,21-71,45	60,25±0,34	4,52	0,16
gh	17,58-26,60	22,73±0,24	8,47	17,41-27,19	22,12±0,23	8,41	1,84
ir	4,00-8,75	6,11±0,10	12,81	4,09-7,33	6,01±0,07	9,87	0,79
aq	22,43-31,32	25,30±0,17	5,59	22,29-29,56	25,09±0,18	5,63	0,83
rd	27,51-36,55	32,26±0,22	5,62	27,70-38,40	32,40±0,27	6,79	0,40
qs	21,85-34,00	28,88±0,29	8,33	22,21-34,76	28,59±0,27	7,71	0,71
q1s1	9,53-18,00	14,78±0,17	9,47	11,15-19,67	14,85±0,20	10,85	0,29
tu	9,03-14,19	11,68±0,13	9,12	9,77-15,75	11,78±0,15	9,98	0,39
t1u1	7,12-10,77	9,18±0,11	9,69	5,40-14,68	9,27±0,17	14,44	0,48
ux	11,81-15,71	13,90±0,11	6,72	11,70-17,95	14,21±0,13	7,53	1,77
zz	12,39-16,73	14,65±0,12	6,87	13,00-24,17	15,38±0,20	10,43	3,17
yy	6,76-11,90	8,82±0,12	11,16	6,07-11,73	8,84±0,11	10,08	0,09
ej	5,38-13,20	10,45±0,17	13,25	5,86-13,19	10,67±0,18	13,80	0,88
pp	4,67-15,11	11,66±0,18	12,53	4,41-13,69	11,19±0,17	12,21	1,91
ap	20,85-26,92	24,62±0,17	5,54	14,35-28,19	24,55±0,21	7,05	0,26
В % длины головы							
an	24,26-44,34	28,87±0,37	10,42	23,02-48,54	28,14±0,46	13,11	1,24
no	16,15-29,58	20,60±0,34	13,52	16,79-42,34	21,58±0,44	16,56	1,76
op	37,34-70,48	52,62±0,66	10,23	38,66-77,01	52,07±0,70	10,92	0,57
ay	27,25-46,67	40,67±0,37	7,47	32,96-69,34	40,75±0,56	11,13	0,11
достоверно для уровня значимости $p<0,05$							

Данное половое отличие у окуня, согласно анализу морфологических признаков В.П. Митрофановым (1977), относится к группе признаков, функциональная нагрузка которых с экологической точки зрения, не ясна.

4.3 Размерно-возрастная структура уловов

Размерная структура. В пределах ареала размеры окуней в уловах варьируют в широких пределах – от сеголеток, длиной 3,0 - 4,0 см, до рыб с предельными размерами тела в 40 см и более, но в основном, наиболее широко представлены, рыбы средних размеров, длиной 12,0 - 27,0 см (Бартош, 2006; Семенов, 2004; Linløkken, 2008; Блохин и др., 2015; Попов, 2017; Тропин, 2020). По данным В.А. Кузнецова (2005), в Куйбышевском водохранилище встречаются экземпляры окуня, длиной тела до 50 см, с преобладанием в уловах более мелких особей.

По результатам наших исследований с 2012 по 2020 гг., в сетных уловах размеры окуня колебались от 9,0 см до 41,0 см (прил.3), при средней длине тела рыб $23,6 \pm 0,3$ см. Преобладали в уловах рыбы, имеющие длину тела от 16,0 до 29,9 см. За годы исследования показатель моды длины тела окуня, составил 22,8 см, медианы – 23,4 см. Рыбы предельных размеров – выше 35 см, в уловах ежегодно составляют не более 2,0 – 3,0%. Самый крупный окунь, выловленный нами, имел длину тела 41,0 см. Оцененные экстремальные значения максимальной длины для окуня Куйбышевского водохранилища составляют 40,03 см (доверит. интервал 37,78 – 42,29 см) (Formation et al, 1991).

Размерная структура уловов окуня Куйбышевского водохранилища в исследуемые годы существенно не изменялась. С 2012 по 2017 гг. в уловах в основном преобладали рыбы длиной 22,0-30,0 см, но с 2018 г в уловах уже заметно выделялись рыбы модальной группы 16,0-20,0 см в количестве 44,6%, доля которых стала прослеживаться в уловах и в последующие годы (2019 г – 40,9%; 2020 г – 38,9%) (табл. 12).

Таблица 12 - Размерный состав окуня из сетных уловов в Куйбышевском водохранилище в 2012-2020 гг.

Длина, см	Годы исследования								
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
8,0-9,9	-	-	-	-	-	-	0,54	0,29	-
10,0-11,9	-	-	-	-	-	-	3,80	7,78	1,31
12,0-13,9	-	-	-	-	-	1,45	3,80	5,76	3,63
14,0-15,9	-	1,20	-	1,82	0,48	7,25	3,80	3,17	7,12
16,0-17,9	-	-	-	9,12	3,86	7,25	16,85	11,82	6,25
18,0-19,9	1,32	8,43	1,01	7,60	3,86	1,45	27,72	18,16	9,01
20,0-21,9	10,13	15,66	7,07	14,29	13,53	1,45	15,22	22,77	17,01
22,0-23,9	21,59	16,87	17,17	17,02	14,98	11,59	10,87	14,99	20,49
24,0-25,9	19,82	13,25	20,2	14,59	29,47	15,94	4,35	7,20	18,46
26,0-27,9	19,82	20,48	14,14	17,93	17,39	23,19	4,89	2,59	8,87
28,0-29,9	14,10	9,64	16,16	10,33	7,73	21,74	5,98	2,31	4,22
30,0-31,9	8,37	12,05	9,09	3,65	3,86	5,80	1,63	0,29	2,33
32,0-33,9	3,08	1,20	8,08	0,91	2,90	2,90	0,54	1,73	1,02
34,0-35,9	1,32	1,20	4,04	1,82	0,97	-	-	0,86	0,15
36,0-37,9	0,44	-	3,03	0,91	-	-	-	0,29	0,15
38,0-39,9	-	-	-	-	0,48	-	-	-	-
40,0-41,9	-	-	-	-	0,48	-	-	-	-
Всего, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Среднее	25,6 ±0,2	25,6 ±0,4	26,7 ±0,4	23,7 ±0,3	24,5 ±0,3	24,7 ±0,5	19,8 ±0,3	19,7 ±0,2	21,8 ±0,2
Медиана	25,0	24,0	26,0	24,0	24,5	26,0	19,0	20,0	22,0
Мода	24,0	23,0	23,0	22,0	25,0	29,0	18,0	19,0	23,0
n	230	83	99	330	207	69	184	347	688
Примечание: жирным шрифтом выделены доминирующие размерные классы рыб									

Анализ размерных составов уловов окуня с помощью критерия Шапиро-Уилка показал нормальность распределения признака по годам наблюдений ($W=0,90-0,98$).

Сравнение исследуемых выборок размерных групп окуня с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) показало, что обнаруживаются значимые отличия между выборками разных участков ($F = 118,61$ для $p = 0,05$, при критическом значении F-критерия - 2,1). Дальнейший анализ выборок критерием Шеффе выявил достоверные различия практически во всех выборках окуня (т.к. статистика критерия Шеффе имеет F-распределение, то критическое значение также равно - 2,1 (прил.4)). Не различаются между собой только выборки Сидельниковского затона и верховьев Мешинского залива, а также открытой части Волжско-Камского плёса и Приплотинного плёса.

Рассматривая размерный состав уловов окуня по различным участкам водохранилища (табл.13), можно отметить, что наибольшим разнообразием размерных групп характеризуется Мешинский залив (его низовья и среднее течение) Куйбышевского водохранилища (от 9,00 до 40,00 см), в верховье данного залива крупные экземпляры окуня ($Max=29,50$ см) единичны, наиболее часто встречаемая здесь длина окуня в уловах составляет 21,00 см.

При этом наибольшие значения коэффициента вариации длины тела окуня присущи для средней части Волжского плёса (у г. Зеленодольск). Здесь этот показатель превышает 25%. Минимальный показатель коэффициента вариации длины тела у окуня отмечен для Тетюшского плёса.

Наиболее крупные особи окуня встречаются в уловах в Тетюшском плёсе ($m=25,7\pm 0,3$; мода=27,00). На станции открытого побережья (Волжский плёс у г. Зеленодольск), а также на мелководных участках Сидельниковского затона (станция защищенного побережья) средняя длина пойманных рыб ниже, чем на других участках исследования и составляет $15,8\pm 0,4$ и $18,7\pm 0,2$ см, соответственно.

Таблица 13 - Размерные показатели окуня в уловах на разных участках водохранилища

Участок водохранилища	Min, см	Max, см	m, см	Медиана	Мода	CV, %
Приплотинный плёс	10,5	33,0	$22,4\pm 0,2$	23,0	23,0	17,8
Тетюшский плёс	15,0	37,0	$25,7\pm 0,3$	26,0	27,0	14,5
Сидельниковский затон	13,0	38,0	$18,7\pm 0,2$	18,5	17,0	19,1
Средняя часть Волжского плёса	10,0	25,5	$15,8\pm 0,4$	16,5	11,5	25,9
Мешинский залив	9,0	40,0	$24,0\pm 0,2$	24,0	24,0	19,9
Верховья Мешинского залива	12,0	29,5	$19,5\pm 0,3$	19,5	21,0	16,0
Открытая часть Волжско-Камского плёса (Кама)	11,5	33,5	$22,2\pm 0,3$	22,5	23,0	21,4

График варьирования средних значений длины тела окуня из уловов с разных участков водохранилища представлен на рисунке 11 (рис. 11).

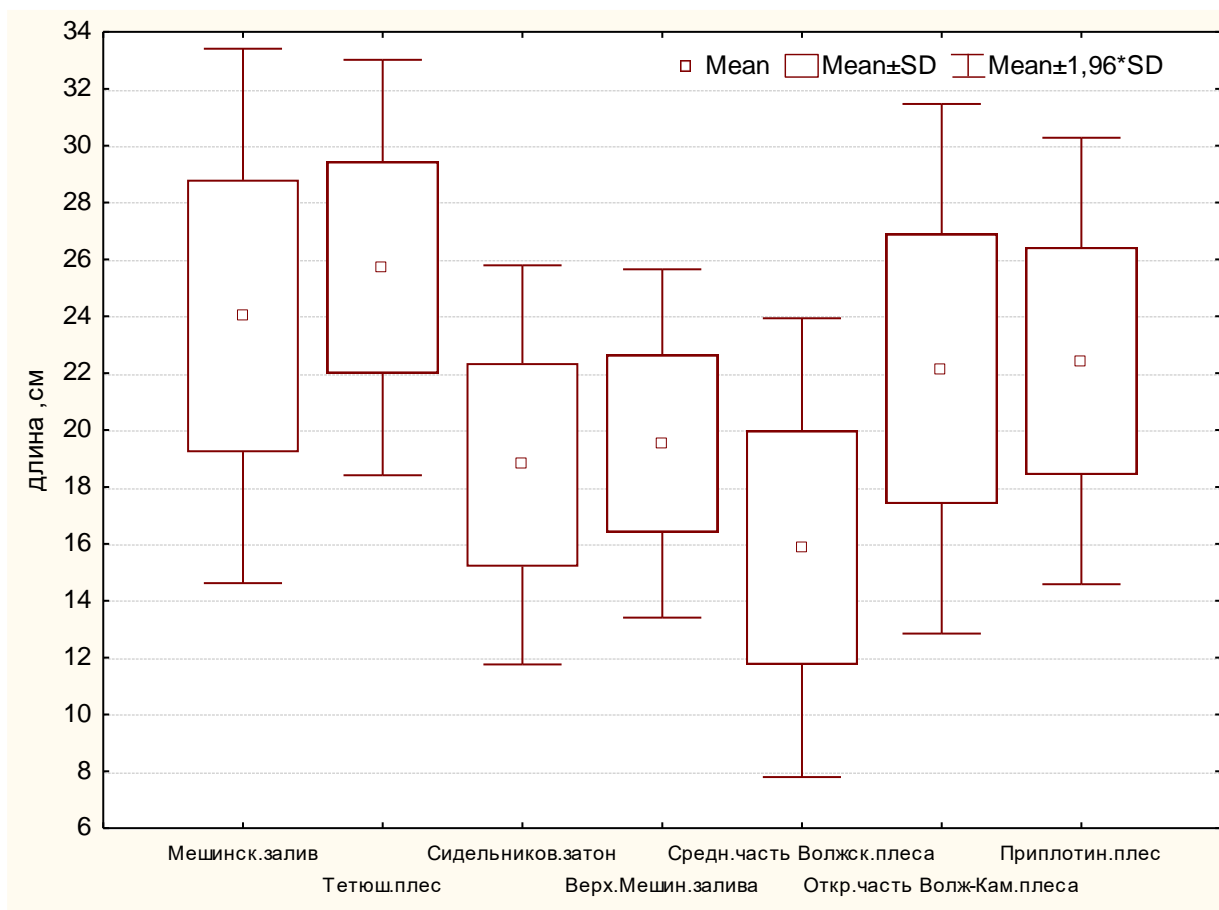


Рис. 11 Показатели средних длин окуня в уловах в годы исследования по участкам водохранилища

В целом, рассматривая размерный состав уловов окуня по годам и участкам исследований нельзя не отметить их стабильную структуру. Учитывая единый подход к сбору материала и применение универсальных орудий лова можно сказать, что популяция окуня Куйбышевского водохранилища находится в благополучном состоянии и имеет стабильное пополнение. Нормальность распределения рыб в уловах, ежегодное присутствие в стаде рыб с предельной длиной тела и отсутствие резко доминирующих групп указывает на низкое влияние на стадо окуня человека.

Весовая структура. Динамика показателей массы тела окуня в Куйбышевском водохранилище в 2012-2020 годах в целом сходна с изменениями, происходящими в линейной структуре уловов в исследуемые годы, и представлена в приложении (прил. 5 и 6).

В уловах ежегодно преобладали особи окуня с массой тела от 100 до 400 г, в 2018-2019 гг. с появлением в уловах значительной доли молодых особей,

средняя навеска его несколько уменьшилась. Наиболее крупный окунь (самка) был выловлен в весенний период 2016 г в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища и имел массу в 1529 г, при этом масса гонад составляла 351 г. За все годы исследования столь крупные особи в уловах встречались единично. Наиболее часто встречаемая масса окуня в уловах Куйбышевского водохранилища составляет около 250 г, однако особи массой более 1 кг встречаются практически ежегодно.

Возрастная структура. Возрастной состав популяции различных видов рыб - есть производное от действия целого ряда как внешних, так и внутренних факторов: продолжительность жизни, урожайность отдельных поколений, смертность, интенсивность промысла и пр. (Никольский, 1974).

Исследователями выявлено, что возрастная структура популяций окуня в различных водоемах ареала заметно отличается – например, в северной части ареала, в крупных озерах Карелии в уловах отмечается более 12 возрастных групп (Стерлигова и др., 2016), но в уловах чаще всего преобладают особи в возрасте 5 - 9 лет, а максимальный возраст, особенно в самых северных озерах, может достигать 23 года (Первозванский, 1986). В небольших дистрофных озерах, где обитает карликовая форма окуня, его возраст в уловах не превышает 8+ (Мельянцев, 1954). В тоже время в Карелии отмечается определенная тенденция к сокращению возрастных групп в уловах и омоложение популяций окуня, что, по мнению авторов, связано с интенсивностью промысла и изменением окружающей среды (Рыжков, Крупень, 2007). В крупных озерах Вологодской области (Воже, Кубенское, Белое), где существует промысел, в уловах встречаются особи окуня вплоть до 15+ лет (Торпин, 2020). В зависимости от озера в уловах могут преобладать рыбы, как младших возрастов, так и старшевозрастных групп.

В Рыбинском водохранилище в первые годы после его образования (1945-1946 гг.) в уловах встречались окуни в возрасте до 8+, с преобладанием 2-х – 5-ти годовиков (Васильев, 1950). В настоящее время в уловах встречаются рыбы в возрасте 12 лет (Рыбы..., 2015).

В Нижнекамском водохранилище в конце 80-х гг. прошлого столетия окуни в уловах встречались в возрасте от 4-х до 16 лет, модальными группами были рыбы в возрасте 7-9 лет (Бартош, 2006).

Литературные источники, посвященные оценке возрастного состава окуня Куйбышевского водохранилища также не многочисленны. В.М. Чиковой (1973) описан возрастной состав окуня в уловах южных плесов Куйбышевского водохранилища за 1966-1970 гг. Так в Приплотинном плесе окунь встречался в возрасте от 1+ до 12+ лет, в Усинском заливе в возрасте от 1+ до 7+ лет, и от 1+ до 9+ лет в Сусканском и Черемшанском заливах. В 60-80-е годы XX столетия в Свяжском заливе Куйбышевского водохранилища в уловах окуня преобладали 4-6-летки, но встречались особи в возрасте 10 лет (Экологические..., 1986). По наблюдениям Назаренко В.А. и др. (2002), окунь в Куйбышевском водохранилище встречается в возрасте до 15 лет. По данным Д.Ю. Семенова (2004), максимально зарегистрированный возраст окуня в Центральной части Куйбышевского водохранилища - 13 лет, а основу стада составляют особи 5-6 лет.

Согласно нашим исследованиям (табл. 14; прил.7), в период с 2012 по 2020 гг. речной окунь в уловах был представлен как младшими, так и старшевозрастными группами рыб, в возрасте от двух до тринадцати лет, с доминированием возрастных классов рыб от трех до семи лет, составляющими в процентном выражении в разные годы от 17,17 до 48,41 % от всего улова. Средний возраст особей окуня, пойманных за все годы наблюдений, составил $4,8 \pm 0,1$ лет. Наиболее часто встречающиеся рыбы в уловах имели возраст 4 года. Старшевозрастные окуни, в возрасте 13 лет, были выловлены на 2-х участках водохранилища, в единичном экземпляре на нерестилищах Мешинского залива в 2016 г и три экземпляра в акватории Тетюшского плеса в 2013 и 2015 г. Ежегодно в уловах встречались окуни в возрасте вплоть до 9 лет, а с 10-ти летнего возраста происходит выпадение некоторых возрастных групп в уловах.

Таблица 14 - Возрастной состав окуня из сетных уловов 2012-2020 гг.

Возраст, лет	Годы исследования								
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
2	0,46	-	-	2,43	1,93	4,35	10,33	13,91	7,71
3	18,26	12,05	13,13	20,67	8,7	15,94	43,48	16,52	13,83
4	34,7	20,48	17,17	22,49	19,32	14,49	26,63	48,41	31,44
5	27,85	18,07	16,16	16,72	25,6	20,29	8,15	14,2	25,91
6	9,59	18,07	14,14	11,55	20,29	20,29	3,26	2,9	12,37
7	5,48	15,66	13,13	10,03	13,53	20,29	6,52	1,45	4,95
8	1,83	8,43	9,09	5,47	6,76	-	1,09	0,87	1,89
9	1,83	3,61	9,09	5,78	0,48	2,9	0,54	0,87	1,6
10	-	-	6,06	2,43	1,93	-	-	0,58	0,15
11	-	2,41	-	0,3	0,97	1,45	-	0,29	-
12	-	-	2,02	1,22	-	-	-	-	0,15
13	-	1,2	-	0,91	0,48	-	-	-	-
Всего, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Среднее	4,6 ±0,1	4,5 ±0,1	6,1 ±0,2	5,3 ±0,1	5,5 ±0,1	5,1 ±0,2	3,7 ±0,1	3,9 ±0,17	4,5 ±0,1
Медиана	4,00	5,00	6,00	5,00	5,00	5,00	3,00	4,00	4,00
Мода	4,00	4,00	4,00	4,00	5,00	5,00	3,00	4,00	4,00
n	230	83	99	330	207	69	184	347	688
Примечание: жирным шрифтом выделены доминирующие возрастные классы рыб									

Максимально возможный возраст окуня в Куйбышевском водохранилище, согласно расчетам, проведенным по методу, описанному в статье А.Ф. Алимова и Т.И. Казанцевой (2004), составляет 17 лет.

Динамика среднего возраста окуня в уловах в годы исследования представлена на рисунке 12 (рис. 12). Колебание показателей среднего возраста окуня в уловах находились в пределах от 3,7 лет (2018 г) до 6,1 года (2014 г). Исходя из рисунка, заметна определенная динамика в изменении среднего возраста – его рост, затем падение с дальнейшей тенденцией к росту. Таким образом, за исследованные годы динамика изменений среднего возраста окуня в Куйбышевском водохранилище весьма небольшая. Как отмечалось выше – резких всплесков численности в стаде окуня Куйбышевского водохранилища за 2012-2020 гг. не наблюдается, о чем свидетельствуют стабильные показатели среднего возраста.

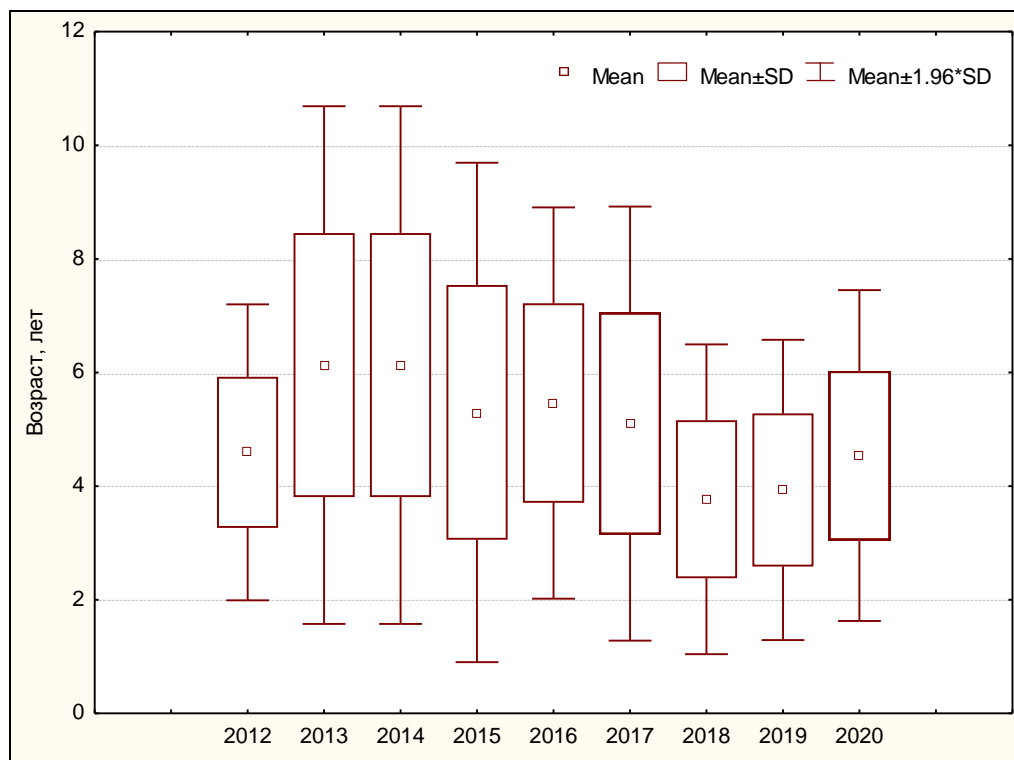


Рис. 12 Показатели среднего возраста окуня в уловах в годы исследования

Также, исходя из собственных исследований, и при сравнении с литературными данными, нет свидетельств об омоложении стада окуня, в связи, например, с чрезмерным выловом и т.д. Частая встречаемость в уловах рыб предельных возрастов и стабильность показателей среднего возраста указывают на устойчивое состояние популяции окуня Куйбышевского водохранилища.

Анализируя возрастной состав уловов окуня по различным участкам водохранилища (табл. 15) можно отметить, что наибольшее количество возрастных классов окуня (от 2 до 13 лет) отмечается в Тетюшском плёсе и Мешинском заливе (низовья и среднее течение) Куйбышевского водохранилища, именно для этих участков водохранилища характерен наибольший средний возраст рыб в уловах $6,0 \pm 0,2$ и $4,9 \pm 0,1$, соответственно. У этих стад наблюдаются и наибольшие показатели коэффициента вариации возраста – 38,5% у окуней в Тетюшском плесе и 36,8% в Мешинском заливе. Минимальное количество возрастных классов обнаружено в уловах Волжского плёса у г. Зеленодольск (от 2-х до 4-х лет), при среднем возрасте рыб в уловах $2,9 \pm 0,1$. На остальных участках исследования наиболее часто в уловах встречаются окуни, возрастом 4 года. В целом особи представлены возрастными группами рыб от 2

до 10 лет включительно. Минимальные показатели коэффициента вариации возраста характерны для стада окуня из верховьев Мешинского залива, которые представляют относительно изолированную группу и обитают в течение года только здесь, не смешиваясь со стадом из низовьев залива (Северов, 2010).

Таблица 15 - Показатели возраста окуня в уловах на разных участках водохранилища

Участок водохранилища	Min, см	Max, см	m, лет	Медиана	Мода	CV, %
Приплотинный плёс	2,00	9,00	4,6±0,1	4,00	4,00	29,2
Тетюшский плёс	2,00	13,00	6,0±0,2	6,00	4,00	38,5
Сидельниковский затон	2,00	9,00	3,6±0,1	3,00	3,00	32,6
Средняя часть Волжского плёса	2,00	5,00	2,9±0,1	3,00	2,00	31,1
Мешинский залив	2,00	13,00	4,9±0,1	5,00	4,00	36,8
Верховья Мешинского залива	2,00	8,00	3,7±0,1	4,00	3,00	24,8
Открытая часть Волжско-Камского плёса	2,00	10,00	4,6±0,1	4,00	4,00	33,0

Анализ возрастного состава уловов окуня с помощью критерия Шапиро-Уилка также показал нормальность распределения данного признака в выборке по годам наблюдений ($W=0,80-0,93$).

Проведенный анализ исследуемых выборок возрастных групп окуня для оценки их различий с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) показал, что обнаруживаются значимые отличия между выборками разных лет ($F = 68,55$ для $p = 0,05$). Анализ выборок критерием Шеффе (критическое значение $F = 2,1$ (прил.8)) выявил достоверные различия во многих выборках окуня из различных участков водохранилища. Также как и для разменных групп, по возрасту не различаются между собой лишь выборки Сидельниковского затона и верховьев Мешинского залива, а также открытой части Волжско-Камского плёса и Приплотинного плёса.

Динамика среднего возраста окуня в уловах по участкам исследования представлена на рисунке 13 (рис. 13).

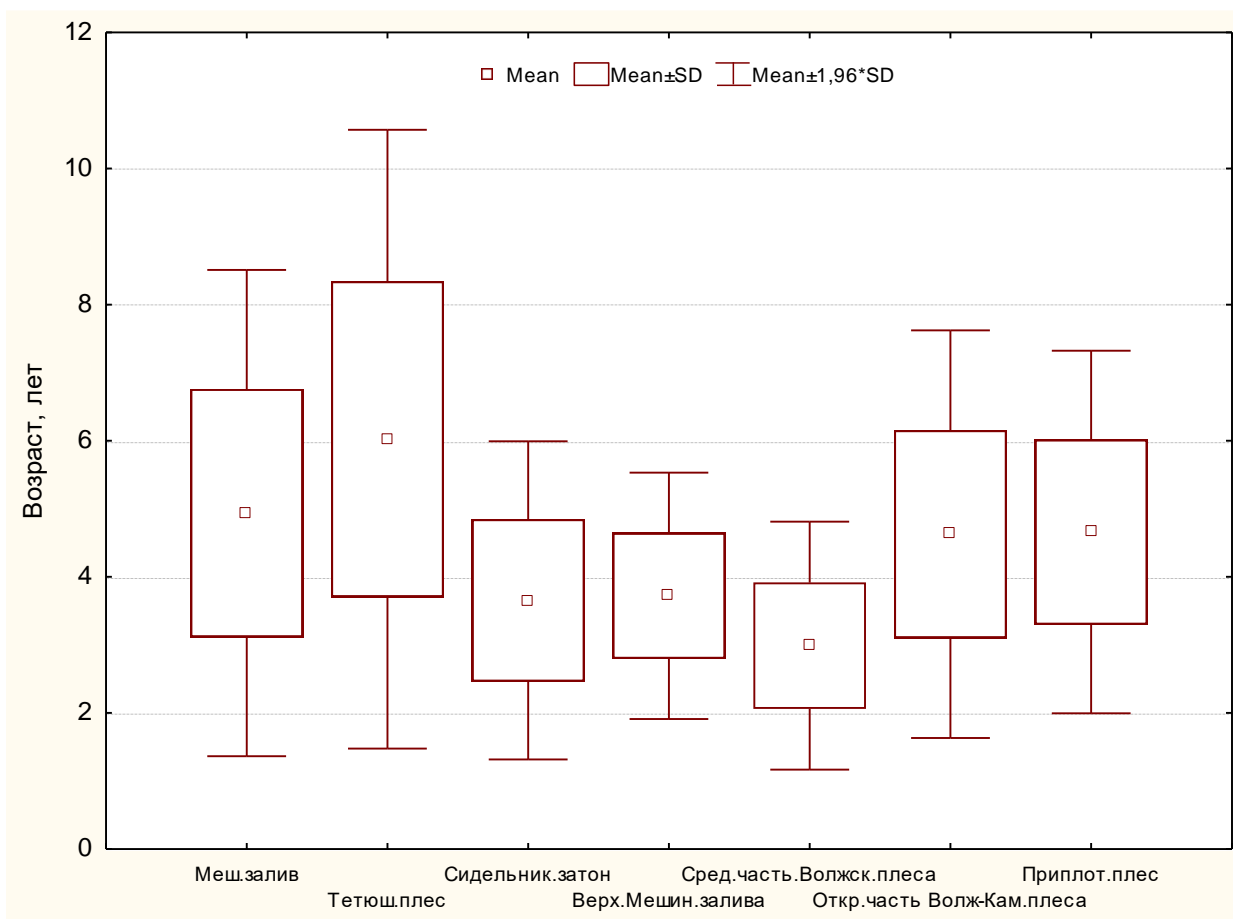


Рис. 13 Показатели среднего возраста окуня в уловах в годы исследования по участкам исследования

Анализируя данный рисунок можно видеть, что минимальные показатели среднего возраста характерны для окуня из географически относительно изолированных участков водоема – заливов и т.д. Как верховья Мешинского залива, так и Сидельниковский затон представляют собой участки водохранилища, где сформировались местные стада окуня, которые в силу экологических условий для обитания (высокая внутри- и межвидовая конкуренция за пищу, каннибализм, малые глубины, стесненность и т.д.) по всей видимости, не образуются (или не могут) длинноцикловые формы популяции. На остальных участках водохранилища средний возраст окуня в уловах был несколько выше, при этом также выделяется Тетюшский плес, где отмечены максимальные показатели – 6,0 лет.

Средние показатели длины, массы и возраста окуня за годы исследования (с 2012 по 2020 гг.) приведены в сводных таблицах 16 - 17.

Таблица 16 - Средние размерно-возрастные показатели популяции окуня по уловам 2012-2020 гг.

Годы	Длина		Масса		Возраст	
	м, см	σ	м, г	σ	м, лет	σ
2012	25,59±0,23	3,45	410,73±13,03	196,29	4,60±0,09	1,32
2013	25,69±0,44	4,15	480,39±24,39	190,33	4,50±0,11	1,31
2014	26,77±0,43	4,25	385,18±18,72	186,25	6,13±0,23	2,32
2015	23,73±0,25	4,48	289,86±9,15	166,02	5,30±0,12	2,24
2016	24,55±0,27	3,86	338,75±12,63	181,29	5,46±0,12	1,75
2017	24,71±0,59	4,86	360,78±21,29	176,88	5,10±0,23	1,94
2018	19,81±0,34	4,59	175,32±9,47	128,48	3,77±0,10	1,39
2019	19,73±0,26	4,91	178,58±7,74	144,09	3,93±0,07	1,34
2020	21,80±0,17	4,49	230,94±5,16	135,41	4,54±0,06	1,48
m	23,60±0,33	4,34	316,73±13,51	167,23	4,81±0,13	1,68

Таблица 17 - Средние размерно-возрастные показатели популяции окуня по участкам водохранилища

Участок водохранилища	Длина		Масса		Возраст	
	м, см	σ	м, г	σ	м, лет	σ
Приплотинный плёс	22,43±0,20	4,00	237,49±5,81	115,96	4,66±0,07	1,36
Тетюшский плёс	25,72±0,26	3,72	349,57±11,37	164,82	6,02±0,16	2,32
Сидельниковский затон	18,77±0,23	3,58	160,51±6,99	111,01	3,65±0,08	1,19
Средняя часть Волжского плёса	15,87±0,41	4,11	101,13±7,49	73,81	2,98±0,09	0,93
Мешинский залив	24,01±0,15	4,79	329,97±6,35	196,34	4,94±0,06	1,82
Верховья Мешинского залива	19,53±0,27	3,12	155,07±6,89	79,54	3,72±0,08	0,92
Открытая часть Волжско-Камского плёса	22,16±0,32	4,75	230,95±9,54	142,82	4,62±0,10	1,53

4.4 Линейный и весовой рост окуня

Окунь относится к рыбам с достаточно медленным темпом роста (Kestemont and Dabrowski, 1996). Как и для многих других видов рыб, наиболее высокие абсолютные приросты тела для окуня отмечены в южных водоемах стран бывшего СССР, что, прежде всего, объясняется длительным вегетационным периодом и богатой, доступной кормовой базой (Попова, 1971; Дгебуадзе, 2001).

В Куйбышевском водохранилище, по данным собственных наблюдений, годовики окуня в среднем достигают длины тела в 8,5 см и массы 13,1 г; самая

крупная рыба в возрасте 13 лет имела длину тела 41,0 см и массу 1529 г. Оцененные экстремальные значения (extreme values) максимальной длины для окуня Куйбышевского водохранилища составляют 40,03 см (доверит. интервал 37,78 – 42,29 см) (Formation et all, 1991).

У взрослых особей окуня Куйбышевского водохранилища наблюдался близкий к изометрическому рост тела, о чем свидетельствует формула, описывающая связь между массой и длиной окуня – между этими биологическими показателями обнаружена положительная связь, описанная степенным уравнением вида:

$$W = 0,023L^{2,966} (R^2=0,98), \text{ где}$$

W – масса тела (г); L – длина тела, см.

Рост тела окуня, в зависимости от возраста, путем перебора функций показало, что наиболее достоверным является описание этой зависимости параболой второго порядка вида:

$$L=7,2976 + 3,7411t - 0,1186t^2 (R^2=0,97), \text{ где}$$

L – длина тела, см; t – возраст рыбы, лет.

Параметры линейного роста окуня в зависимости от возраста также описаны уравнением Берталанфи следующего вида для описания роста длины тела:

$$L_t = 41,7 (1 - e^{-0,011(t-0,03)})$$

и роста массы тела:

$$W_t = 1539,2 (1 - e^{-0,1(t-0,03)})$$

На основании имеющихся для расчета данных получаем, что предельная теоретическая длина окуня Куйбышевского водохранилища, которую он может достичь, составляет 41,7 см, а масса тела – 1539,2 г.

Проведенные исследования показали, что окунь в Куйбышевском водохранилище увеличивается в размерах на протяжении всей жизни (рис.14). Наибольшая амплитуда колебаний длины и тенденция к более быстрому росту отмечена для возрастных групп рыб 1 – 3 года.

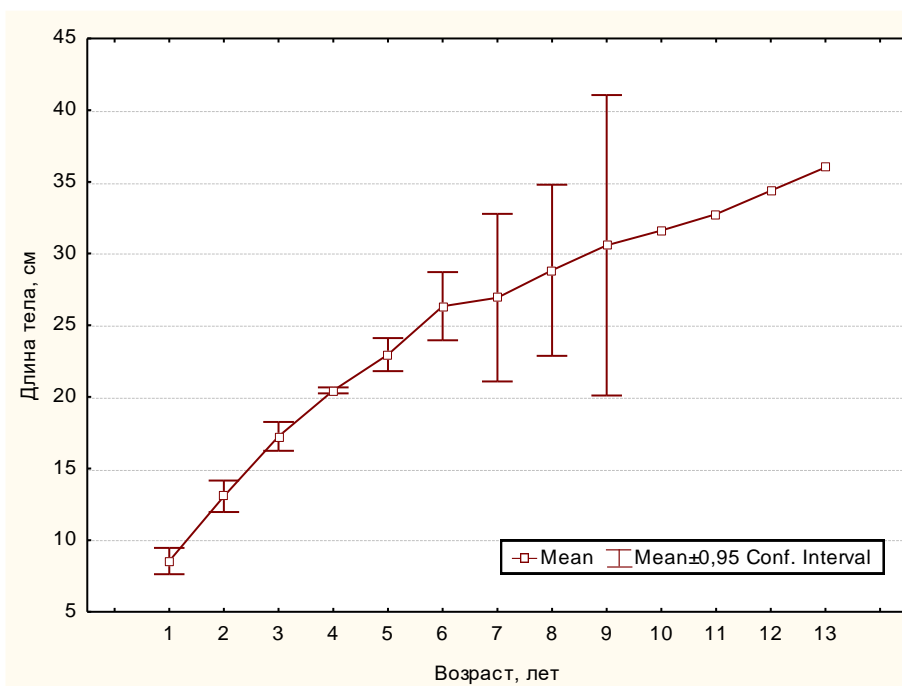


Рис. 14 Рост длины тела окуня Куйбышевского водохранилища в зависимости от его возраста

В результате проведенных обратных расчислений за 2015-2020 гг., удалось выяснить, что окуни при достижении ими одного года имеют средний размер тела $8,54 \pm 0,28$ см, при варьировании длины у разных особей от 8,72 см до 9,21 см, в возрасте двух лет средняя длина рыб составляет $13,06 \pm 0,35$ см, при колебании показателя от 12,50 см до 13,96 см. Трехгодовики достигают средней длины тела в $17,24 \pm 0,32$ см (Lim: 16,73 - 18,03 см). Эти возрастные группы окуня отличаются наибольшими годовыми приростами, достигающими $8,54 \pm 0,28$ см у годовиков, $4,52 \pm 0,27$ у двухгодовиков и $4,18 \pm 0,04$ см у трехгодовиков. К 4 году жизни, рыбы увеличиваются в длине в среднем на $3,21 \pm 0,02$ см. В последующие годы жизни прирост составляет менее 2-х см в год.

Общепринятым считается, что до полового созревания у рыб преобладает линейный рост, после созревания – весовой (Никольский, 1965), что обеспечивает значительное увеличение плодовитости стада (Спановская и др., 1963). По всей видимости, в первые годы жизни в период массового созревания стада (3-4 года) у окуня Куйбышевского водохранилища преобладает репродуктивный рост над соматическим, вследствие чего темпы роста массы тела невысокие. В более старших возрастах, при определенных колебаниях,

приросты массы тела очевидны и достигают в среднем $109 \pm 17,13$ г/год (рис. 15, прил. №10).

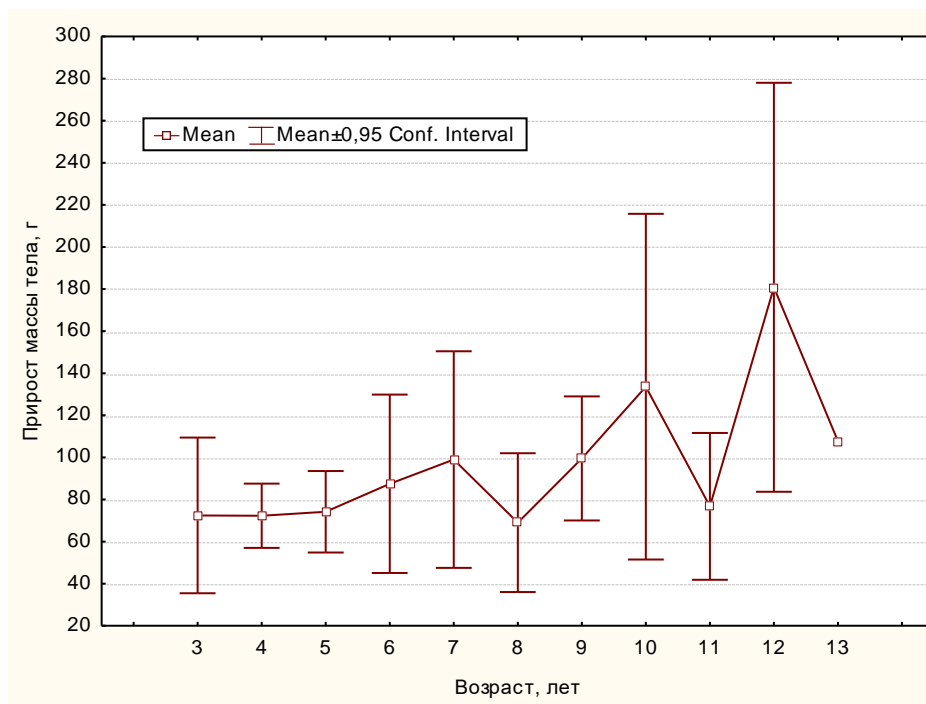


Рис. 15 Темп весового роста окуня Куйбышевского водохранилища в разных возрастных группах

В течение жизни окуня изменяется и удельная скорость роста (табл.18). Предельные значения удельной скорости роста у окуня выражены в 2-3 года. Падение данного показателя происходит после 3 лет, что, в первую очередь, связано с массовым половым созреванием стада.

Таблица 18 - Величины удельной скорости роста в зависимости от возраста окуня Куйбышевского водохранилища

Показатель	Возраст, лет											
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Удельная скорость роста	0,97	0,37	0,16	0,12	0,08	0,06	0,05	0,05	0,06	0,06	0,07	0,07

Согласно нашим исследованиям, на первом году жизни окуня достоверные отличия в линейном росте самок и самцов не зафиксированы (рис.16), самки имеют длину тела 8,7 см, самцы - 8,5 см (Тележникова и др., 2021). В последующие годы жизни (второй, третий и четвертый годы) размеры самок и самцов уже достоверно отличаются (сравнение средних проводили по критерию Стьюдента при $p \geq 0,05$). С пяти лет средние размеры особей обоих полов вновь

достоверно не отличаются, но в дальнейшем мы видим увеличение размеров самок по сравнению с самцами. Согласно литературным данным (Никольский, 1965), быстрый линейный рост до достижения половой зрелости ускоряет темп воспроизводства популяции рыб. В наблюдениях В.М. Чиковой (1973) отмечено, что самцы окуня характеризуются более коротким жизненным циклом и редко доживают до 8-летнего возраста, что демонстрируют и результаты наших исследований (рис.16).

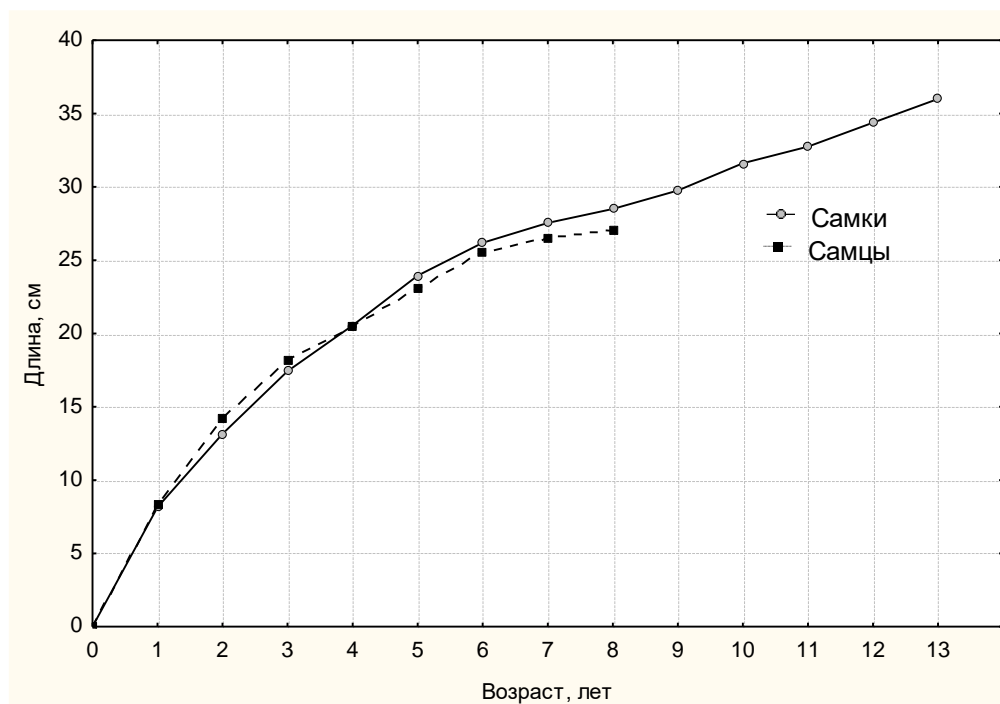


Рис.16 Темпы линейного роста самок и самцов речного окуня в Куйбышевском водохранилище (Тележникова и др., 2021)

Далее рассмотрим показатели роста окуня на разных участках Куйбышевского водохранилища. Сравнение средней длины рыб смежных возрастных классов проводили по критерию Тьюки (рис.17) и получили достоверные отличия в темпах роста на первом году жизни окуня между выборкой, полученной в средней части Волжского плёса и выборками из рыб с остальных участков исследования (F =от 3,78 до 4,50 при $p < 0,05$). В средней части Волжского плёса отмечается наиболее медленный темп роста молоди. Так годовики окуня в средней части Волжского плёса имеют среднюю длину 7,8 см, в Мешинском заливе Волжско-Камского плёса – 8,7 см, в открытой части Волжско-Камского плёса – 8,9 см и в Тетюшском плёсе – 9,1 см.

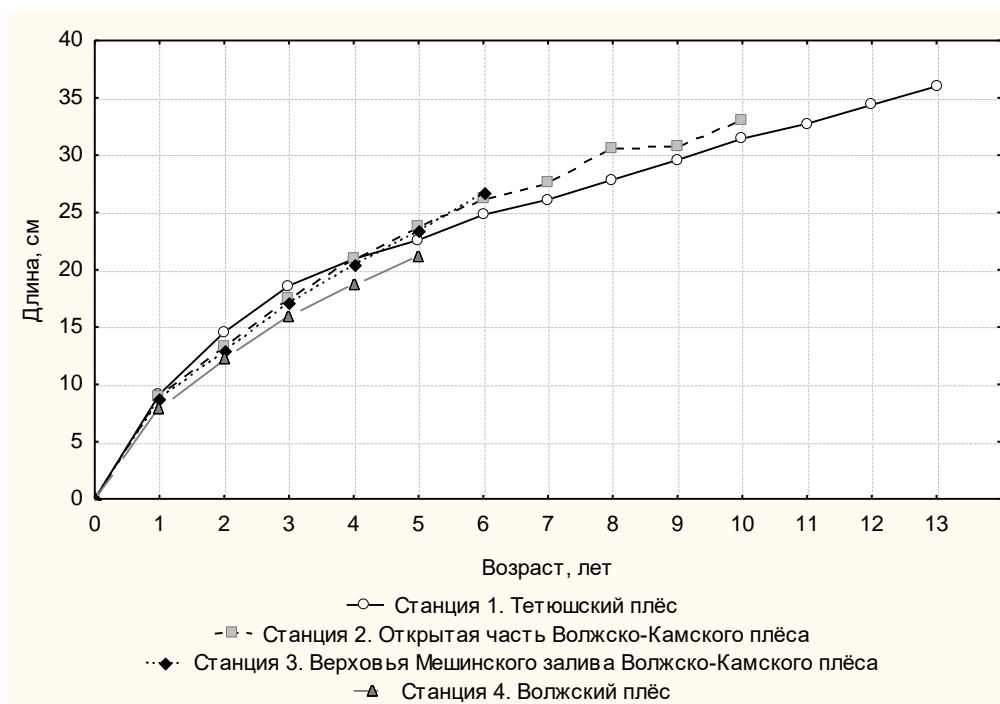


Рис. 17 Рост окуня в разных участках Куйбышевского водохранилища (Тележникова и др., 2021)

У рыб с двух до четырех лет включительно были отмечены достоверные отличия в темпах роста на всех четырех участках исследования (F =от 2,61 до 6,93 при $p<0,05$), очевидно, что с этого возраста на линейный рост окуня начинают влиять другие факторы. Так, средняя длина рыб на третьем году жизни в средней части Волжского плёса составляет 16,1 см, в Мешинском заливе – 17,0 см, в открытой части Волжско-Камского плёса – 17,5 см и в Тетюшском плёсе 18,6 см.

Именно в этом возрасте окунь в Куйбышевском водохранилище переходит в основном на питание рыбной пищей (Тележникова и др., 2019), при этом некоторые группировки окуня Куйбышевского водохранилища рыбой питаются в меньшей степени, а в большей степени более доступными беспозвоночными (Тележникова и др., 2019), вследствие чего и начинают проявляться различия в линейном росте.

На пятом году жизни окуня темпы линейного роста достоверно отличаются в следующих выборках: из средней части Волжского плёса и Мешинского залива от выборок из Тетюшского плёса (F = от 2,19 до 2,62 при $p<0,05$) и из открытой части Волжско-Камского плёса (F =от 3,19 до 3,59 при

$p < 0,05$). К тому же, сравнение дисперсий выборок рыб в возрасте пяти лет (и старше) окуней из Волжского плёса и Мешинского залива критерием Фишера не показывает их различий. Средняя длина, при достижении окунем 5-ти лет, варьирует от 21,5 см до 23,8 см.

Как отмечает Ю.Ю. Дгебуадзе (2001), для окуня существует определенная групповая изменчивость роста в географическом аспекте. Темпы роста максимальны у рыб из водоемов высоких широт, но абсолютные приросты тела показывают обратное – популяции окуня из северных водоемов значительно отстают по абсолютным значениям от сородичей из более южных водоемов.

В таблице 19 (табл.19) приведено сопоставление наших данных по росту окуня с данными других авторов.

Таблица 19 - Линейный рост окуня в разных водоемах

Водоем	Возраст, лет					
	1	2	3	4	5	6
Рыбинское водохранилище «крупная раса» (Световидова, 1960)	6,20	11,50	16,20	20,40	23,30	25,80
Рыбинское водохранилище «мелкая раса» (Световидова, 1960)	4,70	8,00	10,80	13,00	15,20	17,00
р. Обь (Блохин и др., 2015)	-	13,7	18,7	20,6	21,6	23,7
дельта р. Дон (Волкова, 2017)	14,1	18,4	20,1	22,1	23,3	-
Куйбышевское водохранилище, Приплотинный плёс (Чикова, 1973)	7,52	11,30	14,42	17,06	19,34	21,24
Куйбышевское водохранилище, Ульяновский плёс (Семенов, 2004)	7,00	10,00	13,00	16,00	18,00	20,00
Куйбышевское водохранилище (наши данные)	8,45	13,09	17,28	20,48	23,03	25,29

Рост окуня в современных условиях Куйбышевского водохранилища в целом сопоставим с темпами линейного роста «крупной расы» из Рыбинского водохранилища, но уступает в росте рыбам из южных регионов (дельта Дона). В начале двухтысячных годов темп роста окуня в Куйбышевском водохранилище понизился по сравнению с данным показателем, наблюдаемым в 70-е годы (Семенов, 2004). Но в настоящее время темп роста характеризуется достаточно высокими показателями и обходит таковые, наблюдаемые в прежние годы.

Таким образом, проведенные исследования на четырех участках Куйбышевского водохранилища показывают, что линейный рост окуня обладает высокими темпами и характеризуется наибольшими абсолютными значениями приростов длины тела за историю существования водохранилища. При этом максимальная предельная длина окуня может достигать 41,7 см, что вполне вероятно, так как самый крупный окунь из наших уловов достигал длины 41,0 см (Тележникова и др., 2019). Отмечены половые различия в линейном росте, не обнаруженные ранее. Наблюдается более быстрый темп роста самцов окуня по сравнению с самками с двух до четырех лет включительно, с пяти лет средние размеры особей обоих полов выравниваются.

4.5 Естественное воспроизводство

Если говорить о росте численности популяции рыб, то помимо внешних факторов, стоит обратить внимание на сам процесс размножения. Изучение воспроизводительной способности вида позволяет судить о состоянии его популяции и прогнозировать его численность (Никольский, 1974; Дементьева, 1976; Северов, 2012).

Соотношение полов. Соотношение самок и самцов в популяции демонстрирует ее половую структуру (Шибяев, 2014). Общепринятым является, что оптимальное разделение самок и самцов рыб соответствует пропорции один к одному. Такие пропорции принято считать эталонными для получения сбалансированного генетического многообразия будущих поколений рыб (Kalmius et al, 1960; Тележникова и др., 2019).

По литературным данным (Кизина, Макарова, 1993), у окуня в Волжско-Каспийском регионе, в уловах в целом отмечается значительное преобладание самок. В Кубенском озере (Вологодская обл.) в половой структуре окуня преобладают самки (60%) (Тропин, Сажин, 2009). Д.Ю. Семенов (2004) отмечает, что у окуня Куйбышевского водохранилища в старших возрастных классах соотношение полов меняется в сторону увеличения количества самок и к шести годовалому возрасту их доля достигает 45%.

Половая структура уловов окуня в годы нашего исследования (2012-2020 гг.) также характеризуется доминированием самок (табл. 20), соотношение которых в среднем составляет 1,35/0,65 (♀♀/♂♂). Если анализировать такие данные с позиции результативности пополнения потомства, то большее количество особей рыб женского пола дает возможность существенно повысить показатели продуктивности по количеству отложенной ими икре (Тележникова и др., 2019).

Таблица 20 - Половое соотношение самок и самцов окуня по результатам уловов 2012-2020 гг.

Год	Кол-во самок	Кол-во самцов	Соотношение полов (самки/самцы)
2012	146	84	1,3 / 0,7
2013	55	28	1,3 / 0,7
2014	63	36	1,3 / 0,7
2015	221	109	1,3 / 0,7
2016	128	79	1,2 / 0,8
2017	44	25	1,3 / 0,7
2018	139	45	1,5 / 0,5
2019	247	77	1,5 / 0,5
2020	461	207	1,4 / 0,6
Среднее:	167,1	76,6	1,35 / 0,65

Максимальный возраст самцов окуня, встреченных в уловах в годы исследования, составляет 9 лет, самок – 13 лет (рис. 18).

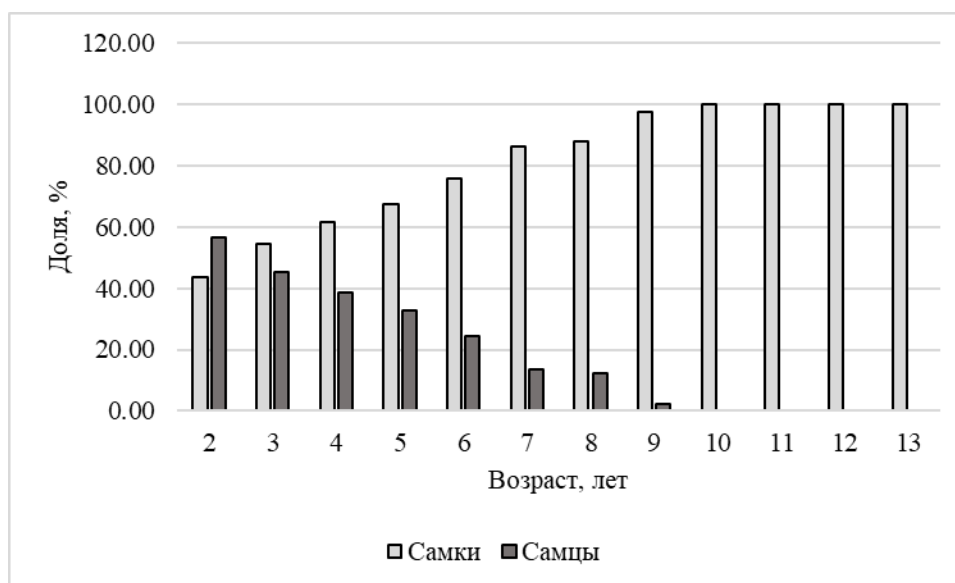


Рис. 18 Соотношение полов в нерестовой части популяции окуня по возрастам (сборы 2012-2020 гг. в низовьях Мешинского залива)

Доминирование самцов наблюдается лишь в 2-х летнем возрасте, составляя 56,5%. Начиная с 3-х лет, среди пойманных особей окуня преобладают самки, составляющие 54,5% в 3 года и достигающие 100% к 10 годам. Полученное соотношение полов окуня наблюдается и у других видов семейства Percidae, что связано с более ранним созреванием самцов и их естественной смертностью (Алеев, 2005).

В Куйбышевском водохранилище Д.Ю. Семеновым (2004) отмечено, что соотношение полов окуня изменяется в зависимости от сезона – на нерестилищах в весенний период доминируют самки, в период нагула доля самок в скоплениях окуня снижается, но все же их численность превалирует.

Оценка половой структуры по сезонам года, проведенная нами по уловам из двух удаленных друг от друга участков водохранилища (Приплотинный плёс и Мешинский залив Куйбышевского водохранилища) выявила, что на обоих участках водохранилища во все сезоны года в уловах доминируют самки окуня (рис.19). При этом доля самок в уловах в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища варьирует от 63,6% (весной, на нерестилищах) до 75,7% (осенью, в нагульных скоплениях). Аналогичная ситуация наблюдается и в Приплотинном плёсе водохранилища, где процент самок среди пойманных рыб колеблется от 67,1% (весной) до 76,2% (осенью).

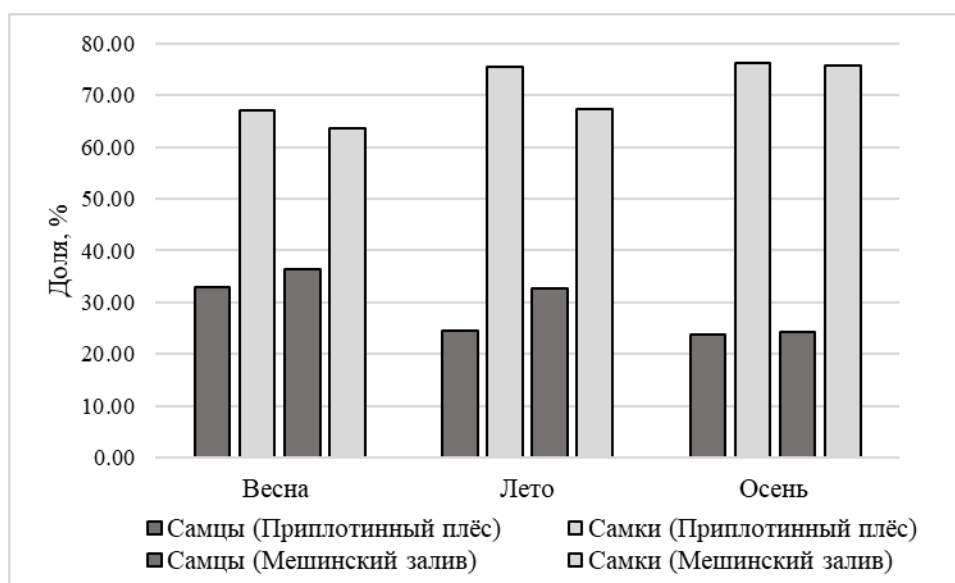


Рис. 19 Соотношение полов у окуня на различных участках Куйбышевского водохранилища в разные сезоны года (сборы 2012-2020 гг.)

Наибольшее количество самцов окуня облавливается в весенний период, в скоплениях рыб, подходящих к нерестилищам, составляя от 32,9 до 36,4%, что объясняется порционным выделением половых продуктов самцами окуня (Кошелев, 1984) и более длительным участием их в нересте (Биология Вилуйского водохранилища, 1979).

В целом сходная картина изменения половой структуры наблюдается и в изолированных группировках окуня, обнаруженная нами в верховьях заливов водохранилища. В верхней части Мешинского залива было отмечено, что в течение года в уловах численно также преобладали самки (рис. 20). При этом доля самцов к концу года постепенно снижалась и становилась минимальной осенью, достигая 23,2%, что не наблюдалось на открытых участках водохранилища (рис. 19).

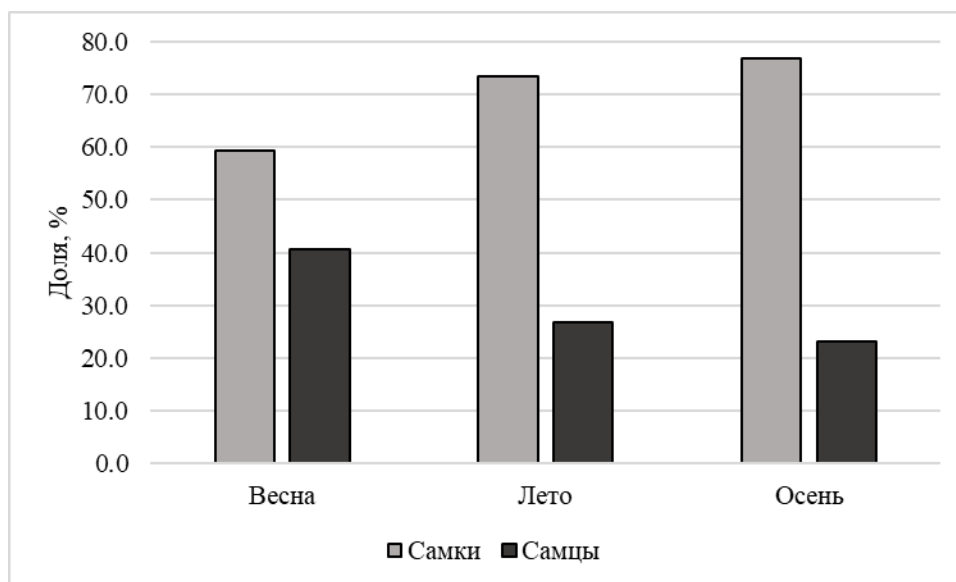


Рис. 20 Соотношение полов у окуня в верховьях Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в разные сезоны года (сборы 2018-2020 гг.)

Особенностью данной группы рыб также является более короткая продолжительность жизни в сравнении с окунями из открытых плесов водохранилища. Максимальный возраст самцов здесь не превышает шести годовалого возраста, а самые взрослые самки имели возраст 8 лет (рис. 21). Преобладание самцов в уловах отмечается здесь также только в первый год их созревания (1+) и постепенно снижается с увеличением возраста.

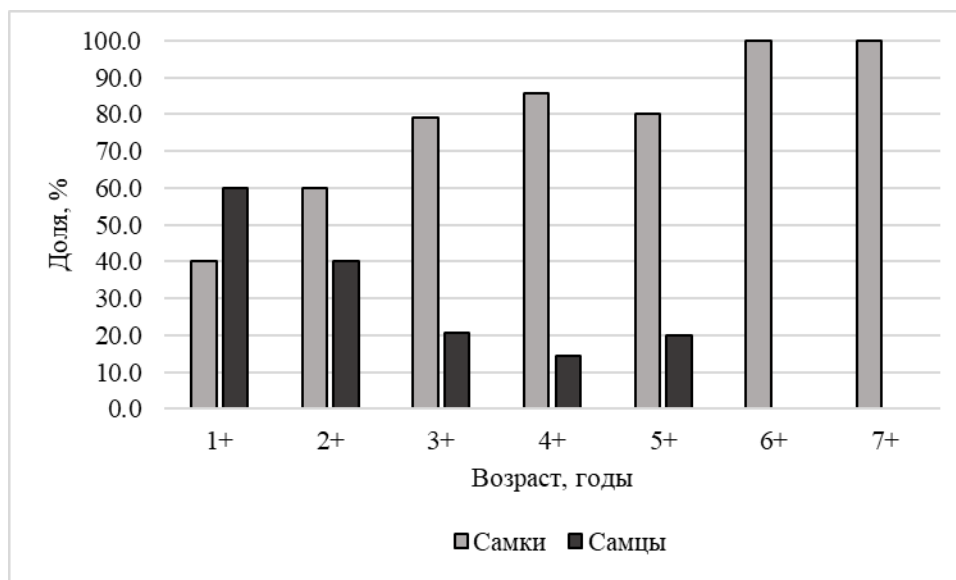


Рис. 21 Соотношение полов в группировке окуня в верховьях Мешинского залива Куйбышевского водохранилища по возрастам (сборы 2018-2020 гг.)

В целом весьма сходная половая структура наблюдается и у окуня из Сидельниковского затона (рис. 22), также относительно изолированного от основной акватории Волжского плеса Куйбышевского водохранилища. Здесь также самцы окуня достигают пяти годовалого возраста, а максимальный возраст самок составляет 8+. Как и в Мешинском заливе численность самцов выше самок только в возрасте одного года, в год их массового созревания.

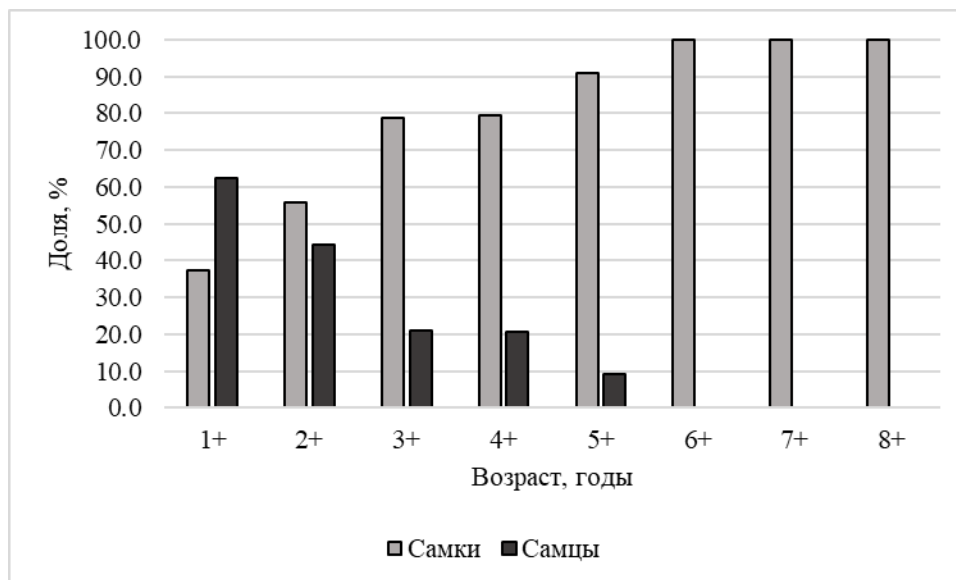


Рис. 22 Соотношение полов в группировке окуня в Сидельниковском затоне Куйбышевского водохранилища по возрастам (сборы 2015, 2016, 2019 гг.)

Половое созревание. Половозрелость у самок и самцов окуня происходит несинхронно и зависит от географического расположения водоема: чем севернее

расположен водоем, тем в более старшем возрасте созревают рыбы (Атлас..., 2003). Половое созревание самок окуня в южных водоемах начинается на третьем-четвертом году жизни, в северных - в четыре-пять лет, самцов - всегда на год раньше (Макарова, Шатуновский, 1993). Но прежде всего процессы наступления половой зрелости зависят от достижения рыбами определенных размеров, но не возраста (Никольский, 1974).

В юго-западной части Ботнического залива (Балтийское море) самцы окуня с развивающимися семенниками часто встречались в осенних сборах уже в возрасте 0+, при минимальной длине 55 мм, при этом 18% рыб начинали созревать в возрасте около 3 месяцев. Но созревающих самок в этом возрасте не отмечалось (Sandstrom et al, 1995). Самыми молодыми половозрелыми самками, были рыбы в возрасте 1+. В сентябрьских пробах 49% самок в возрасте 1+ были созревшими (Sandstrom et al, 1995).

До зарегулирования Волги самцы окуня созревали в 2-3 года, а самки в 3-6 лет (Лукин, 1949). В.М. Чиковой (1966) установлено, что в условиях Куйбышевского водохранилища, в Черемшанском и Сусканском заливах, небольшая часть особей окуня становится половозрелой в возрасте двух лет (1+), а основная масса самцов созревает в возрасте трех лет (2+), самок – четырех лет (3+). Впоследствии это подтвердилось и в 70-е гг. для окуня из верхних участков водохранилища. Отмечено, что в Свияжском заливе все самцы окуня в уловах уже в двухлетнем возрасте были зрелые, самки – в трехлетнем (Экологические особенности..., 1986).

Изучение полового созревания окуня в центральной части Куйбышевского водохранилища Д.Ю. Семеновым показало, что самки окуня становятся половозрелыми с 4-6 лет, а первый нерест осуществляется при длине тела - 16,0 см. Тогда как самцы созревают в 2-3 года при длине тела 10,2 см (Семенов, 2004). Автор считает, что увеличение возраста полового созревания у самок связано с приспособительным ответом популяции окуня на ухудшение условий обитания в водохранилище, с чем мы не можем согласиться. Как показывают исследования (Лукин, 1949; Шашуловский, Мосияш, 2010; Криксунов, 1991 и

др.) при ухудшении условий обитания возраст полового созревания рыб, как правило, сокращается, для более быстрого пополнения стада и поддержания его численности на исходном уровне.

Наши исследования полового созревания окуня в Куйбышевском водохранилище за последние 10 лет, показали, что массовое созревание окуня, как самок, так и самцов наблюдается в двухлетнем возрасте (1+), когда уже созревают 70,9% самцов и 64,3% самок. В трехлетнем возрасте (2+) процент половозрелых особей увеличивается (у самцов – 82,6%, у самок – 76,0%). Четырехлетние (3+) неполовозрелые особи окуня встречаются единично (до 1,7%). На пятом году жизни (4+) незрелые особи обоих полов в уловах не отмечаются (рис. 23).

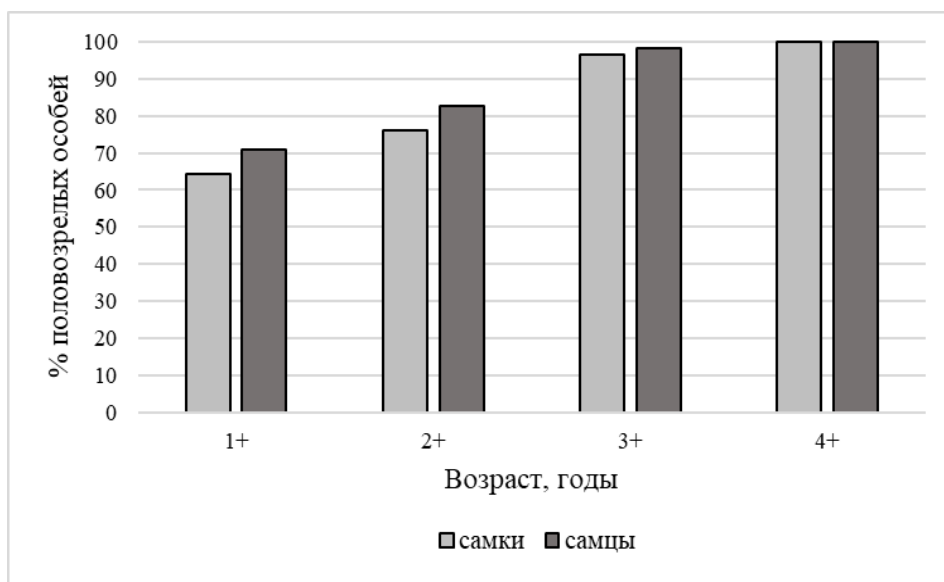


Рис. 23 Показатели полового созревания окуня в Куйбышевском водохранилище (по результатам уловов 2012-2020 гг.)

Огиба созревания окуня (без разделения по полу) относительно размеров его тела построена на предположении о логистической зависимости с помощью обобщённой линейной модели, реализованной в пакете FSA ver. 0.8.24 (Ogle et al., 2018; Петухова, 2020) и представлена на рисунке (рис. 24).

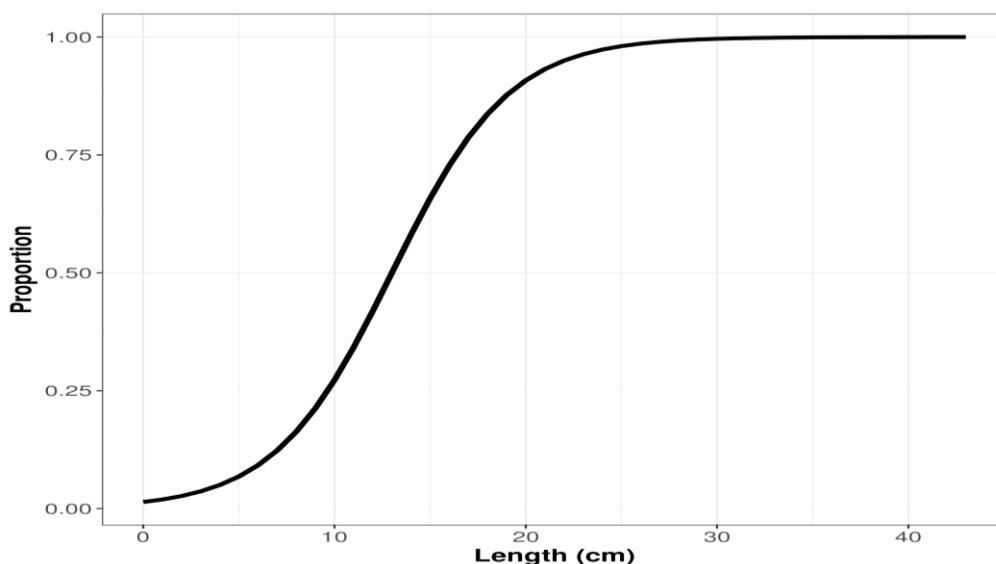


Рис.24 Огиба созревания окуня Куйбышевского водохранилища по результатам уловов 2012-2020 гг.

Согласно полученным данным (рис.24), 50% самок и самцов окуня достигают половой зрелости при достижении длины тела 12,7 см. При длине тела в 21,5 см наблюдается 95% особей окуня обоих полов с развитыми гонадами.

Таким образом, темп полового созревания у окуня Куйбышевского водохранилища на современном этапе развития водоема в целом соответствует наблюдаемому и в первые годы после создания водохранилища. Столь раннее созревание окуня в целом является специфичным для вида и обеспечивает ему высокие воспроизводительные возможности, особенно в период с неблагоприятными условиями для размножения.

Особенно заметно это проявилось при улучшении условий его обитания, так как после образования Куйбышевского водохранилища увеличились сроки нагульного периода и численность доступного для него корма, и как следствие – ускорился линейный рост и сократились сроки созревания (особенно массового) по сравнению с наблюдаемыми в речных условиях Волги.

Нерест. Данный процесс для окуня Куйбышевского водохранилища был более чем подробно изложен. Нерест окуня характеризуется единовременной откладкой икры, в основном на нерестилищах, располагающихся в открытых участках водохранилища, но в многоводные годы производители используют

для нереста и прибрежные мелководья (Кузнецов, 1978). Начало нереста обычно фиксируется при температурах воды не ниже 6,0-8,0 °С, разгар отмечается при 6,5-15,0 °С, а заканчивается при 12,0-18,5 °С. Протекал нерест даже при падении уровня воды. Причем в 1969 и в 1974 годах зафиксированы двукратные периоды икрометания, перерывы между которыми происходили в связи с резким похолоданием.

Дата начала нереста зависит от гидрометеорологических условий и не связана с географическим положением участка водоема вследствие большой протяженности Куйбышевского водохранилища в меридиональном направлении (Кузнецов, 1978).

Окунь в Куйбышевском водохранилище в период размножения имеет комплекс приспособлений (ранний нерест, откладка икры лентой, нетребовательность к субстрату и т.д.), что позволяет поддерживать свою численность на высоком уровне (Экологические особенности..., 1986).

Нерест окуня изучался нами на весенних контрольно-наблюдательных пунктах Татарского филиала ФГБНУ «ВНИРО» в 2012 – 2020 гг. на двух участках водохранилища: Мешинский залив (Волжско-Камский плёс) и Сидельниковский затон (верхняя часть Волжского плёса), которые, в свою очередь, являются основными местами размножения рыб, обитающих в этих плёсах, по классификации Ю.М. Махотина (1973) и В.А. Кузнецова (1978) ход уровенного режима Куйбышевского водохранилища в годы исследования соответствовал следующим типам (табл. 21):

Таблица 21 – Типы уровенного режима Куйбышевского водохранилища в 2012-2020 гг. (Шакирова и др., 2021)

Тип	Год	Характеристика уровенного режима
I	2013, 2020	«Заполнение водоема в апреле – мае с превышением НПУ (53 мБС) и незначительная сработка уровня воды до самого ледостава»
II	2014, 2019	«В мае – попуск воды, приводящий к массовому обсыханию икры фитофильных видов, НПУ достигается в июне. Сработка уровня воды в водохранилище постепенная, и осенью вода стоит еще на высокой отметке»

Продолжение таблицы 21

Тип	Год	Характеристика уровня режима
III	2016	«Весна с низким уровнем половодья. В середине апреля – кратковременный подъем до НПУ. В мае – попуск, не компенсируемый подъемом. Сработка уровня воды значительна в течение всего года»
IV	2012, 2015, 2017, 2018	«Заполнение водоема до НПУ происходит в конце июня, после окончания нереста рыб. Осенью сработка уровня воды невелика»

Далее рассмотрим прохождение нереста окуня в некоторые годы.

Ход нереста в 2012 г. Размножение окуня в исследуемом году протекало при оптимальных условиях. Начало нереста зафиксировано 25 апреля. Кладка икры была найдена на затопленных кустах, на глубине около 1,5 м. В прибрежье, на мелководьях икра не фиксировалась, по всей видимости, производители окуня в благоприятных условиях выбирают более глубоководные места нереста. Массово самки окуня на V стадии зрелости гонад в уловах наблюдались с 28 по 30 апреля, а уже к 3-4 мая нерест завершился. В уловах ИКС-80 в дальнейшем нами неоднократно фиксировались поздние личинки окуня, что указывало на его размножение на глубинных нерестилищах и эффективность нереста в исследуемом году.

Ход нереста в 2013 г. 28 апреля в нижней части Мешинского залива стали отмечаться текущие самцы и самки окуня. Температура воды составляла 4,0 – 4,5 °С. К 7 мая практически все самки были уже с выметанными половыми продуктами. Массово нерест прошел 1 – 4 мая, при температурах воды от 5,5 до 10,0 °С. Последняя текущая самка в уловах отмечалась 9 мая. Икра в виде лент 6 – 7 мая в большом количестве попадалась в сети рыбаков. большей частью самки окуня откладывали икру на открытых нерестилищах, на затопленных корягах и поваленных деревьях вблизи островов. Резкая смена погодных условий в 2013 г повлияла на продолжительность размножения. Ленты икры нерестившегося в это время окуня отрывались с субстрата, расположенного даже на глубине 1-2 м, их прибивало к берегу и замывало песком, приводя к гибели эмбрионов.

Ход нереста в 2020 г. Атипичный нерест у окуня наблюдался в 2020 году. При наличии благоприятных условий его нерест растянулся с 18 апреля по 29 мая, причем даже на конец наблюдений около 30% производителей в уловах были с не выметанными половыми продуктами. В этот год акватория Куйбышевского водохранилища полностью очистилась ото льда весьма рано, в первой декаде апреля (10 апреля). К этому времени уровень воды в водоеме находился на отметке 51,6 абс.м БС, в конце апреля и начале мае уровень воды стал повышаться. Происходило синхронное повышение уровня и температуры воды. В этот период все потенциальные нерестилища были затоплены, но, несмотря на наличие благоприятных условий, нерест окуня растянулся, и последняя для этого года зафиксированная икра окуня была отложена на ставные сети 30 мая (рис. 25).



Рис. 25 Икра окуня на ставных сетях (30 мая 2020 г)

Таким образом, согласно нашим наблюдениям (Тележникова и др., 2019), интервал начальных нерестовых температур для окуня в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища находится в пределах от 4,0 до 8,0°C (табл.22), в Волжском плёсе (Сидельниковский затон) – от 8,0 до 9,0°C, окончание нереста

фиксируется при температуре воды от 10,0 до 18,0°C и от 12,0 до 16,0 °С, соответственно.

Таблица 22 - Сроки нереста окуня в Куйбышевском водохранилище по результатам наблюдений с 2012-2020 гг.

Годы наблюдений	Участок исследования	Начало нереста	Т воды, °С	Окончание нереста	Т воды, °С
2012	Мешинский залив Волжско-Камского плеса	25 апреля	6	4 мая	11
2013	Мешинский залив Волжско-Камского плеса	28 апреля	4	9 мая	10
2015	Сидельниковский затон Волжского плеса	5 мая	9	12 мая	12
2016	Мешинский залив Волжско-Камского плеса	23 апреля	6	10 мая	14
2016	Сидельниковский затон Волжского плеса	26 апреля	9	12 мая	14
2019	Мешинский залив Волжско-Камского плеса	28 апреля	6	13 мая	11
2019	Сидельниковский затон Волжского плеса	30 апреля	8	12 мая	16
2020	Мешинский залив Волжско-Камского плеса	18 апреля	8	29 мая	18

Нерест окуня в исследованные годы был однократным, средняя продолжительность которого составляла 14 дней, за исключением атипичного нерестового периода в 2020 г с продолжительностью в 42 дня.

В некоторых водных объектах, например, в Псковско-Чудском озере и озере Ильмень, у окуня отмечается короткая продолжительность нереста, продолжающаяся до 15 дней, и связывается с определенным антропогенным воздействием на эти водоемы (Пиху, Пиху, 1974; Ковалев, 1973).

Растянutosть нерестового периода у окуня отмечается и В.А. Кузнецовым (1978) для Свяжского залива Куйбышевского водохранилища. Это объясняется происходящим в популяции окуня процессом приспособления особей к размножению при более высоких температурах воды.

Нерестилища. Широкою экологическую пластичность проявляют популяции окуня в отношении субстратов для размножения. Так, С.Г. Крыжановский (1949) относил окуня к индифферентной экологической группе. По сведениям Н.И. Николаева (1956), в условиях Средней Волги, в районе

современных Ундоровского и Ульяновского плесов Куйбышевского водохранилища, ленты икры окуня обнаруживались на стеблях водных растений. По наблюдениям В.А. Кузнецова (1970) в Свяжском заливе Куйбышевского водохранилища окунь нерестился на полях (обводненной пойме), в местах с затопленным кустарником, реже – в прибрежье. В условиях Ундоровского и Ульяновского плесов Куйбышевского водохранилища обнаружено, что окунь выметывает икру в толщу воды (Семенов, 2004). В условиях Усть-Илимского водохранилища (р. Ангара), где активно осуществляется лесосплав, водолазные исследования показали, что кладки окуня начинают встречаться с глубин 0,5 м на затопленных деревьях и растительности (в основном элодеи канадской *Elodea canadensis*), а в большей степени икра откладывается на глубинах более 0,5 м – 1,5 м и встречается вплоть до глубин 2,8 м (Крупчинский и др., 2014).

В годы наших наблюдений с 2012 по 2020 гг. основная часть производителей окуня откладывали икру на глубине более 1 м. Основные кладки окуневой икры нами фиксировались на затопленных корягах и поваленных деревьях вблизи островов, в меньшей степени на стеблях прошлогоднего тростника. Ленты окуневой икры также фиксировались на выставленных искусственных нерестилищах и на ставных сетях.

Таким образом, на современном этапе развития экосистемы Куйбышевского водохранилища в популяции окуня не произошло существенных изменений в экологии его размножения. Имеющиеся приспособления для откладки икры в неблагоприятных условиях уровня режима в весенний период в условиях Куйбышевского водохранилища позволяют ему поддерживать свою численность на относительно высоком уровне, а на локальных участках и доминировать, вследствие отсутствия благоприятных условий для размножения у других видов рыб фитофильной группы.

Показатели плодовитости свидетельствуют о воспроизводительном потенциале рыб в рамках конкретных водных объектов (Поляков, 1975, Никольский, 1974) и зависят от размера и возраста самок (Атлас..., 2003).

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП). Исследования Д.Ю. Семенова (2004), проведенные в центральной части Куйбышевского водохранилища, показали, что индивидуальная абсолютная плодовитость у окуня в 2002 году составила $37,74 \pm 7,22$ тыс. икр., в 2003 году – $49,73 \pm 8,70$ тыс. икр., в 2004 году – $39,02 \pm 2,58$ тыс. икр.

За пятилетний период наших наблюдений индивидуальная абсолютная плодовитость окуня Куйбышевского водохранилища изменялась в небольших пределах.

Согласно нашим материалам (прил.11), «в Куйбышевском водохранилище индивидуальная абсолютная плодовитость у окуня в годы наблюдений варьировала от 7,725 тыс. икринок у самых мелких самок, весом 73 г, до 370,305 тыс. икринок у крупных особей, весом 1529 г, при средних значениях $46,726 \pm 3,472$ тыс. икринок (при средней массе тела $367,6 \pm 19,9$ г)» (Тележникова и др., 2019).

В Рыбинском водохранилище аналогичные (минимальные и максимальные) показатели плодовитости для окуня составляли 9,575 тыс. шт. у самки массой 55 г в возрасте 3+, а максимальные - у самки в возрасте 8+ и массой 412 г – $96,867$ тыс.шт. (Володин, 1979).

В Мешинском заливе в 2012 году значения ИАП составили $57415,89 \pm 4501,53$ шт. икр., при варьировании от 25984 до 113953 шт. икр. (n-27). В 2016 году показатель незначительно понизился, составив в среднем $53105,68 \pm 9205,39$ шт. икр., с колебаниями от 19975 до 370305 шт. икр. (n-39). Наиболее низкие значения ИАП наблюдались в 2019 году и составили $40670,25 \pm 10317,90$ шт. икр. (от 8624 до 142945 шт. икр. (n-16)). В 2020 г средние показатели ИАП составили $38385,88 \pm 2788,99$ шт. икр., при колебании от 9036 до 134352 шт. икр. (n-69).

Сравнение показателей ИАП окуня с помощью критерия Шеффе при 5% уровне значимости выявил достоверные различия таковых в 2012 и 2020 гг. Разница между максимальным (2012 г) и минимальным средним значением ИАП (2020 г) составила 19 тыс. шт., что подтверждает данные выводы. ИАП

остальных лет между собой достоверно не отличаются. То есть можно отметить, что показатели ИАП самок окуня по годам колеблются незначительно, что говорит о стабильном состоянии стада и условиях нагула.

На другом исследованном участке Куйбышевского водохранилища – в верховьях Волжского плеса в Сидельниковском затоне в 2015 г, 2016 г и 2019 г выявлено, что показатели ИАП несколько отличаются от данных полученных в Мешинском заливе. Средние показатели ИАП за 2015, 2016 и 2019 гг. колебались от 15018,67 шт. до 45863,00 шт., но по критерию Стьюдента (при $p \leq 0,05$) достоверно от показателей ИАП в Мешинском заливе не отличались. Чтобы на сравниваемые показатели не влияли внешние факторы среды года, были проведены сравнения ИАП самок Мешинского залива и верховий Волжского плеса по критерию Стьюдента (при $p \leq 0,05$) в 2016 г. Результаты сравнения показали, что в один и тот же год показатели ИАП на разных участках Куйбышевского водохранилища не отличаются ($t = 0,67$, $p = 0,51$).

Других закономерностей в изменении показателей ИАП окуня из разных плёсов не прослеживается.

Таким образом, исследования выявили, что показатели ИАП окуня из различных участков водохранилища близки, что говорит о сходстве условий обитания для популяции.

Показатели ИАП имеют прямую зависимость от размера, массы и возраста рыб (Северов, 2012). Таблица 23 (табл. 23) демонстрирует корреляционную взаимосвязь между индивидуальной абсолютной плодовитостью самок окуня Мешинского залива с биологическими показателями рыб (достоверно при $p \leq 0,05$) (табл. 23).

Таблица 23 - Зависимость ИАП от биологических показателей самок окуня

Годы	Длина тела	Масса тела	Возраст	Диаметр икринки	Масса икринки
2012	0,8	0,88	0,45	-0,23	-0,10
2016	0,84	0,94	0,8	-0,29	-0,05
2019	0,96	0,99	0,87	-0,63	-0,20
2020	0,87	0,9	0,84	-0,51	-0,38

Примечание: жирным шрифтом выделена достоверная связь

Анализ результатов исследований зависимостей между ИАП и биологическими показателями самок показывает, что максимальную достоверную связь ИАП во все годы наблюдений имеет с массой тела рыбы, более низкую, но также достоверную с длиной тела. Теснота связи в зависимости от возраста и ИАП характеризуется от умеренной связи в 2012 г до высокой - в остальные годы. Связь этих показателей также достоверна во все годы. Отсутствует какая-либо достоверная связь между показателями ИАП и массой одной икринки, кроме 2020 г, где отмечена достоверная умеренная обратная связь, т.е. при увеличении ИАП масса икринки уменьшается. Аналогичная связь (отрицательная, но более сильная – заметная) в исследуемый год и в 2019 г отмечена между ИАП и диаметром икринки, также при увеличении плодовитости диаметр икринки уменьшался. В 2012 и 2016 гг. достоверные показатели связи между этими параметрами уже не отмечены. Д.Ю. Семенов (2004) также отмечал, что с увеличением ИАП размеры икринок снижались.

Оценка связей индивидуальной абсолютной плодовитости у самок окуня с их основными биологическими показателями показывает закономерное возрастание ИАП с увеличением массы тела рыбы ($r = 0,92$), длины тела ($r = 0,86$) и возраста ($r = 0,78$).

Описать закономерность возрастания ИАП от возраста эффективнее всего линейным уравнением, вследствие высоких показателей детерминации данного уравнения ($r^2 = 0,71$) (рис. 26).

Линейное уравнение зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от возраста рыб имеет следующий вид:

$$\text{ИАП} = -32915,3428 + 12946,8017t \quad (r^2 = 0,71; r = 0,84), \text{ где}$$

ИАП - индивидуальная абсолютная плодовитость, шт.,

t – возраст рыбы, лет.

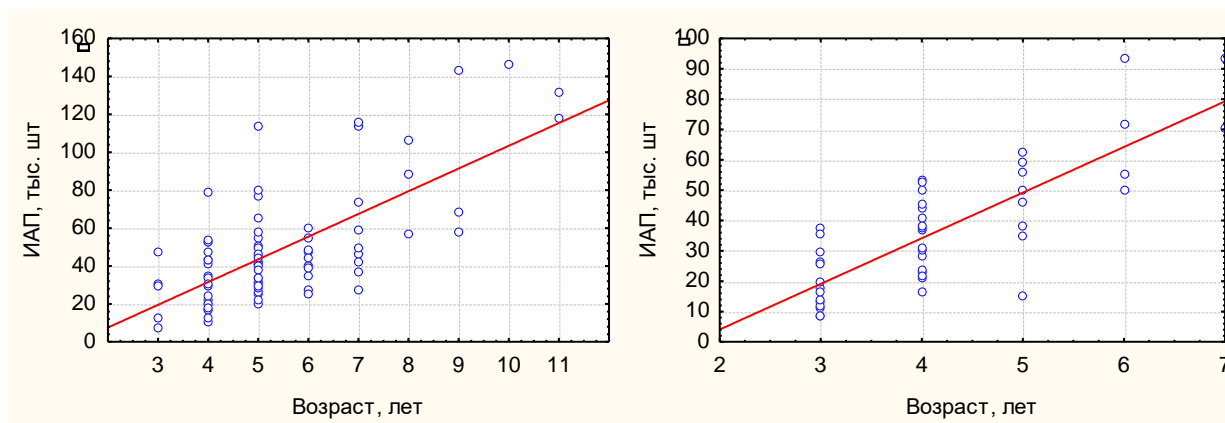


Рис. 26 Зависимость ИАП от возраста окуня (слева для Волжско-Камского плёса, справа – для Волжского плёса)

Связь ИАП с массой тела также находится в прямой зависимости и описывается линейной функцией:

$$\text{ИАП} = -4036,85 + 113,3683W \quad (r^2 = 0,81; r = 0,90), \text{ где}$$

ИАП - индивидуальная абсолютная плодовитость, шт.,

W – масса тела рыбы, г.

Зависимость увеличения длины тела и индивидуальной абсолютной плодовитости самок окуня не линейна, и ее можно описать экспоненциальной функцией вида:

$$\text{ИАП} = 1265,3138 \exp^{0,1332L} \quad (r = 0,86), \text{ где}$$

ИАП - индивидуальная абсолютная плодовитость, шт.,

L – длина тела рыбы, см.

С возрастом значения ИАП окуня закономерно увеличиваются (рис. 26). Наименьшими средними показателями ИАП – 5925,1 шт. икр. обладают впервые созревающие 3-х годовалые самки, что обусловлено, в первую очередь, небольшими размерами яичников молодых рыб (Северов, 2012). Наибольшие средние показатели ИАП - 109499,475 шт. икр. имеют самые взрослые самки, в данном случае в возрасте 11 лет.

Аналогичные изменения в показателях ИАП происходят и с увеличением длины и массы тела самок окуня.

Материалы исследований показателей ИАП окуня в Куйбышевском водохранилище практически отсутствуют, вследствие этого провести

историческое хронометрическое сравнение изменения данного показателя практически невозможно. Первыми данными, характеризующими показатели ИАП окуня, являются сведения А.В. Лукина (1949) полученные в р. Волга, в зоне затопления Куйбышевского водохранилища (табл. 24). В дальнейшем сведения по плодовитости окуня имеются только в работах Д.Ю. Семенова (2004).

Таблица 24 - Показатели ИАП в различных водоемах в зависимости от длины тела самок (тыс.шт.)

Водоем, автор	Длина, см				
	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35
Средняя Волга (Лукин, 1949)	12,0	15,7	23,8	65,6	100,5
Дельта Волги (Попова, 1965)	3,1	11,7	24,0	37,2	-
р. Неман (Жуков, 1958)	-	8,3	12,0	24,5	89,0
Рыбинское вдхр. (Володин, 1979)	-	22,4	36,9	63,6	-
Куйбышевское вдхр. (Семенов, 2004)	-	14,3	37,0	57,8	105,1
Куйбышевское вдхр. (наши данные)	-	13,4	26,0	50,7	98,8

Рассматривая эти данные, можно отметить, что показатели ИАП самок окуня, как в речных условиях Средней Волги, так и в Куйбышевском водохранилище близки. Заметные изменения в величине ИАП после создания водохранилища не произошли. Близкие по величине показатели ИАП отмечаются и у самок окуня из южных частей Волги – в ее дельте (табл. 24), а в речных условиях р. Неман, видимо вследствие экологических факторов (узкая пойма, климат, условия нагула и т.д.) его плодовитость характеризуется более низкими показателями. У окуня оз. Воже (Вологодская область) значения ИАП изменяются в пределах от 4,822 до 93,555 тыс. шт. (Тропин, 2020). Таким образом, можно отметить, что максимальные показатели ИАП окуня в ареале на территории Европейской части России находятся в пределах 100 тыс.шт.

Относительная плодовитость (ОП). Рост массы рыбы и продуцирование икры идут за счет энергетических веществ, поступающих извне. Часть энергетических веществ тратится на процессы роста, другая – на процессы

размножения. Показатель относительной плодовитости рыб (число икринок, приходящееся на единицу общего веса) показывает, как велики энергетические траты рыб, связанные с формированием половых продуктов (Спановская, 1976).

Относительная плодовитость у большинства видов рыб увеличивается по мере роста их тела, за счет уменьшения диаметра икры (Иванков, 1985). У старшевозрастных особей рыб функция половых желез со временем затухает и выработка яйцеклеток значительно снижается (Анохина, 1969; House, Wells, 1973; Никольский, 1974; Володин, 1982; Северов, 2012).

Относительная плодовитость окуня Куйбышевского водохранилища колеблется у отдельных производителей от 48,80 до 242,20 и в среднем составляет $124,44 \pm 3,10$ икр./г веса рыбы (прил.9). Динамика относительной плодовитости окуня в зависимости от его возраста отображена на рисунке 27 (рис. 27).

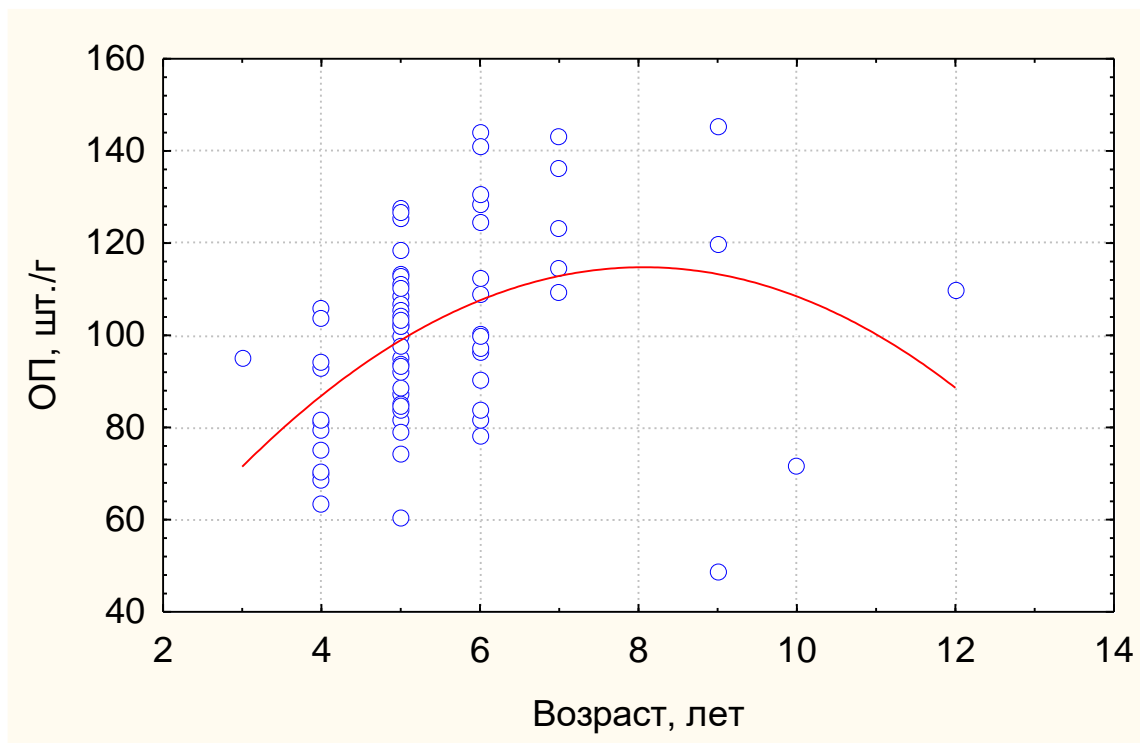


Рис. 27 Динамика показателей ОП в зависимости от возраста самок окуня (икр./г)

Аппроксимация зависимости показателей ОП от возраста самок окуня хорошо описывается параболой второго порядка уравнением вида:

$$\text{ОП} = 5,0668 + 27,2116t - 1,6873t^2$$

ОП - относительная плодовитость, шт.,

t – возраст рыбы, лет.

Парабола, изображенная на рисунке 27 и расчетные параметры уравнения, показывают, что до 8-летнего возраста наблюдается рост показателей ОП. В этом возрасте у самок окуня отмечаются максимальные показатели ОП, равные 114,77 шт./г массы тела. С девятого года жизни начинает прослеживаться уменьшение средних показателей относительной плодовитости, что говорит о затухании репродуктивной функции самок. Аналогичные изменения в показателях ОП отмечал и В.М. Володин (1979) для окуня из Рыбинского водохранилища, но снижение показателей этого вида плодовитости он отмечал у самок после 9-летнего возраста.

Подтверждение этому имеется в расчетах корреляционных отношений показателей ОП и биологических показателей самок окуня (табл. 25).

Таблица 25 - Корреляционные зависимости ОП самок окуня Куйбышевского водохранилища от их биологических показателей ($p \leq 0,05$)

Длина тела	Масса тела	Возраст	Диаметр икринки	Масса икринки
0,29	0,25	0,27	-0,57	-0,44

Примечание: жирным шрифтом выделена достоверная связь

С возрастом, длиной и массой тела показатели ОП имеют слабую положительную достоверную связь. С размерами и массой икры имеется достоверная умеренная и заметная отрицательная связь, что говорит о снижении размеров и массы икринок при увеличении показателей ОП.

Диаметр, масса икринок. Размерно-массовые показатели икры являются значимыми факторами при изучении плодовитости рыб (Иванков, 1985).

Для самок окуня Рыбинского водохранилища В.М. Володин (1979) указывает колебания диаметра икринки от 0,8 до 1,4 мм, массы икринки – от 0,7 до 1,5 мг.

Выявлено, что диаметр икры окуня из двух исследованных участков Куйбышевского водохранилища сравнительно мало изменяется, находясь в пределах 0,85 – 1,70 мм, составляя в среднем $1,22 \pm 0,016$ мм. Масса икринок колеблется от 0,9 до 2,2 мг, среднее значение этого показателя составило

1,14±0,024 мг. Вариация размеров икринок составила $CV = 11,9\%$, коэффициент вариации массы икринок составил $CV = 17,5\%$.

Между показателями «диаметр – масса икринки» по нашим исследованиям у самок окуня отмечена положительная корреляционная связь высокой силы: $r = 0,84$ (при $p \leq 0,05$), что свидетельствует о закономерном росте массы икры при увеличении ее размеров.

В таблице 26 (табл. 26) представлены корреляционные зависимости диаметра и массы икринок от биологических показателей самок окуня. По данным таблицы (табл. 26) можно сказать, что значения коэффициента корреляции относятся к уровню «слабой» отрицательной и положительной силы связи. Таким образом, получаем, что при увеличении размеров и возраста рыбы уменьшение или увеличение размеров икринок фактически не происходит. Если считать, что траты на генеративный рост происходят в определенной закономерности от роста массы тела, то при увеличении массы тела самок наблюдается даже снижение, как размеров, так и массы икры.

Таблица 26 - Корреляционные зависимости диаметра и массы икринок от биологических показателей самок окуня (при $p \leq 0,05$)

Показатель	Возраст	Длина тела	Масса тела
Диаметр икринки, мм	0,1	-0,09	-0,11
Масса икринки, мг	0,07	-0,10	-0,12

Примечание: жирным шрифтом выделена достоверная связь

Как отмечалось выше, между показателями «ИАП - диаметр икринки» также наблюдается отрицательная связь различной силы (при $p \leq 0,05$). Поэтому, можно утверждать, что увеличение показателей плодовитости самок окуня с возрастом происходит за счет некоторого снижения размеров икринок в старших возрастах.

По материалам В.М. Володина (1979), диаметр и вес икринок у окуня Рыбинского водохранилища неодинаков, как у отдельных особей одного размерно-возрастного класса, так и собственно в разном возрасте и при разном

размере/массе рыб. Наиболее различается икра у молодых и старшевозрастных особей.

Результаты наших исследований показали, что с увеличением длины, массы тела и возраста диаметр икринок направлен на снижение (рис. 28, прил.12). Минимальное значение диаметра икринки было отмечено для самой взрослой самки и равнялось 0,85 мм. Напротив, максимальные средние показатели диаметра икринок зафиксированы у молодых самок. Такая закономерность характерна для некоторых карповых видов рыб Куйбышевского водохранилища – например у впервые созревающих самок леща, чехони, плотвы икра имеет более высокую жирность и размеры (Кузнецов, 2005). Данное явление в большей степени адаптивное и дает возможность молодым особям повысить выживаемость личинок и разнообразить генофонд популяции.

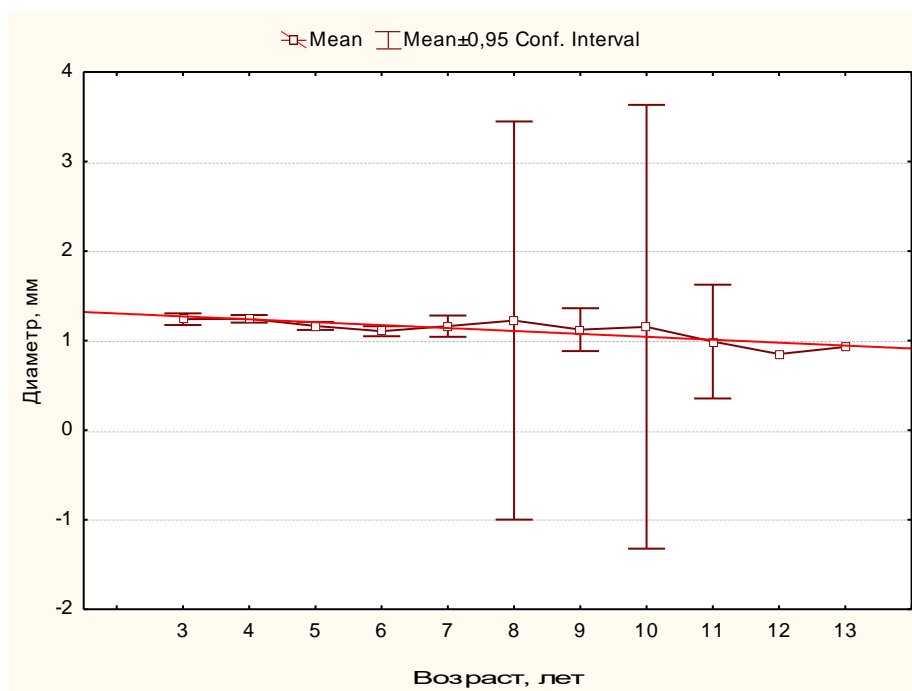


Рис. 28 Изменение диаметра икринки в зависимости от возраста самок окуня Куйбышевского водохранилища

Аналогичным образом происходит изменение массы икринки с увеличением возраста, массы и длины тела самок (рис.29).

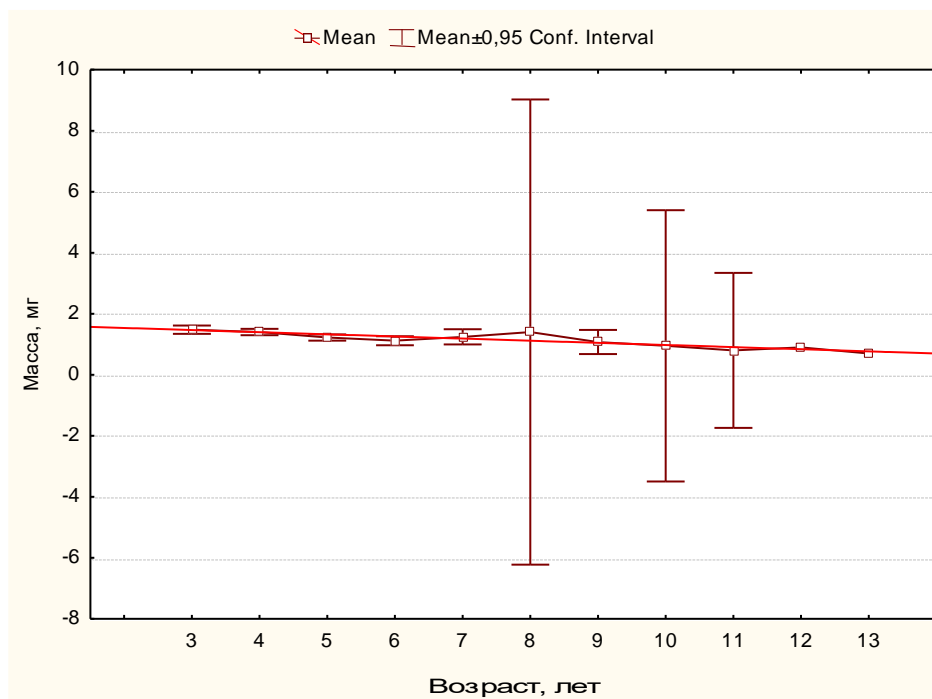


Рис.29 Изменение массы икринки в зависимости от возраста самок окуня Куйбышевского водохранилища

Коэффициент зрелости (гонадосоматический индекс (ГСИ)). В онтогенезе среднецикловых и длиннocyкловых видов рыб гонадосоматический индекс (ГСИ) с возрастом увеличивается, а в старших возрастных классах в ряде случаев уменьшается (Никольский, 1974; Шатуновский, 1980, 2006; Mann, Mills, 1985). Увеличение ГСИ с возрастом находится в полном соответствии с известными онтогенетическими изменениями соотношения пластического и генеративного обмена: в онтогенезе большинства видов рыб доля генеративного обмена в общем обмене возрастает, за исключением наиболее старшевозрастных особей (Шатуновский, Рубан, 2009). По величине данного показателя разработан эмпирический подход для определения естественной смертности рыб (Gunderson, Dygert, 1988; Hamel, 2015).

Максимальные значения ГСИ у самок окуня наблюдается в преднерестовый период, когда появляются первые генерации новых овогоний (Никольский, 1974); у самцов – осенью (Крайнюк, 2014), так как появление сперматоцит у данного вида происходит с июля до сентября (Никольский, 1974).

Согласно результатам наших исследований, в преднерестовый период коэффициент зрелости у самок окуня варьирует от 11,3% до 38,0%, составляя в среднем $16,2 \pm 0,5\%$ (прил. 11).

Максимальных значений ГСИ в преднерестовый период у самок окуня достигаются на 6-7 году жизни (рис.30), а в дальнейшем происходит снижение этого показателя ($r = -0,0168$; $p = 0,89$). Как показано выше, вместе с относительной плодовитостью и при снижающихся размерах икринок. Корреляция между возрастом и ГСИ не прослеживается ($R = -0,02$; $p = 0,05$).

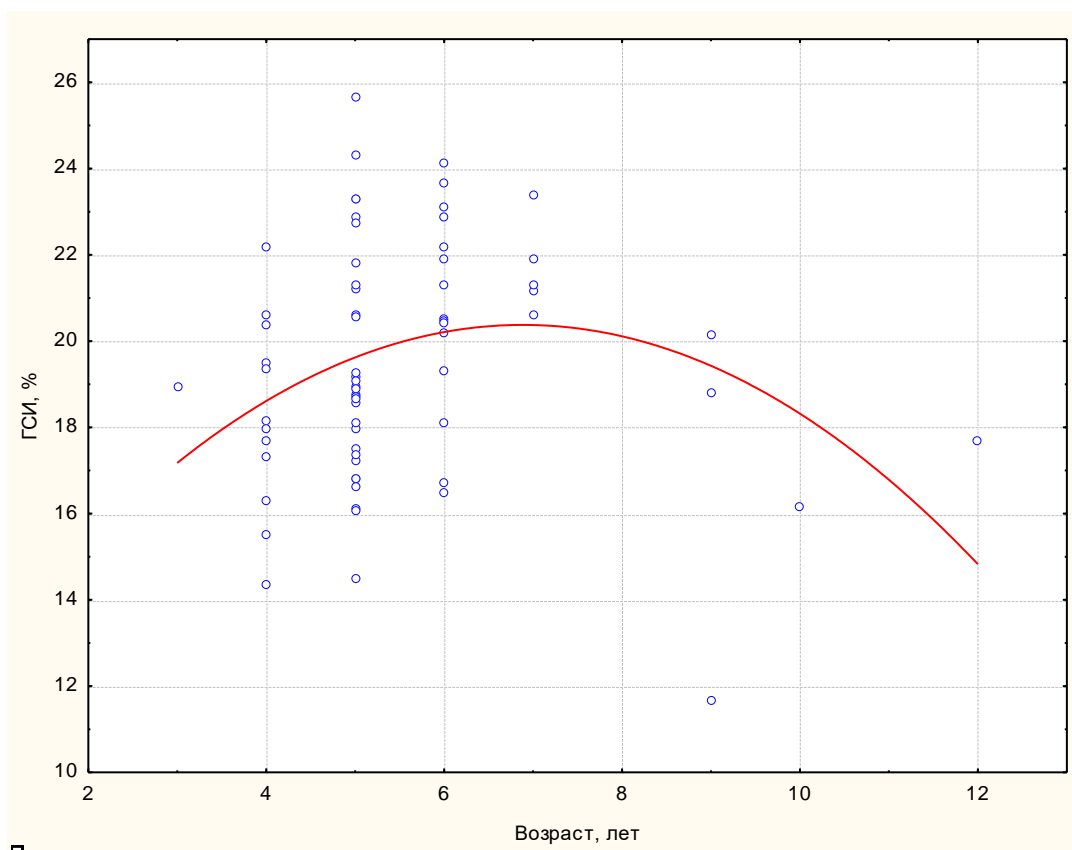


Рис. 30 Изменение величины гонадосоматического индекса в зависимости от возраста самок окуня Куйбышевского водохранилища

Как отмечают М.И. Шатуновский и Г.И. Рубан (2009) для окуня в центре и северной части ареала вида в возрасте наступления массового созревания наблюдаются наибольшие значения относительной плодовитости, в дальнейшем, при его переходе на хищное питание (при этом увеличиваются эффективность питания и темп роста), стратегия воспроизводства меняется: увеличиваются, иногда довольно значительно, гонадосоматический индекс и дефинитивная масса икринок при одновременном снижении относительной плодовитости.

Обобщая вышеизложенное, можно отметить, что стратегия воспроизводства окуня Куйбышевского водохранилища заключается в максимальном использовании генеративных возможностей молодых и средневозрастных особей (в возрасте 3-7 лет), составляющие наиболее многочисленную часть нерестового стада популяции, которые имеют наиболее качественную икру, высокие показатели относительной и абсолютной плодовитости (прил.13). Это становится оправданным, учитывая короткий жизненный цикл массовой части популяции, высокие конкурентные отношения окуня как вида с различными типами питания (планктофаг, бентофаг, хищники и их промежуточные формы) и высокого пресса рыболовства, особенно на участках, где имеется как любительский, так и промышленный вылов.

Популяционная плодовитость. Данный показатель характеризует количество икры, которое может отложить популяция при имеющейся возрастной, половой и репродуктивной структуре (Шибяев, 2014). Формирование величины популяционной плодовитости в каждом нерестовом сезоне зависит от таких репродуктивных параметров как средний возраст производителей, численность самок каждого возрастного класса и их индивидуальная абсолютная плодовитость (Черноиванова, 2011).

Сведения о величинах популяционной плодовитости речного окуня в различные периоды существования Куйбышевского водохранилища в литературе отсутствуют.

Рассчитанный нами показатель относительной популяционной плодовитости (ОПП) для окуня по Г.В. Никольскому (1965) с перерасчетом на 1 самку (Кузнецов, 1988) за период исследования варьировал от 15015,82 шт. (в 2019 году) до 57423,28 шт. (в 2012 году), составляя в среднем $38476,97 \pm 5687,91$ шт. (прил.№9).

Показатель популяционной плодовитости по В.С. Ивлеву (1953), «у окуня Волжско-Камского плёса Куйбышевского водохранилища составляет 53,106 тыс. икринок, Волжского плёса – 45,787 тыс. икринок» (Тележникова и др., 2019). Вследствие различий в возрастном составе нерестового стада и репродуктивных

показателей самок, окуни из нижележащих плесов обладают более высокими воспроизводительными показателями.

Эффективность нереста. Как отмечалось выше, окунь весьма неприхотливая рыба к условиям размножения, в основном вследствие чего его численность во многих водоемах высока, а популяции находятся в стабильном состоянии. Несмотря на это, факторы, влияющие на эффективность размножения окуня, в литературе описаны. Отмечено, что в различных участках его ареала и разнотипных водоемах эффективность нереста зависит от определенных параметров среды.

Например, в речных условиях Волго-Ахтубинской поймы маловодность 2000-х лет и неблагоприятные абиотические факторы среды (аномалии температурного и уровня режимов) не повлияли на эффективность естественного воспроизводства окуня и даже обеспечили рост численности его молоди в прибрежно-устьевом пространстве и авандельте Волги, особенно в култушной зоне, как на западе, так и на востоке дельты (Абакумов и др., 2015).

Достоверно выявлено, что успешный нерест окуня в оз. Чаны возможен только в воде с минерализацией до 2,0-2,5‰ (Воскобойников, Селезнева, 1999)

В водоемах Якутии значительная часть икринок окуня гибнет в результате суточных колебаний температуры воды, что снижает эффективность размножения (Кириллов, 2002)

В условиях водохранилищ достаточно подробно оценку эффективности размножения окуня провели в Куйбышевском водохранилище в 70-е годы прошлого столетия (Махотин, 1977; Кузнецов, 1978).

Выяснено, что большее количество молоди окуня наблюдается в годы с невысоким уровнем воды в водохранилище – между количеством личинок и показателями уровня воды в мае наблюдается обратная связь (Кузнецов, 1978). Автор связывает это с использованием окунем нерестилищ в виде затопленных предметов на глубине, где уровень воды не играет важную роль при откладке икры, это подтверждается и другими авторами (Zbingiev, 1966).

В.А. Кузнецов (1985) также показал, что влияние сочетания факторов (уровня воды и температуры воды) на эффективность нереста окуня достигает 42%. Значимым фактором, влияющим на численность пополнения стада окуня, является биомасса зоопланктона в момент перехода на эндогенный тип питания молоди окуня (Кузнецов, 1985). Между численностью личинок в уловах и показателями биомассы зоопланктона обнаружена положительная достоверная корреляционная связь.

Изучение эффективности нереста окуня в других равнинных водохранилищах также показали, что пополнение запасов окуня в условиях непостоянного уровня воды весной идет успешно (Спановская, 1963; Поддубный, 1972; Попова, 1969; Пушкин, Зиновьев, 1978).

После вышеуказанных исследований прошло более 30 лет и к настоящему времени экосистемы водохранилищ претерпели определенные эволюционные трансформации (Шашуловский, Мосияш, 2010). В связи с этим можно предположить, что в экологии размножения окуня могли также произойти какие-либо изменения.

В экосистеме Куйбышевского водохранилища спустя эти годы существенно изменились видовой состав водной и околоводной флоры и ее распространение, увеличилась степень зарастания (Папченков, 2015), происходит общее потепление климата (Powell, 2011; FRAM forum..., 2012; Кирчак, 2012; Логинов, 2012), в водности Куйбышевского водохранилища намечился тренд на увеличение среднего годового расхода воды на 7,5% (Селезнев, 2022), что потенциально могло отразиться на эффективности его размножения.

Ранняя молодь рыб является весьма удобным объектом для установления сроков, мест нереста рыб и оценки эффективности воспроизводства (Северов и др., 2018). Численность личинок является отражением реализации репродуктивного потенциала стада в нерестовых условиях того или иного года (Северов и др., 2018).

Личинки окуня появляются в первой-второй декаде мая в открытых участках водоемов вдали от берега и держатся там до этапа D₂ (Кузнецов, 1970; Павлов и др., 1980; Wang, Eckmann, 1994). Затем с этапа E, когда начинается закладка чешуи, а лучи во всех плавниках сформированы, т.е. со стадии малька, молодь окуня нагуливается уже в прибрежье (Кузнецов, Кузнецов, 2016). Немаловажно, что продолжительное время пребывания в открытых районах ставит окуневых в меньшую зависимость от весенних абиотических факторов среды прибрежья (Кузнецов, 1985).

По результатам обловов ежегодных пелагических станций Мешинского залива с помощью ихтиопланктонных конических сетей ИКС-50, обнаружено, что средняя численность личинок окуня в годы исследований в уловах в пересчете на 5 мин лова составила $8,0 \pm 2,4$ экз. (CV=83,0%) (табл.27). За период исследований (2012-2020 гг.) в Мешинском заливе наибольшее количество личинок (14,3 экз./5 мин. лова) отмечалось в мае 2013 года, а минимальное в 2017 г и составило $2,9$ экз./5 мин. лова.

Таблица 27 - Среднее количество личинок окуня (экз./усилие) в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища по весенним материалам 2012-2020 гг.

Год	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	M±m
Пелагиаль	3,00	14,30	12,15	4,50	3,90	2,90	2,92	-*	20,50	$8,0 \pm 2,4$
*обловы личинок в открытых участках водохранилища в 2019 году не производились										

Полученные результаты в целом сопоставимы с данными, имеющимися в литературе по Свяжскому заливу Куйбышевского водохранилища за период 1964 – 1974 гг. (Кузнецов, 1978). В эти годы количество личинок окуня в уловах в пересчете на 5 минут лова составляло от 2,3 экз. в 1974 г до 75,0 экз. в 1968 г, при среднем значении $21,0 \pm 7,1$ экз. (CV=112,5%) (Кузнецов, 1978).

Далее рассмотрим влияние различных показателей уровня режима на формирование поколений окуня через численность личинок в уловах в период наблюдений (2012 – 2020 гг.), которые представлены в таблице 28 (табл.28).

Таблица 28 - Показатели численности личинок окуня и гидрологических и температурных показателей Куйбышевского водохранилища (с 1 мая по 1 июня) за 2012 – 2020 гг.

Год	Средн. численность личинок экз./5мин. лова	Уровень воды, м			Сроки стояния уровня ($\pm 0,2$ м), сут.	Колебание уровня, м (+/-)	Средняя температура воды в мае, °С
		М	Min	Max			
2012	3,00	53,18	51,59	52,49	24	0,55	15,4
2013	14,30	52,91	51,97	53,39	20	1,1	14,5
2014	12,15	52,16	51,4	52,82	9	0,08	16,4
2015	4,50	52,33	51,77	53,16	23	2,11	16,2
2016	3,90	53,33	52,86	53,74	16	0,45	16,1
2017	2,90	52,28	51,61	53,23	13	1,01	12,1
2018	2,92	52,51	51,3	53,12	10	1,76	14,2
2020	20,50	53,15	52,51	53,45	13	0,94	15,4

Анализируя данные таблицы, можно сказать, что гидрологические и термические условия для размножения в 2012 – 2020 гг. отличались, что, в свою очередь, возможно, сказалось на показателях численности молоди окуня в водоеме.

Статистическая обработка материала показала, что средняя численность личинок окуня в уловах находится в слабой недостоверной (при $p < 0,05$) положительной связи с максимальным уровнем воды в период размножения $r = 0,24$. В недостоверной, слабой связи со средним уровнем воды $r = 0,19$ и умеренной недостоверной связи с минимальным уровнем воды $r = 0,33$. Слабая и также недостоверная отрицательная связь численности личинок отмечена со сроками стояния уровня $r = -0,22$ и его колебаниями в период нереста $r = -0,23$ (табл. 29). Достоверно, что на количество личинок окуня не влияет и температура воды во время нереста – с данным фактором обнаружена слабая связь (0,24).

Таблица 29 – Значения корреляционной связи численности личинок окуня в уловах с гидрологическими и термическими факторами водоема

Уровень воды, м			Сроки стояния уровня ($\pm 0,2$ м), сут.	Колебание уровня, м (+/-)	Средняя температура воды в мае, °С
М	Min	Max			
0,19	0,33	0,24	-0,22	-0,23	0,24

Далее методом многофакторного регрессионного анализа рассмотрены прогностические зависимости влияния абиотических факторов гидрологического режима на величину личинок окуня в уловах.

Для этого в уравнение регрессии были взяты все пять факторов гидрологического режима из таблицы: «максимальный уровень», «минимальный уровень», «средний уровень», «сроки стояния уровня», «колебание уровня».

Уравнение регрессии имеет вид:

$$N = -29,3698 - 6,9272M_{\max} + 9,5274M_{\min} - 1,5573M_{\text{сред}} - 0,4381T + 0,6039L, \text{ где}$$

N – численность личинок, экз./5 мин.лова; $M_{\text{сред}}$ – средний уровень воды в период 1 мая-1 июня, м; M_{\min} – минимальный уровень воды в период 1 мая-1 июня, м; M_{\max} – максимальный уровень воды в период 1 мая-1 июня, м; T – сроки стояния уровня ($\pm 0,2$ м), сут; L – колебание уровня в период 1 мая-1 июня, м.

Средняя ошибка аппроксимации уравнения составила 87%. Наибольшее влияние на результативный признак (N) оказывает фактор M_{\min} ($r = 0,3295$). Коэффициент множественной корреляции, показывает, что связь между N и факторами не сильная.

Коэффициент детерминации R^2 модели равен 0,2082, т.е. модель объясняет только 20% вариации численности личинок по принятым в модели факторам, но принятые в модель параметры L и T статистически не значимы.

Интерпретация параметров модели следующая: увеличение M_{\max} на 1% приводит к уменьшению N в среднем на 7,0%; увеличение M_{\min} на 1% приводит к увеличению N в среднем на 9,5%; увеличение $M_{\text{сред}}$ на 1% приводит к уменьшению N в среднем на 1,6%; увеличение T на 1% приводит к уменьшению N в среднем на 0,4%; увеличение X_5 на 1% приводит к увеличению L в среднем на 0,6%.

Таким образом, выявлено, что численность личинок окуня не имеет достоверной связи с каким-либо из пяти принятых нами гидрологических факторов водоема. Это говорит о том, что, как и в прошлые годы на эффективность размножения окуня показатели уровня воды в Куйбышевском

водохранилище особо не влияют. Результатами анализа показано, что хорошее пополнение запасов окуня может отмечаться и в неблагоприятные для нереста других рыб годы – при низких отметках и высоких колебаниях уровня воды в водохранилище. Отмечено, что именно при низком уровне воды в водохранилище эффективность его нереста может быть весьма высока, на что указывали в прежние годы исследователи (Кузнецов, 1978).

В целом можно отметить, что к настоящему времени в современных условиях развития экосистемы Куйбышевского водохранилища существенных изменений в экологии размножения окуня не произошло. Высокая пластичность данного вида в выборе мест для откладки икры, нетребовательность к субстрату, возможность эффективного нереста в нестабильных гидрологических условиях Куйбышевского водохранилища остаются основными факторами поддержания, и даже увеличения его численности в водохранилище.

4.6 Особенности питания

«В большинстве водоемов спектр питания речного окуня довольно разнообразен и представлен как беспозвоночными, так и рыбами, в том числе своего вида» (Диденко, Гурбик, 2011; Рыбы Рыбинского..., 2015; Лесонен, Шустов, 2017 и др.; Тележникова и др., 2021).

Наши исследования по изучению питания окуня в Куйбышевском водохранилище проводились с 2018 по 2020 гг. в периоды открытой воды на пяти участках водохранилища, отличающихся между собой условиями обитания для ихтиофауны: в верхней части водохранилища в акватории Волжского плёса (г. Зеленодольск), в центральной части в верховьях и низовьях Мешинского залива, в открытой части Волжско-Камского плёса, а также в нижнем участке водохранилища – в Приплотинном плёсе (описание станций сбора материала приведено в главе 2 «Характеристика Куйбышевского водохранилища и станций исследования»). В целом данные станции в полной степени охватывают основные и характерные для Куйбышевского водохранилища биотопы (рис.3, станции №1, 5, 6, 7).

По результатам проведенных в эти годы исследований, выявлено (Тележникова и др., 2021), что спектр питания речного окуня в Куйбышевском водохранилище (в целом) в годы наблюдений составляли 25 видов организмов, в том числе (табл.30):

- «12 видов рыб из 6-ти семейств: сем. окуневые (Percidae): судак - *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), берш - *Sander volgensis* (Gmelin, 1789), окунь, ерш - *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758); сем. игловые (Syngnathidae): черноморская пухлощекая рыба-игла - *Syngnathus nigrolineatus* (Eichwald, 1831); сем. Сельдевые (Clupeidae): тюлька - *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840); сем. бычковые (Gobiidae): бычок-кругляк - *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814); сем. карповые (Cyprinidae): лещ - *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), плотва - *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), серебряный карась - *Carassius auratus* (Bloch, 1782), уклейка - *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758); сем. вьюновые (Cobitidae): вьюн обыкновенный - *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758)» (Тележникова и др., 2021).

- представители донных беспозвоночных организмов из 8 семейств: Astacidae (узкопалый речной рак - *Pontoastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)), Gammaridae, Chironomidae, Viviparidae, Limnephillidae, Cardiidae, Dreissenidae, Mysidae.

- 5 видов зоопланктона из 4-х семейств: Daphniidae (*D. galeata*, *D. cucullata*), Leptodoridae (*Leptodora kindtii*), Cercopagididae (*Bythotrephes longimanus*), Cyclopidae (*Cyclops strenuous*).

В исследованных желудках окуня кроме перечисленных кормовых организмов были обнаружены мелкие камни, водоросли, а также листья рогоза *Typha angustifolia*. В нижеприведенной таблице 30 (табл. 30) имеется графа «неопределенные остатки рыб», в которой приводятся данные сильно переваренных остатков рыб, по которым, даже по костям, невозможно определить их видовую принадлежность.

Наибольшее разнообразие пищевых компонентов, у окуня, по всей видимости, характерно в водохранилищах, где может обитать как лимнофильная, так и реофильная фауна, реликтовые формы и вселенцы.

Например, в Можайском водохранилище у окуня встречается до 75 видов пищевых компонентов (Дгебуадзе и др., 1993), в Чебоксарском – 25 видов из 6 групп (Шибяев, 1985), в Куйбышевском – 25 видов (наши данные), 28 компонентов в Каневском водохранилище (Диденко, Гурбик, 2011).

Таблица 30 - Видовой состав пищи окуня в Куйбышевском водохранилище по уловам 2018-2020 гг.

Кормовые организмы	Частота встречаемости, %	Доля по массе, %
<i>Daphniidae</i>	12,56	3,12
<i>Leptodoridae</i>	0,16	0,01
<i>Cercopagididae</i>	1,17	0,06
<i>Cyclopidae</i>	1,53	0,21
<i>Viviparidae</i>	0,08	0,02
<i>Mysidae</i>	48,14	1,71
<i>Limnephillidae</i>	2,38	0,21
<i>Gammaridae</i>	26,21	1,23
<i>Chironomidae</i>	0,81	0,18
<i>Cardiidae</i>	0,20	0,19
<i>Dreissenidae</i>	0,12	0,11
<i>Astacidae</i>	0,97	9,02
<i>Perca fluviatilis</i>	1,49	29,00
<i>Neogobius melanostomus</i>	1,45	26,10
<i>Misgurnus fossilis</i>	0,04	0,20
<i>Sander lucioperca</i>	0,17	0,63
<i>Alburnus alburnus</i>	0,28	0,52
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	0,12	3,36
<i>Abramis brama</i>	0,16	1,74
<i>Syngnathus nigrolineatus</i>	0,16	0,34
<i>Carassius auratus</i>	0,73	15,95
<i>Rutilus rutilus</i>	0,36	4,06
<i>Sander volgensis</i>	0,04	0,38
<i>Clupeonella cultriventris</i>	0,04	0,17
Неопределенные остатки рыб	0,61	1,49
Итого:	100,00	100,00

Примечание: жирным шрифтом выделены доминирующие виды кормовых организмов

Согласно полученным в ходе наших исследований результатам, наиболее многочисленными компонентами в питании окуня, составляющие около 87% спектра питания по численности являются представители беспозвоночных из семейств: *Mysidae* (48,14%), *Gammaridae* (26,21%) и *Daphniidae* (12,56%). Впервые мизиды в пище окуня в Куйбышевском водохранилище обнаружены в 1964 г около Зольных Гор (центральный плес, близ г. Ульяновск) (Егерева, 1970), которые в последствие отмечены в желудках окуней, пойманных уже на

разных участках водохранилища (Егерова, 1975). Встречаемость зоопланктонных организмов в пище окуня относительно велика и составляет 15,42%. Доля моллюсков значительно меньше и достигает всего 0,40%, рыбная пища встречается в желудках окуня также не часто и составляет 5,65%. Незначительно, в количестве 0,97% в питании окуня встречаются речные раки.

Напротив, в доле по массе (%) пищевого компонента доминантное и субдоминантное положения в рационе занимают представители трех видов ихтиофауны: речной окунь (29,00%), бычок-кругляк (26,10%) и также локально по водоему - серебряный карась. В целом, ихтиофауна в доле по массе занимает основное место в питании окуня, составляя около 84% всей пищи. Доля остальных организмов по их массе в его питании расположено в следующем порядке: высшие ракообразные составляют – 11,96%, количество зоопланктона достигает 3,40%, моллюски – 0,32%, личинки насекомых - 0,39%.

Таким образом, окунь в Куйбышевском водохранилище проявляет черты планктофага, бентофага и хищника.

Возрастание роли видов-вселенцев (не только беспозвоночных, но и рыб) в рационе окуня Куйбышевского водохранилища отмечалось и ранее (Семенов, Шакирова, 2005). В настоящее время виды-вселенцы являются одним из важнейших компонентов в составе спектра питания речного окуня на данном этапе развития водохранилища, составляя уже около 50% его рациона по численности и около 30% по массе.

При сопоставлении результатов наших исследований с данными других авторов по питанию окуня в Куйбышевском водохранилище (Чикова, 1970; Семенов, 2004), можно утверждать о постепенном увеличении числа видов кормовых организмов, находящихся в рационе питания окуня. На первых этапах становления экосистемы водохранилища в пищевом спектре окуня обнаруживалось 14 видов организмов, а основой ее являлись ерш и плотва (Чикова, 1970), 22 вида отмечалось в начале двухтысячных годов нового столетия, где в питании уже преобладали тюлька, молодь окуневых и бычки (Семенов, 2004). Сегодня по нашим данным в его желудках обнаруживается уже

25 видов различных организмов. Таким образом, наблюдается очевидный факт усложнения пищевого рациона окуня в Куйбышевском водохранилище от этапа начала формирования экосистемы водоема до настоящего времени. Данный процесс, по всей видимости, протекал параллельно с процессами формирования видового состава фауны Куйбышевского водохранилища за счет увеличения в нем различных видов-вселенцев. Также это говорит, о широких возможностях в выборе пищи окунем Куйбышевского водохранилища. Как правило, более разнообразный ассортимент пищевых компонентов в питании (разветвленность пищевых цепей), приводит к повышению устойчивости вида при неурожайности тех или иных кормовых организмов (Тележникова и др., 2021).

По всей видимости, как повсеместно в ареале (Иванова, 1956; Фортунатова, Попова, 1973; Craig, 1978; Дгебуадзе и др., 1993; Dörner, 2003; Диденко, Гурбик, 2011; Рыбы Рыбинского..., 2015) так и в Куйбышевском водохранилище окунь, прежде всего, употребляет в пищу преобладающий в этом районе водоема и как следствие, доступный для него вид корма, как в виде беспозвоночных, так и рыб. При этом, в отличие от других хищных представителей своего семейства, например, судака, окунь способен заглатывать и широкопелых рыб (Иванова, 1956; Terlecki, 1987) или в старших возрастах питаться только беспозвоночными, что делает его выгодным конкурентом среди сородичей.

В условиях водохранилищ, как отмечалось выше, идет непрерывная трансформация фауны, что накладывает отпечаток и на характер питания окуня, в отличии, например, от озерных систем (особенно изолированных), где его питание ограничено исходной фауной водоема, а во взрослом состоянии окунь зачастую является каннибалом, т.к. другие виды рыб в таких экосистемах просто не обитают (Лесонен и др., 2016; Стерлигова и др., 2016; Дрозжина, 1982). Вследствие этого, очевидно, что наиболее выгодной стратегией в питании окуня является именно употребление в пищу более доступного корма.

У окуня в Куйбышевском водохранилище эта черта экологии проявляется, прежде всего, в зависимости от условий его обитания на различных биотопах

водоема, где на станциях формируется определенный тип фауны, вследствие чего характер питания местного стада окуня определяется соотношением туводных видов, их численности и доступности жертвы для поимки именно в этих условиях. Подтверждением этому является экспериментальное исследование в искусственной экосистеме Н.А. Березиной и А.П. Стрельниковой (2001), где показано, что со сменой кормовой базы в аквариуме окунь переключается на наиболее массовый, и как следствие более доступный, корм.

Возможно, что данная особенность в большей степени и определяет характер питания группировок окуня – местные окуни имеют или смешанный тип питания (беспозвоночные/хищничество) в зависимости от возраста или сезона, или же становятся облигатными хищниками или потребляют только беспозвоночных собственно в зависимости от условий обитания.

Подтверждением этому является исследование характера питания окуня на пяти типичных участках Куйбышевского водохранилища, значительно отличающихся между собой по условиям обитания (табл. 31). Вследствие этого состав пищи у стад окуней из этих участков имеет свои особенности.

В верховьях Мешинского залива (рис.31), всего в составе пищи окуня обнаружено 7 видов различных организмов, преобладающей пищей является рыбная, основную долю которой (92,1%), занимает молодь серебряного карася *Carassius auratus*. Следует отметить, что серебряный карась, как объект питания окуня впервые описан именно для Куйбышевского водохранилища (Семенов, 2004; Семенов, Шакирова, 2005).

Таблица 31 - Колебания индекса относительной значимости кормовых организмов в питании окуня по плёсам водохранилища, % (IR)

Вид пищи	Средняя часть Волжского плёса	Открытая часть Волжско-Камского плёса	Верховья Мешинского залива	Мешинский залив Волжско-Камского плёса	Приплотинный плёс
<i>Daphniidae</i>	14,00	-	-	59,01	-
<i>Leptodoridae</i>	0,11	-	-	-	-
<i>Cercopagidae</i>	0,92	-	-	0,03	-
<i>Cyclopidae</i>	-	-	-	0,58	-
<i>Viviparidae</i>	0,11	-	-	-	-
<i>Mysidae</i>	-	49,70	-	23,93	-

Продолжение таблицы 31

Вид пищи	Средняя часть Волжского плёса	Открытая часть Волжско-Камского плёса	Верховья Мешинского залива	Мешинский залив Волжско-Камского плёса	Приплотинный плёс
<i>Limnephillidae</i>	-	0,43	0,03	0,03	-
<i>Gammaridae</i>	-	47,59	-	0,33	-
<i>Chironomidae</i>	-	0,01	0,30	0,01	0,09
<i>Cardiidae</i>	-	-	-	-	0,19
<i>Dreissenidae</i>	-	-	-	-	0,07
<i>Astacidae</i>	9,60	0,91	-	-	16,45
<i>Perca fluviatilis</i>	68,27	0,05	2,15	1,02	55,75
<i>Neogobius melanostomus</i>	3,25	1,03	-	14,57	25,20
<i>Misgurnus fossilis</i>	-	0,01	-	-	-
<i>Sander lucioperca</i>	-	0,09	-	-	0,04
<i>Alburnus alburnus</i>	-	0,13	-	0,04	-
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	-	-	-	-	2,01
<i>Abramis brama</i>	-	-	0,39	-	-
<i>Syngnathus nigrolineatus</i>	-	-	0,34	-	-
<i>Carassius auratus</i>	-	-	92,10	-	-
<i>Rutilus rutilus</i>	-	-	4,44	-	-
<i>Sander volgensis</i>	-	-	-	0,03	-
<i>Clupeonella cultriventris</i>	-	-	-	-	0,03
Неопределенные остатки рыб	3,74	0,05	0,25	0,42	0,17
Итого:	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

При этом вследствие сбора материала по питанию окуня на нетипичных участках для обитания карася этот вид в желудках хищника встречался единично. Напротив, верховья Мешинского залива являются идеальным биотопом для обитания карася, с преобладанием зарослей растительности и небольшими глубинами. В уловах волокуши среди сеголеток, молодь серебряного карася на этом участке в некоторые годы, в осенний период 2011 г, являлся доминантом и составлял около 50 % от общих уловов (Северов и др., 2020). Его относительная численность в последующие годы колебалась от 12,0 экз./притонение до 28,6 экз./притонение (Северов и др., 2020), что составляло 7,7% - 13,3% улова, соответственно. Численность серебряного карася в водоемах Европейской части России, и в том числе в Куйбышевском водохранилище,

резко увеличилась только в середине 90-х и к началу 2000-х годов прошлого столетия (Кузнецов, 2005), поэтому в литературе упоминание о питании окуня карасем до этого времени были не известны (Иванова, 1956; Фортунатова, Попова, 1973).



Рис. 31 Биотопы акватории верховьев Мешинского залива

В желудках окуня нами выявлялись от 1 до 2 карасей, длиной от 4,0 см до 6,5 см. Особенно массово этот вид встречается в питании окуня здесь в осенний период. Осенью в водохранилище происходит естественное снижение уровня воды, и карась начинает покидать осушаемую водную и околоводную растительность, становясь легкой добычей для окуня. Эта черта питания отмечена М.Н. Ивановой (1956) для окуня дельты Волги, когда в осенний период он начинает массово поедать молодь сазана, также недоступную в летний период. Таким образом, серебряный карась является новым массовым объектом питания для окуня и, по всей видимости, потребление его в пищу происходит повсеместно, где биотопы для их благоприятного обитания совпадают.

Доля остальных пищевых объектов в верховьях Мешинского залива незначительна и представлена в большей степени собственной молодь (4,44%), плотвой (2,15%), беспозвоночные составляют всего лишь 0,33%.

В желудках окуней, обитающих в низовьях Мешинского залива Куйбышевского водохранилища, в питании значительно возрастает доля беспозвоночных. Здесь в желудках обнаружены представители зоопланктона - 47,6%, зообентоса - 19,5% и ихтиофауны - 32,9%. Наиболее значимым кормовым объектом являются дафнии, составляющие 47,12% от общего рациона, а также мизиды (23,93%). Среди ихтиофауны преобладающим видом в питании является бычок-кругляк (14,57%). Число потребляемых организмов в нижней части Мешинского залива закономерно увеличивается до 11 видов, вследствие увеличения числа станций. Близкое расположение открытой части Волжско-Камского плеса к низовьям Мешинского залива, и частичное сходство их биотопов обуславливает близость спектра питания низовьев Мешинского залива и открытой части Волжско-Камского плеса.

В открытой части Волжско-Камского плеса в питании окуня преобладают представители придонных ракообразных (98,64%), среди которых доминантное положение в общем рационе окуня занимают мизиды (49,7%) и бокоплавцы (47,59%). Песчано-гравийный грунт дна на большей части Волжско-Камского плеса является благоприятной средой для обитания этих беспозвоночных (Мельникова, Ильясова, 2018; Гвоздарева, Мельникова, 2019), вследствие чего они массово отмечаются и в пище окуня. На долю рыбного корма приходится всего 1,36%, основным компонентом которого является бычок-кругляк. Число видов в питании окуня на этом участке составляют 10 организмов.

Анализ результатов проведенных исследований показал, что окуни, отловленные в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища, употребляют в пищу преимущественно рыбный корм, который составляет до 75,26% от всего рациона, при этом 68,27% приходится на собственную молодь. Акватория Волжского плеса в основном представлена станцией открытого побережья литорали с песчаным грунтом, где основным обитателем является окунь (Поддубный, 1971). Стоит также отметить, что доминирующим видом (до 60,0%) в уловах на данном участке водохранилища также является речной окунь (Северов и др., 2019). Поэтому самым доступным кормом для окуня становится

собственная молодь, средней длиной 6,0 см. Также среди рыбной пищи следует отметить бычка-кругляка, составляющего 3,25%. Доля ракообразных в питании окуня на этом участке составляет 24,63%, из них на планктонные организмы приходится 15,03%, на речного рака – 9,60%.

Немалый интерес представляет питание окуня самой нижней части Куйбышевского водохранилища – Приплотинного плёса. В конце 1960-х годов здесь было проведено исследование питания окуня В.М. Чиковой (1970). В спектре его питания автором отмечены 14 видов кормовых организмов. Преобладающими организмами по частоте встречаемости (81,0%) являлись представители хищного зоопланктона, среди рыбной пищи отмечены уклейка, окунь, чехонь, судак, тюлька, составляющие в общей доле 11,2 %.

По нашим данным в настоящее время на этом участке окуни значительно чаще питаются рыбой (83,21% от всего рациона), зоопланктон в желудках окуня здесь не обнаружен вовсе. На втором месте по значимости в пище окуня фиксируется узкопалый речной рак, составляющий 16,45%. Среди рыбной пищи практически половину составляет окунь (55,75%), второй по величине вид в рационе – бычок-кругляк (25,20%).

Приплотинный плес Куйбышевского водохранилища характеризуется наибольшими глубинами относительно других плесов водоема, а также минимальной площадью мелководий (до 3 м). Все это накладывает отпечаток на видовой состав, численность и распределение рыбного населения данного плеса. Высокую численность здесь имеют, прежде всего, индифферентные виды по способу размножения, приспособившиеся к нересту на значительных глубинах и откладывающие икру на различные предметы (затопленные деревья, коряги, камни и т.д.), к которым относится, прежде всего, окунь (Северов, 2015). Как следствие - уловы ставных сетей в Приплотинном плёсе, главным образом, представлены рыбами из сем. окуневые, среди которых до 90,0% занимает речной окунь. Следовательно, выбор пищевых компонентов на данном участке водохранилища у окуня также ограничен видами, имеющими возможность обитать в столь специфичных условиях данного плёса.

Практически повсеместно в Куйбышевском водохранилище в питании окуня обнаруживается бычок-кругляк. Его доля в питании различна и также зависит от биотопа. Бычки в нативном ареале предпочитают каменисто-песчаный грунт (Берг, 1916). В Куйбышевском водохранилище также доля бычка в питании окуня выше на участках с твердым дном. В верховьях Мешинского залива, где дно представлено только илом, бычки в питании окуня отсутствуют. В водохранилищах, где бычки являются вселенцами, они повсеместно становятся объектами питания окуня. Это отмечено для Каневского водохранилища (Диденко, Гурбик, 2011), дельтовой части Волги (Иванова, 1956), Дона и Веселовского водохранилища (Волкова, 2017). В Рыбинском водохранилище, куда бычки проникли недавно (Иванова, Касьянов, 2011) в питании окуня они пока не отмечены (Рыбы Рыбинского..., 2015).

На питание окуня влияют также и другие причины, например, «фактор года». Так в годы с урожайными приплодами тюльки (короткоцикловый, пелагический вид, с максимальным возрастом 3 года) в Куйбышевском водохранилище в спектре питания окуня данный вид начинает занимать значительную долю пищи (Семенов, 2004). Но, например, в Рыбинском водохранилище в настоящее время тюлька является одним из основных пищевых компонентов окуня (Рыбы Рыбинского..., 2015).

Характер питания окуня в Куйбышевском водохранилище в значительной степени зависит и от сезона года, что, в свою очередь, связано с динамикой биомассы кормовых объектов, а также с перемещением рыб в период нагула в разные биотопы. Оценка спектра питания окуня по сезонам года (табл.32) с целью установления доминирования кормовых объектов в его рационе была произведена также путем расчета индекса пищевой значимости IR (Попова, Решетников, 2011), благодаря которому происходит сглаживание доли крупных организмов, встречающихся редко и доли часто встречаемых мелких организмов.

Таблица 32 - Колебания индекса относительной значимости (IR) кормовых организмов в питании окуня Куйбышевского водохранилища по сезонам года, %

Кормовые организмы	Весна	Лето	Осень
<i>Daphniidae</i>	80,44	-	0,75
<i>Leptodoridae</i>	-	-	0,01
<i>Cercopagididae</i>	0,04	-	0,06
<i>Cyclopidae</i>	0,7	0,01	-
<i>Viviparidae</i>	-	0,01	-
<i>Mysidae</i>	0,19	59,03	18,98
<i>Limnephillidae</i>	0,01	0,27	0,23
<i>Gammaridae</i>	0,01	15,47	18,33
<i>Chironomidae</i>	0,04	-	0,19
<i>Cardiidae</i>	0,09	-	-
<i>Dreissenidae</i>	0,03	-	-
<i>Astacidae</i>	2,91	2,13	1,25
<i>Perca fluviatilis</i>	3,32	16,8	6,64
<i>Neogobius melanostomus</i>	11,97	5,36	12,65
<i>Misgurnus fossilis</i>	-	0,01	-
<i>Sander lucioperca</i>	0,02	0,07	-
<i>Alburnus alburnus</i>	-	0,11	0,03
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	-	0,60	-
<i>Abramis brama</i>	-	-	0,9
<i>Syngnathus nigrolineatus</i>	-	-	0,18
<i>Carassius auratus</i>	-	-	37,10
<i>Rutilus rutilus</i>	-	-	2,33
<i>Sander volgensis</i>	-	-	0,05
<i>Clupeonella cultriventris</i>	-	-	0,02
Неопределенные остатки рыб	0,24	0,15	0,32
Итого:	100,00	100,00	100,00
Примечание: жирным шрифтом выделены доминирующие виды кормовых организмов			

В весенний период рацион питания окуня составляли 13 видов кормовых организмов. Преобладали в исследуемых желудках представители зоопланктона: *Daphnia galeata* и *Daphnia cucullata*, составляя по IR - 80,44%. Относительная значимость рыб в пище окуня в этот период составляла 15,55%. Вследствие того, что в основном в пище окуня преобладают сеголетки рыб, становится очевидным, что их отсутствие в водоеме в этот период должно компенсироваться другими доступными кормовыми объектами. В мае в Чебоксарском водохранилище окунь питался преимущественно донными беспозвоночными – хирономидами и высшими ракообразными (Шибяев, 1985).

Потребление пищи окунем весной отмечалось, в основном, после прохождения нереста. Как указывают многие авторы окунь в период нереста не питается (Фортунатова, Попова, 1973; Диденко, Гурбик, 2011). Наши исследования также подтверждает эти данные. В период массового нереста отмечалось максимальное количество пустых желудков.

Летом в желудках окуня отмечены 12 видов пищевых компонентов, с резким превалированием ракообразных из семейств Mysidae и Gammaridae (74,5 %) и увеличением значимости ихтиофауны в питании окуня, по сравнению с весенним периодом, достигающим 22,95%. Высокую долю среди жертв составляли сеголетки собственного вида (16,8%).

Наибольшее разнообразие пищевых компонентов зарегистрировано в осенний период – 17 видов кормовых организмов, что, прежде всего, связано с увеличением количества поедаемых видов ихтиофауны (до 9), среди которых первостепенную роль играет серебряный карась (37,10%) и бычок-кругляк (12,65%). Относительная значимость беспозвоночных в исследуемый период снижается до 39,8%. Смену спектра питания окуня от беспозвоночных на ихтиофауну к осеннему периоду можно связать, во-первых, как отмечалось выше, с большей доступностью молодежи, так как многие виды покидают защищенные прибрежья в связи с похолоданием и с падением уровня воды в водохранилище. Во-вторых, энергетические затраты на поимку рыбы в целом сопоставимы с «собираательством» беспозвоночных, но рыбная пища более калорийная (Jacobsen et al, 2002), что немаловажно для предстоящей зимовки.

Как следует из литературных источников, окунь достаточно рано переходит на питание рыбным кормом, достигая длины тела в ряде водоемов в 3 см, а в основном с 5-8 см, в возрасте 1+ (Иванова, 1956; Попова, 1971; Фортунатова, Попова, 1973; Тугарина, Купчинская, 1977). Вследствие чего увеличивается скорость его роста, и зачастую происходит внутривидовая дифференциация.

По нашим исследованиям, возраст всех изучаемых на питание окуней включал особей от 0+ до 9+ лет. Беспозвоночные организмы отмечены в

желудках окуня во всех исследуемых возрастных группах, составляя от 23,4 до 100,0% всего рациона (табл. 33).

Рыбы в питании окуня начинают встречаться при достижении им двухлетнего возраста (1+), составляя 21,4% от всего рациона, а минимальный размер тела окуня-хищника составлял 10,5 см.

С возрастом доля рыбных объектов в питании окуня увеличивается и достигает наибольших значений в возрасте пяти лет (4+), составляя 76,6% от рациона, и далее продолжает варьировать в пределах 70,0-71,4% в рационе старшевозрастных рыб. В исследуемых на питание выборках окуней не встречены возрастные классы рыб со 100% составляющей рыбной пищи в рационе, что отмечено для соседнего Чебоксарского водохранилища (Шибяев, 1985). Взрослые окуни, даже самых предельных возрастов продолжают питаться, в том числе и беспозвоночными. Следовательно, факт доступности кормовых объектов для потребления в пищу для окуня является первостепенным, даже при условии значительных размеров самого хищника, имеющего возможность потреблять более крупную жертву.

Таблица 33 - Спектр питания окуня в зависимости от его возраста

Возраст, лет	Частота встречаемости рыбной пищи, %	Частота встречаемости беспозвоночных, %
1 (0+)	0,0	100,0
2 (1+)	21,4	78,6
3 (2+)	66,6	33,4
4 (3+)	70,1	29,9
5 (4+)	76,6	23,4
6 (5+)	70,0	30,0
7 (6+) – 10 (9+)	71,4	28,6

У всех хищных рыб, если имеется возможность выбора пищи, как правило, наблюдается прямая зависимость между размером хищника и размером его жертвы (Фортунатова, Попова, 1973). У окуня, данная особенность отмечена, начиная с личиночного возраста. Молодь окуня в составе планктонной фауны проявляет высокую избирательность в выборе жертвы, отлавливая среди зоопланктона наиболее крупных рачков (Березина, Стрельникова, 2001). Рисунок 32 демонстрирует соотношение средних размеров окуня и его жертв (рыб) в

годы наших исследований. На графике прослеживается четкое увеличение размеров жертвы с увеличением размеров тела хищника, что подтверждает достоверная положительная корреляционная связь высокой силы ($r = 0,7$). Средний размер жертвы окуня-хищника составляет $5,1 \pm 0,2$ см при варьировании длины поедаемых рыб от 1,5 до 13,5 см (Тележникова и др., 2021).

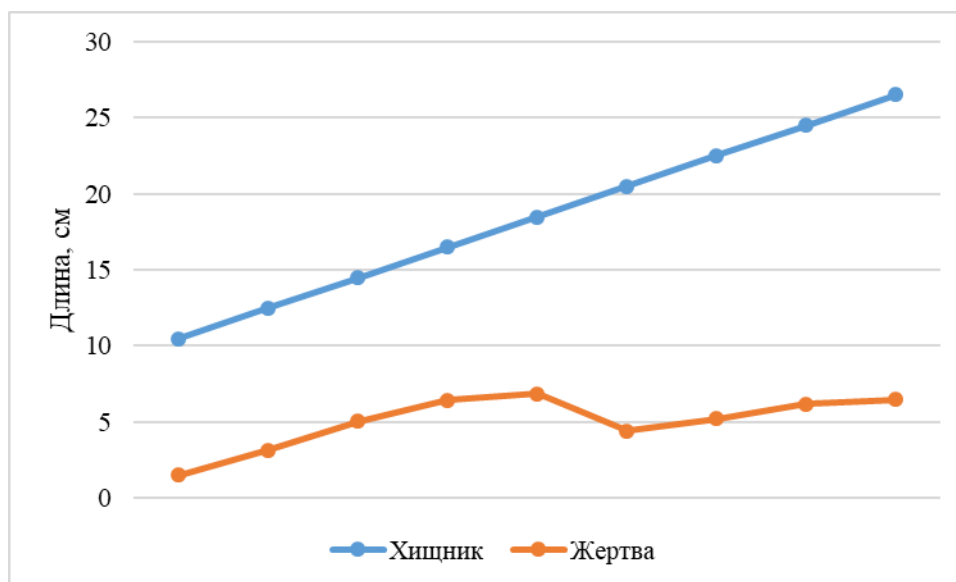


Рис. 32 Соотношение средних абсолютных размеров окуня и его жертв

ГЛАВА 5. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ОКУНЯ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Экологические формы. Доказано, что в условиях водохранилищ у популяций рыб, обитающих в них, создаются предпосылки для протекания микроэволюционных процессов, формирования локальных стад, образования морф и т.д., то есть формальностей, усложняющих их внутривидовую структуру (Поддубный, 1971; Кузнецов, 1978; Герасимов, 2011 и др.).

Изучение внутривидовой структуры окуня Рыбинского водохранилища показало, что она достаточно сложна (Световидова, 1960; Ильина, 1970; Павлов, 2005; Рыбы Рыбинского..., 2015). Именно для Рыбинского водохранилища были описаны две формы – крупная, быстрорастущая, обитающая в пелагической зоне водохранилища и, мелкая – медленнорастущая, населяющая только побережья. Следует отметить, что для других водохранилищ Волжско-Камского каскада аналогичные крупные работы по оценке структуры популяции окуня, к сожалению, не проводились.

Попытка выявления экологических форм в популяции речного окуня в нижних плесах Куйбышевского водохранилища была предпринята В.М. Чиковой (1973), по результатам которой автор указывает, что данные формы в водохранилище ею не встречены. Отмеченные как в побережье, так и в русловых зонах стада окуня являются разновозрастными особями одной группы, с различным характером питания (Чикова, 1970). Несмотря на это, в низовьях Куйбышевского водохранилища данным автором были выделены 4 локальных стада, имеющих отличия в морфологии, размерно-возрастном составе, упитанности и морфофизиологических индикаторах (Чикова, 1973).

Разделение экологических форм у окуня происходит уже на ранних этапах индивидуального развития в результате того, что молодь одного поколения оказывается в неодинаковых условиях, вследствие растянутости нереста или места его прохождения и в последствие дифференцируется по характеру питания и темпу роста (Дгебуадзе, 2001; Шатуновский, Рубан, 2013). А.Е. Бобырев (2013) при помощи модели, построенной на биоэнергетических принципах, показал,

что переход молоди окуня из прибрежного биотопа в пелагический происходит по мере истощения кормовых ресурсов и различия между данными экологическими формами увеличиваются (особенно в темпах роста) при переходе окуня на питания рыбной пищей (Рыбы Рыбинского..., 2015).

Несмотря на это Ю.Ю. Дгебуадзе отмечает, что у окуня своеобразный переход из одной формы в другую происходит в течение онтогенеза и особи, принадлежащие к разным экологическим формам в начале онтогенеза, в конце жизни могут быть уже отнесены к одной и той же форме (Дгебуадзе, 1998).

Первоначально, нами для выявления экологических форм у окуня Куйбышевского водохранилища были проведены исследования по оценке некоторых черт его биологии: различий размерно-возрастного состава и фенотипа (Тележникова и др., 2019), темпов роста (Тележникова и др., 2021), а также характера питания и пр. (Тележникова и др., 2021). В дальнейшем исследования были углублены.

Изучение характера распределения молоди окуня в прибрежье при помощи мальковых съемок показало, что дифференциация сеголеток окуня к осени по размерам не наблюдается (рис. 33). В целом, частота встречаемости размеров сеголеток окуня в уловах характеризуется нормальным распределением ($SW=0,89$), со средним значением длины $5,8\pm 0,1$ см, и модой 6,0 см. Определенную разницу в средних размерах сеголеток в разные годы мы объясняем условиями нагула и продолжительностью вегетационного сезона в конкретном году.

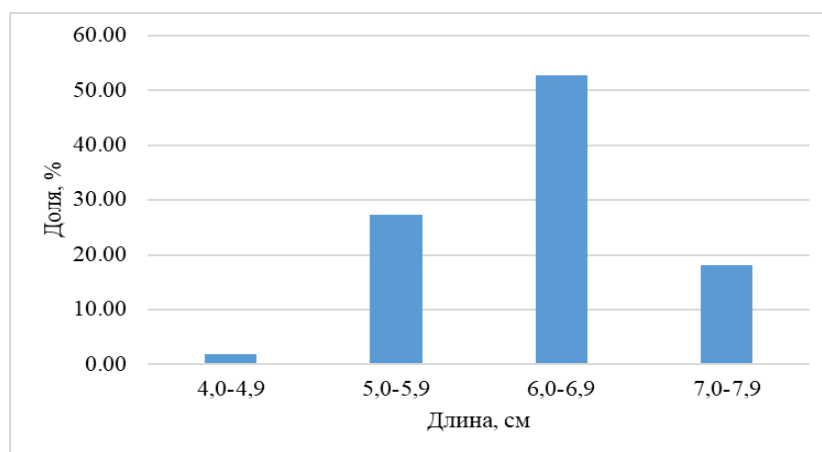


Рис.33 Размерный состав сеголеток окуня из уловов малькового бредня с 2012 по 2020 гг.

По данным Л.К. Ильиной (1970), с момента выклева личинок и до сентября среди молоди окуня происходит ее разделение по размерам: особи с низким начальным темпом роста образуют прибрежную форму, с высоким – глубинную форму и к окончанию вегетационного сезона формируется четкая двувершинность распределения особей одной генерации, чего не отмечается в Куйбышевском водохранилище по результатам наших исследований.

Можно предположить, что уже в более старшем возрасте ювенильная молодь окуня, вышедшая из прибрежья в пелагическую зону водохранилища, должна встречаться здесь в определенной доле среди местного сообщества рыб. Но как показали совместные ресурсные и мониторинговые исследования Татарского филиала ВНИРО и ИБВВ РАН последних лет, в уловах пелагического малькового трала молодь окуня в скоплениях рыб пелагиали практически не встречается, имея численность менее 0,5%. В 60-70-е гг. прошлого столетия молодь окуня в структуре уловов глубоководных зон водохранилища занимала более значительную величину (3-12%), но также встречалась и в прибрежье (Махотин, 1973). Ю.М. Махотин (1973) на примере разрезов через водохранилище на нескольких плесах показал, что молодь окуня массово отмечалась как на затопленных поймах р. Волга и Кама, так и в русловых зонах этих рек. За 10-15 мин. траления вылавливалось до 2218 экз. сеголеток окуня в ночное время.

По нашему мнению, в те годы экологические формы у окуня могли формироваться в результате неоднородности родительских стад по местам откладки икры – низкая степень подготовки ложа водохранилища к затоплению способствовала образованию естественных глубоководных нерестилищ для окуня на затопленных не сведенных лесах, кустарниках и т.д. в результате чего прибрежные и глубоководные группировки молоди этого вида были изолированы изначально. Такая форма морфогенеза в это время была характерна и для леща Куйбышевского водохранилища (Цыплаков, 1972). В последствие с разрушением и заилением этих нерестилищ и формированием многочисленных прибрежных ассоциаций макрофитов, участки для его размножения сместились в

литораль, а нерест в глубоководной части водохранилища у окуня сегодня уже практически не отмечается, численность его молоди здесь как отмечалось выше, крайне низка. Вследствие этого, в настоящее время формирование запасов окуня в основном приурочено к литорали водохранилища.

Следующим этапом жизненного цикла окуня, на котором идет разделение его на группировки, является изменение характера питания (Рыбы Рыбинского..., 2015). С достижением окунем определенной длины тела, часть особей одного поколения переходит на питание рыбным кормом и всю жизнь остается ихтиофагом и планктофагом, или же имеет смешанный тип питания, в зависимости от изменений условий обитания, в том числе и сезонных (Дгебуадзе, 2001). Остальные особи всю жизнь продолжают питаться донными беспозвоночными и зоопланктоном.

Наши исследования показывают, что рыбные объекты в составе пищи окуня Куйбышевского водохранилища начинают встречаться при достижении им двухлетнего возраста и размеров тела в 10,5 см, что соответствует общеизвестным показателям для всего его ареала. При этом определенной специализации по типу питания у окуня мы не отметили. Все исследуемые разновозрастные особи группировок различных участков водохранилища, в том числе рыбы из открытых плесов зоны батиаля имели в основном смешанный тип питания, что обусловлено именно условиями обитания, в которых он находится (табл. 34). Взрослые окуни, даже самых предельных возрастов в глубоководных зонах водохранилища массово продолжают питаться, в том числе и беспозвоночными. В зоне литорали и заливах наблюдается выраженный переход на питание рыбой в осенний период, когда молодь некоторых видов рыб становится доступной для поедания. Поэтому, как отмечено, факт доступности кормовых объектов для потребления в пищу для окуня является первостепенным, вследствие чего, облигатные группы окуней-ихтиофагов в Куйбышевском водохранилище не встречены.

Таблица 34 - Спектр питания окуня на разных участках Куйбышевского водохранилища (по уловам 2018-2020 гг.)

Показатель	Средняя часть Волжского плёса	Открытая часть Волжско-Камского плёса	Верховья Мешинского залива	Мешинский залив Волжско-Камского плёса	Приплотинный плёс
Наличие/отсутствие беспозвоночных (+/-)	+	+	+	+	+
Наличие/отсутствие рыбных объектов (+/-)	+	+	+	+	+
Минимальный размер окуня-хищника, см	11,5	12,0	12,0	10,5	10,5
Минимальный возраст окуня-хищника, лет	2+	2+	2+	1+	2+

Таким образом, популяция окуня Куйбышевского водохранилища в целом имеет смешанный тип питания и представлена всеми тремя группами по типу питания - планктофагами, бентофагами и хищниками, доля которых в составе группировок изменяется в связи с биотопическими, возрастными и сезонными особенностями. Подобная черта экологии окуня встречается нередко и обнаруживается в крупных водоемах озерно-речного типа (Дгебуадзе, 2001; Лесонен, Шустов, 2017; Барановский, Соколов, 2010).

Вследствие этого характеристика линейного роста у окуней различных участков Куйбышевского водохранилища имеет определенные отличия и связана с характером питания той или иной группировки (Тележникова и др., 2020). Окуни сублиторали, потребляющие наиболее разнообразную пищу, отличаются наибольшими средними ежегодными приростами (3,74 см в год).

Выявленные морфологические особенности у популяции окуня Куйбышевского водохранилища показывают, что она достаточно однородна. Анализ окуней из группировок различных участков Куйбышевского водохранилища, показал, что по морфологическим признакам исследуемые выборки практически не имеют значимых отличий, обусловленных характером местообитания (прежде всего гидрологией). Согласно некоторым представлениям прибрежная форма окуня имеет более брусковатое и высокое

тело, тогда как глубинная форма окуня характеризуется заостренным рылом, имеет прогонистое тело и большее количество жаберных тычинок (Мартынов, 1958; Malmquist *et al.*, 1992; Schluter and McPhail, 1992, 1993; Robinson and Wilson, 1994; Snorrason *et al.*, 1994; Svanbäck and Eklöv, 2002). Нами показано, что по пластическим признакам значимых отличий в строении тела окуня нет ни на одном из исследуемых участков, меристические признаки варьируют в пределах 2,0-8,0%. По показателю высоты тела окунь Куйбышевского водохранилища характеризуется как вид, больше приспособленный к активному плаванию.

Фенотипическая характеристика популяции окуня свидетельствует о наличии в Куйбышевском водохранилище обособленных кластеров, образованных в Волжской и Камской частях водохранилища с характерными для каждой показателей поперечно-полосатой пигментации. Ярко выражены изменения значений среднезонального индекса пигментации в сторону его увеличения от минимальных на речных участках водохранилища, расположенных в его верховьях, до максимальных в нижних плесах, где уже формируются лимнические условия. Поэтому группировки окуня в нижних плесах имеют высокую локализацию и по величине коэффициента поперечно-полосатой пигментации. Но в целом для большей части популяции окуня Куйбышевского водохранилища характерна типичная озерная окраска тела. Вариация данного признака у окуней из различных экологических зон Куйбышевского водохранилища повсеместно имеет нормальное распределение ($SW=0,92$). Логнормальных или биномиальных распределений коэффициента пигментации в различных биотопах Куйбышевского водохранилища у окуня нами не отмечено. Это говорит о том, что группировки окуней из различных экологических зон Куйбышевского водохранилища носят в себе смешанные признаки фенотипов, характерных как для прибрежья, так и зон пелагиали.

Таким образом, с учетом проанализированного выше материала, выделить две классические экологические формы (прибрежную и глубинную) у окуня

Куйбышевского водохранилища на наш взгляд нельзя, что и ранее отмечалось другими авторами (Чикова, 1970). Широкий спектр приспособительных качеств окуня при выборе мест нереста и объектов питания позволяет формироваться в популяции этого вида субпопуляциям, которые максимально используют ресурсы того биотопа, где они обитают.

Локальные стада. На основании результатов, полученных в процессе анализа первичного материала было выявлено, что для популяции окуня Куйбышевского водохранилища свойственно образование локальных стад. Как отмечалось выше, в нижних плесах водохранилища в свое время были выявлены четыре стада (Чикова, 1970; 1973), три из которых были обнаружены в Усинском, Сусканском и Черемшанском заливах. Аналогичные локальные группы рыб нами были обнаружены и в верхних участках водохранилища, также в верховьях крупных заливов (Мешинский и Сидельниковский). В данном случае их образованию также способствует частичная географическая и экологическая изоляция в заливах.

Отмечено, что рыбы в Мешинском и Сидельниковском заливах имеют короткую размерно-возрастную структуру и минимальные показатели среднего возраста. Половая структура данных стад характеризуется значительным преобладанием в них самок и более коротким жизненным циклом самцов (макс. – 5 лет). Здесь же в заливах среди всей популяции водохранилища выявлено минимальное количество элементов окраски тела (всего три), что определяется высоким уровнем инбридинга у изолированных группировок, учитывая, что данный признак наследуемый (Шайкин, 1990; Зеленецкий, 1992; Зеленецкий, Изюмов, 1994). Следовательно, можно предположить, что скрещивание особей происходит только внутри данной группы. Характер питания окуней, например, в верховьях Мешинского залива также имеет свои особенности, отличные даже от сородичей в низовьях данного залива.

На основании вышеприведенных аргументов, можно полагать, что в связи с высокой экологической пластичностью вида, внутри популяции окуня Куйбышевского водохранилища в обособленных участках, а именно в заливах

образуются отдельные локальные стада, отличающиеся по многим биологическим показателям от основной части популяции и приспособленные к обитанию в условиях с ограниченными ресурсами, что влияет на качественную характеристику локального стада.

ГЛАВА 6. СРЕДНЕВЗВЕШЕННОЕ СОДЕРЖАНИЕ РТУТИ В МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ ОКУНЯ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Наиболее токсичным химическим элементом, который представляет наибольшую опасность для водных биоресурсов и, как следствие, создает потенциальную опасность для организма человека, является ртуть, особенно в ее органических соединениях – метилртути (Ртуть..., 1979; Трахтенберг, Коршун, 1990; Moore, 1991).

Возведенные искусственные водоемы затопили большие площади земель, и под водной толщей более интенсивно стали развиваться различные микроорганизмы, которые, в свою очередь, разлагают органические остатки. Вторичным веществом процесса разложения в водной среде является метилирование ртути и увеличение ее фоновых концентраций в воде (Ртуть в водохранилищах..., 1995).

Накопление ртути в рыбе напрямую зависит от поступления этого металла в водоемы, куда ртуть попадает в основном с ливневыми потоками в виде растворов и взвесей (Горбунов и др., 2018), поэтому концентрации ртути в донных отложениях у крупных городов всегда повышены (Nesky et al., 1991). При поступлении в водную среду ртуть под действием ряда факторов (большое количество органического вещества, низкое содержание кислорода, низкие значения pH и др. (Сухенко, 1995)) переходит в метильную форму, биомагнифицируется с каждым последующим трофическим звеном в пищевой цепи (Deribe et al., 2014), накапливается в ихтиофауне (рис. 34) и потребляется человеком, стоящим на вершине данной экологической пирамиды.

Из работы (Gorbunov et al., 2016) известно, что метилированные формы ртути, накопленные в рыбе, обладают большой растворимостью в жирах и легко проникают через клеточные барьеры. В свою очередь, рыба поглощает ртуть как непосредственно из воды через жабры, так и из пищи.

Поэтому хищные рыбы, занимающие наиболее высокое положение в пищевой цепи водной экосистемы, содержат в своей мышечной ткани наиболее

количество ртути. Ввиду чего, ученые неоднократно доказывали, что чрезмерное употребление в пищу хищных рыб, может негативно отразиться на состоянии здоровья человека (Немова и др., 2014).

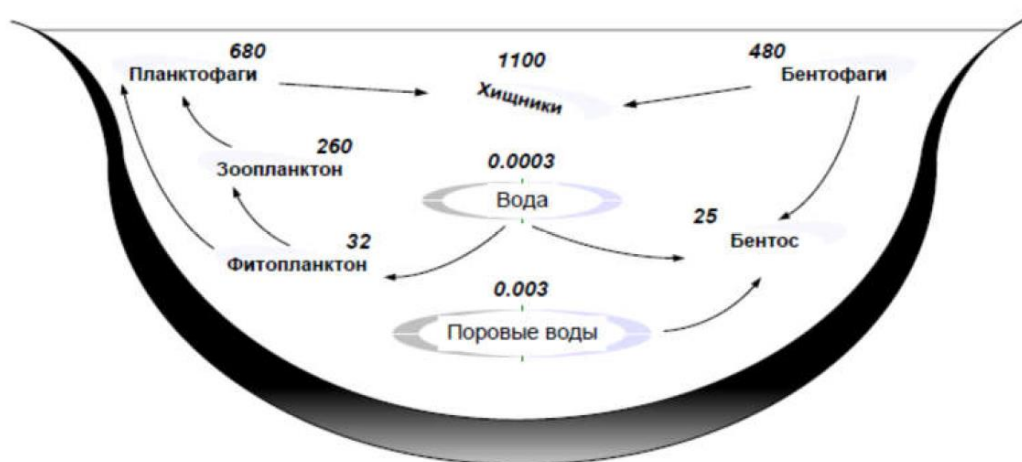


Рис. 34 Распределение концентрации ртути по уровням трофической цепи экосистемы оз. Оногадо (шт. Нью-Йорк), загрязненного ртутными стоками (Heath, 2002)

Часто в качестве модельного представителя ихтиофауны при изучении закономерностей накопления ртути рыбой в водоемах и водотоках разной типологии используется речной окунь (Комов и др., 2017).

Основным критерием качества рыбы и рыбной продукции в водоемах служит значение предельно допустимой концентрации (ПДК) ртути в мясе рыб (Горбунов и др., 2018).

Максимально допустимая, по рекомендациям ВОЗ, доза метилртути может поступить к человеку при потреблении всего 50 г хищной рыбы. По нормативам, действующим в России содержание ртути в пресноводной хищной рыбе не должно превышать 0,6 мг/кг (Перечень рыбохозяйственных нормативов, 1999).

Первые научные результаты по исследованию содержания ртути в рыбе были получены для американского водохранилища Willard Bay и опубликованы в 1974 году (Smith et al., 1974), тогда концентрация ртути в мышечной ткани окуня колебалась от 0,3 до 7,3 мг/кг. В России высокие уровни накопления ртути (3,04 мг/кг) были впервые зарегистрированы у окуня, обитающего в малых кислотных озерах (Stepanova and Komov, 1997).

В настоящее время данное направление очень актуально среди ученых-исследователей и проводится регулярно для большинства рыбохозяйственных водоемов. Так, например, выявлено, что содержание ртути в мышцах пресноводных рыб колеблется в очень широких пределах: у окуня Рыбинского водохранилища содержание ртути варьирует от 0,03 до 0,46 мг/кг (Комов и др., 2004), у окуня водоемов Вологодской области – от 0,01 до 1,51 мг/кг (Тропин и др., 2019), у окуня бассейна реки Печора – от 0,072 до 0,129 мг/кг (Melnikov et al., 2005). Минимальные значения концентрации ртути (от 0,005 до 0,041 мг/кг) отмечены у окуня, выловленного в пресноводных водоемах Северо-Кавказского региона (Кораблина и др., 2019), максимальные (до 1,56 мг/кг) – у окуня из р. Кемийоки в Финляндии (Porvari et al., 1998).

По некоторым литературным источникам (Овсепян, 2018), наибольшие количества ртути обнаруживаются в печени рыб, по другим (Гремячих и др., 2019) - наибольшему воздействию ртути подвержены мышцы рыб.

В целом, рыбы, обитающие в водоемах, подверженных загрязнению ртутью, испытывают феномен тугорослости, половая структура их популяции изменяется в сторону увеличения доли самок, проявляются морфологические нарушения и др. (Немова и др., 2014).

Влияние тяжелых металлов на рыб Куйбышевского водохранилища описано в работах Семенова Д.Ю. (2004), Говорковой Л.К. (2004), Сайфуллина Р.Р. (2006) и др. авторов, однако в данных публикациях не уделено значимое внимание именно ртутному загрязнению водоема и ихтиофауны.

На сегодняшний день, согласно информации, имеющейся в Государственном докладе «О состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан» (2019), качество поверхностных вод Куйбышевского водохранилища в основном колеблется в пределах класса: 3 «а» - загрязненные, 3 «б» - очень загрязненные. Одной из основных причин загрязнения вод является неудовлетворительное состояние очистных сооружений, что, в свою очередь, является первопричиной поступления токсичных химических элементов в водную среду, в ихтиофауну, а затем и в

организм человека. Это требует проведения регулярных наблюдений за содержанием ртути в гидробионтах (особенно в хищных рыбах) и применения в производствах современных технологий, способных исключить риски загрязнения водных объектов.

Для анализа содержания ртути в мышцах окуня Куйбышевского водохранилища, нами были выбраны восемь участков для сбора ихтиологического материала, из разных плёсов водохранилища, отличающихся между собой гидрологическими и гидробиологическими показателями (описание станций сбора материала приведено в главе 2 «Характеристика Куйбышевского водохранилища и станций исследования»).

По полученным данным (рис. 35), прослеживается снижение содержания ртути в мышцах окуня от речных, верхних участков водохранилища к озерным, нижележащим: от станции №3, расположенной в Тетюшском плёсе, до станции №1 Приплотинного плёса ($0,2\text{мг/кг} > 0,14\text{мг/кг} > 0,13\text{мг/кг}$); от станции №4 Волжского плёса до станции №6 Волжско-Камского плёса ($0,2\text{мг/кг} > 0,18\text{мг/кг} > 0,08\text{мг/кг}$); от станции №8 Камского плёса до станции №6 Волжско-Камского плёса ($0,43\text{мг/кг} > 0,23\text{мг/кг} > 0,08\text{мг/кг}$).

Очевидно также, что данная тенденция связана не только с гидрологическими параметрами участков сбора материала (глубина водохранилища, ширина и скорость течения) но, прежде всего и с расположением значительного количества очистных сооружений предприятий крупных городов в верхней, более проточной части Куйбышевского водохранилища, где и собирался материал (г. Новочебоксарск, г. Зеленодольск, г. Нижнекамск). Наименьшая концентрация ртути в мышцах окуня была зафиксирована у группировки рыб, обитающей в верховьях Мешинского залива, где отсутствует воздействие какой-либо промышленности и сельского хозяйства. Снижение концентрации ртути в нижних плесах водохранилища можно объяснить и увеличением объема водной массы в озерных плесах, где происходит значительное разбавление ртути в воде и как следствие уменьшение поступления дозы ртути в организм.

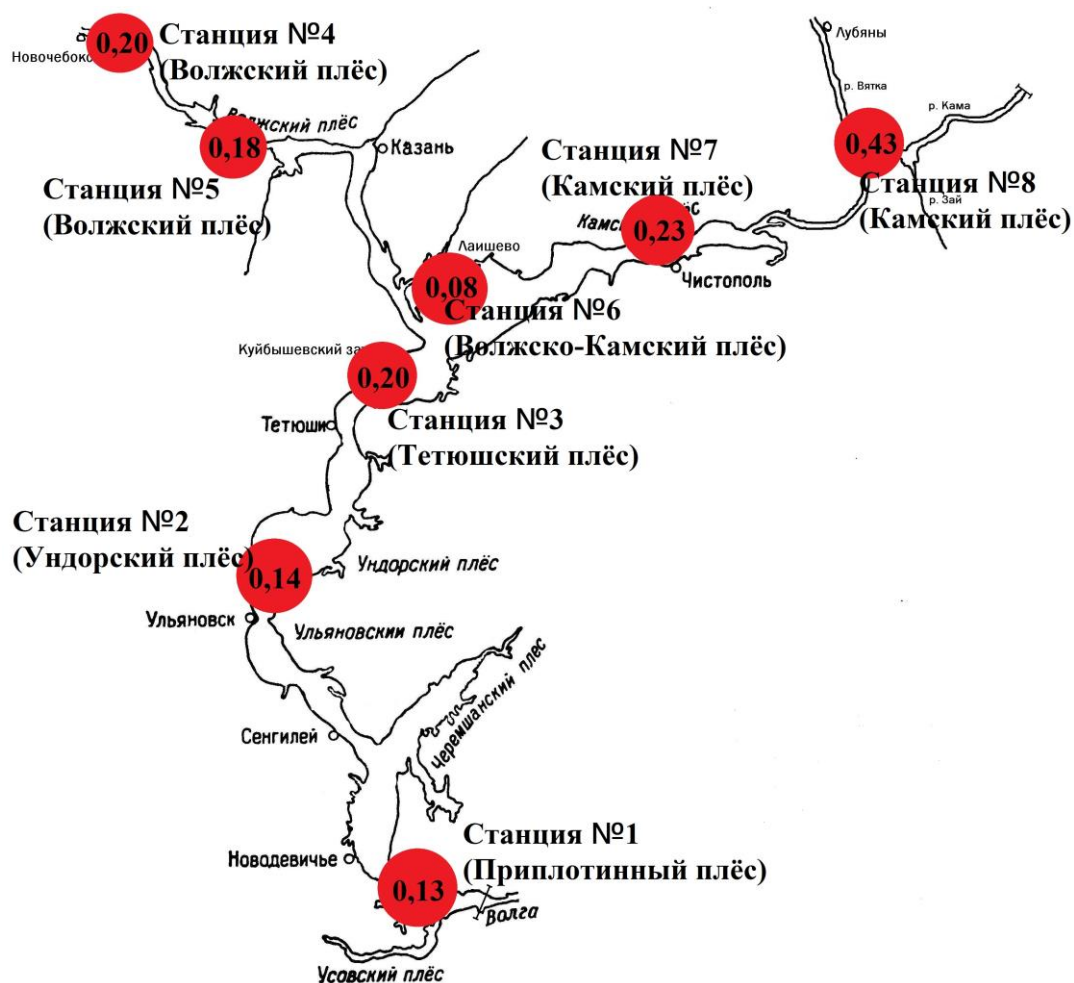


Рис. 35. Среднезвешенное содержание ртути (мг/кг) в мышцах окуня по станциям

Согласно литературным данным (Степанова, Комов, 2004), связь между аккумуляцией металла и размерно-массовыми характеристиками рыб отсутствует в тех участках, в которых масса пойманных рыб в выборке составляет менее 150 г.

Данный факт подтверждается результатами наших исследований (табл.35), средняя масса рыб, отловленных в Камском плёсе Куйбышевского водохранилища (254,3 г), превышает таковую в других участках исследования, в связи с чем можно проследить закономерное увеличение средней концентрации ртути (0,426 мг/кг) в данной выборке рыб. В остальных семи выборках (с массой рыб <150 г) взаимосвязь между массонакоплением и содержанием ртути не наблюдается ($r = -0,19$, $p = 0,05$).

Таблица 35 – Содержание ртути (мг/кг) в мышцах окуня Куйбышевского водохранилища

Участок сбора материала	N, экз.	Hg, мг/кг	Длина тела, см	Масса, г
Приплотинный плёс (г. Тольятти)	10	<u>0,050 – 0,226</u> 0,127±0,014	<u>17,0 - 22,2</u> 19,0±0,45	<u>122,0 - 237,0</u> 152,5±11,26
Ундорский плёс (с. Ундоры)	10	<u>0,085 – 0,201</u> 0,138±0,013	<u>17,5 – 20,0</u> 18,55±0,28	<u>122,0 – 183,0</u> 153,0±6,55
Тетюшский плёс (г. Болгары)	10	<u>0,153 – 0,317</u> 0,202±0,016	<u>17,5-20,0</u> 18,5±0,27	<u>133,0 – 169,0</u> 151,3±4,03
Волжский плёс (г. Новочебоксарск)	10	<u>0,084 – 0,308</u> 0,200±0,025	<u>13,5 – 16,0</u> 14,95±0,25	<u>64,0 – 138,0</u> 95,1±6,81
Волжский плёс (г. Зеленодольск)	10	<u>0,052 – 0,273</u> 0,183±0,022	<u>10,0 – 19,5</u> 15,8±0,91	<u>30,0 – 197,0</u> 107,5±15,79
Волжско-Камский плёс (с. Рождествено)	10	<u>0,064 – 0,116</u> 0,081±0,005	<u>13,0 – 16,5</u> 15,6±0,36	<u>70,0 – 104,0</u> 85,2±3,87
Камский плёс (г. Чистополь)	10	<u>0,121 – 0,377</u> 0,232±0,026	<u>12,0 – 19,5</u> 14,75±0,83	<u>40,0 – 162,0</u> 76,1±13,74
Камский плёс (г. Мамадыш)	10	<u>0,244 – 0,595</u> 0,426±0,042	<u>19,5 – 24,5</u> 21,45±0,52	<u>180,0 – 363,0</u> 254,3±22,06
Примечание: над чертой – минимальное и максимальное значения, под чертой – среднее значение				

Накопление метаболически активной метил- и диметилртути в придонной фауне и планктоне, а вместе с этим и у животных следующих трофических уровней зависит от рН водной среды (Лапердина, 2000): так по мере снижения рН в воде, возрастает содержание ртути в гидробионтах (Жуйкова, Безель, 2018).

Сопряженное варьирование концентрации ртути в окуне с водородным показателем (рН) в Куйбышевском водохранилище подтверждает отрицательный коэффициент корреляции ($r = -0,71$, $p = 0,05$). При наиболее высоком значении рН, равном 8,73, отмеченном в Волжско-Камском плёсе фиксируется минимальное содержание ртути в мышцах (0,081 мг/кг), и, напротив, наименьшее значение водородного показателя в Камском плёсе соответствует наибольшей концентрации ртути в мышцах рыб данной выборки (рис.36).

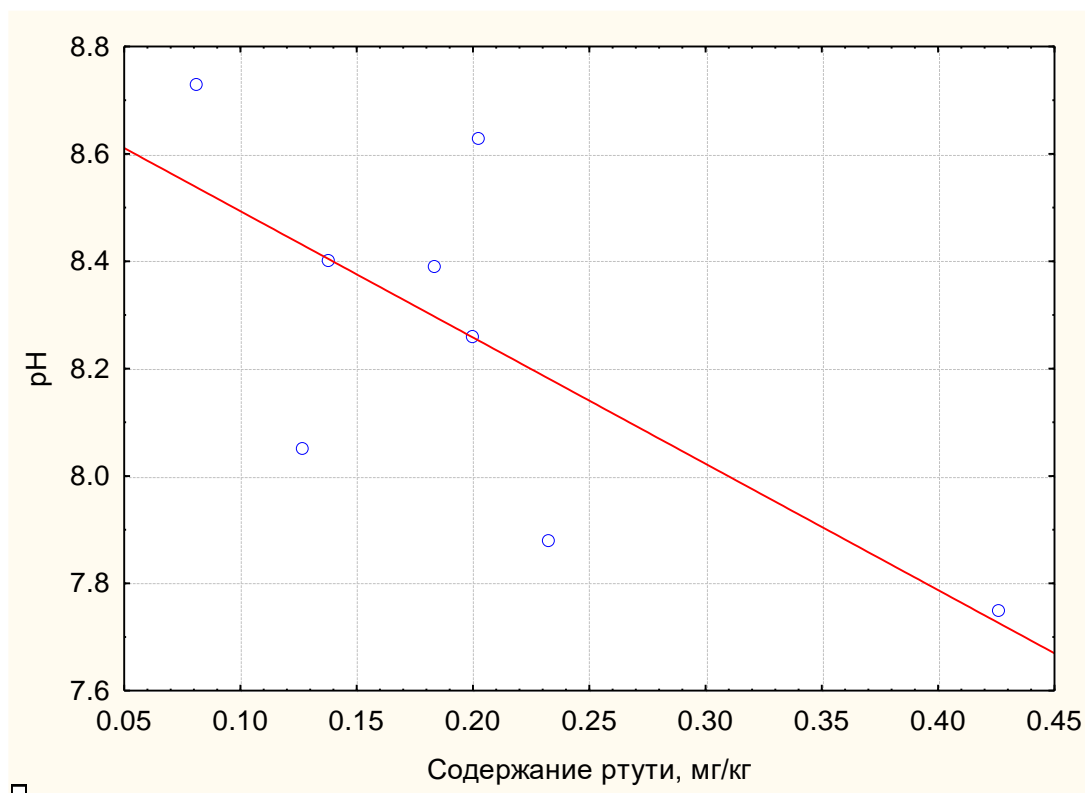


Рис. 36 Зависимость содержания ртути (мг/кг) в мышцах окуня от рН водной среды

Обобщая вышеизложенные данные, можно сказать, что, содержание ртути в мышцах окуня Куйбышевского водохранилища находится в пределах от 0,081 до 0,426 мг/кг, составляя в среднем $0,199 \pm 0,02$ мг/кг по водохранилищу, что не выходит за пределы допустимых концентраций (ПДК) рыбохозяйственных нормативов (0,6 мг/кг). Наименее подвержены ртутному заражению группировки окуня, обитающие вне зоны воздействия крупных городов.

ГЛАВА 7. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ОСВОЕНИЕ ЗАПАСОВ ОКУНЯ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

7.1. Промысел окуня

В 1951 году до образования Куйбышевского водохранилища окунь входил в группу сорных и малоценных видов рыб (Лукин и др., 1950), а его доля в промысловых уловах на Средней Волге составляла 10,91% (Гайниев, 1955).

С заливом Куйбышевского водохранилища, в новых условиях обитания, промышленное освоение окуня продолжилось, но ввиду ряда факторов, а именно относительной малочисленности и низкой ценности вплоть до конца 1960-х гг. он входил в группу «мелкий частик» (Цыплаков, 1972). Вычленение многих видов этой группы, в т.ч. и окуня из общей массы в отдельные строки в статистике началось, после введения в водохранилище в эти годы практики селективного лова малоценных видов в нерестовый период (Цыплаков, 1972). Например, по итогам этой работы в 1969 г вылов окуня в запретный период составил 10,72 т или 5,9% от всего объема добытого мелкого частика. В 1970 г селективный вылов окуня в нерестовый период уже достиг 29,8 т или 6,2%. Всего в эти годы (по имеющимся в нашем распоряжении данным), вылов окуня колебался от 10,9 до 109,8 т (табл. 36).

Таблица 36 - Вылов окуня в Куйбышевском водохранилище в 1969-1988 гг.

Год	1969	1979	1980	1984	1985	1986	1987	1988
Вылов, т	25,6	109,8	60,9	76,1	83,0	10,9	51,0	8,9

Согласно официальным данным промысловой статистики, в 90-е гг. прошлого столетия уловы окуня в Куйбышевском водохранилище находились на уровне 36,8 т и каких-либо тенденций в увеличении или уменьшении вылова не отмечалось (рис.37). Наблюдаемая в те годы сложная обстановка в стране не способствовала точному ведению статистики, а степень освоения запасов окуня в целом по всей видимости была недостоверна.

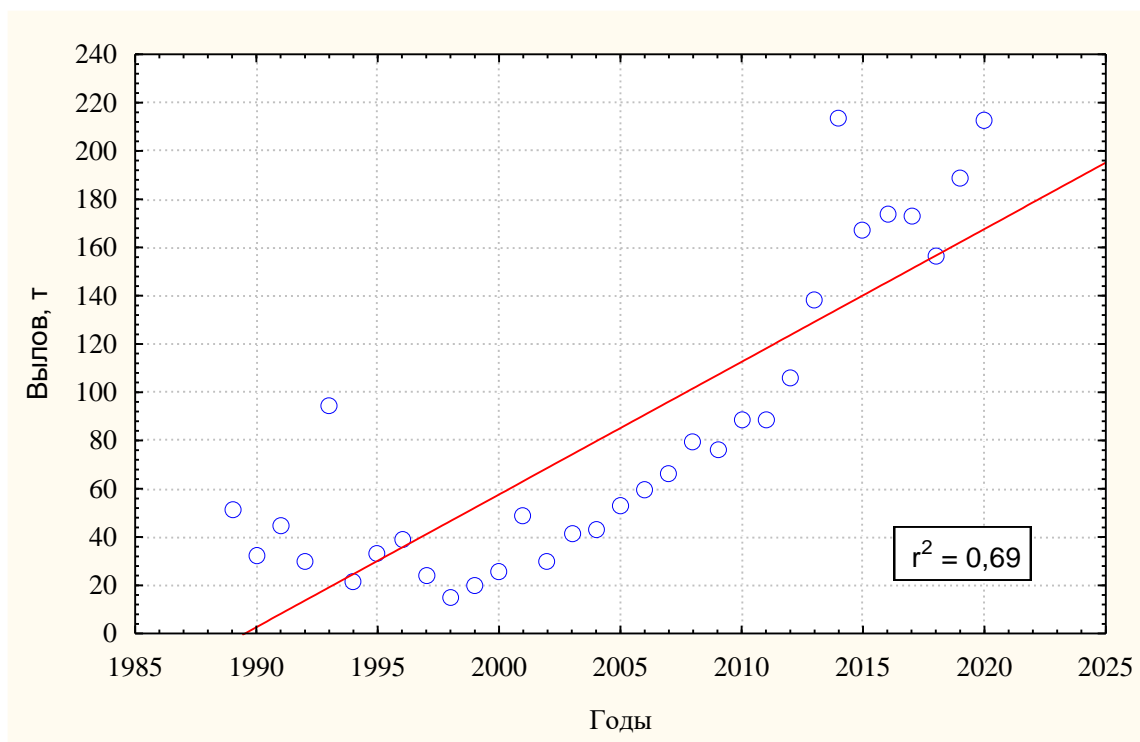


Рис.37 Динамика промыслового вылова окуня в Куйбышевском водохранилище в 1989-2020 гг.

Начиная с 2000 г, доля окуня в промысле ежегодно увеличивается и достигает максимальных значений в 2014 и 2020 гг., при величинах 213,3 т и 213,1 т, соответственно, составив в среднем 5,1% от общей добычи рыбы в водохранилище. Это максимальная доля окуня в уловах за всю историю ведения промысла данного вида в Куйбышевском водохранилище. В качестве примера приведем сведения о вылове окуня в Ириклинском водохранилище (Оренбургская область), имеющее в 24 раза меньшую площадь, чем Куйбышевское водохранилище, но здесь ежегодная добыча окуня достигает 200-250 т (Лайус и др., 2020).

Анализ промысловой статистики при помощи регрессионного анализа показал, что наблюдается достоверное увеличение уловов за последние 20 лет (2000-2020 г) ($r^2=0,87$; $p=0,05$). Средний показатель удельного веса окуня в уловах промысловиков от общего объема добытой рыбы в водохранилище за последние 20 лет составил 3,13% (табл. 37), а среднемноголетнее количество вылавливаемого окуня за это время составляло $106,24 \pm 13,69$ т.

Таким образом, за двадцатилетний период объемы промышленных уловов окуня в Куйбышевском водохранилище имели ежегодную тенденцию к повышению, и к концу 2000-х годов их рост увеличился в 8,4 раза.

Таблица 37 - Объемы промысловых уловов окуня в Куйбышевском водохранилище за 2000-2020 гг. (официальная статистика Средневолжского ГУ Росрыболовства), т

Год	Субъект РФ					Итого, т	Доля в промысле, %
	Марий Эл	Чувашия	Татарстан	Ульяновск. обл.	Самар. обл.		
2000	1,5	0,2	3,1	15,2	5,4	25,4	0,9
2001	1,6	0,7	10,6	26,5	9,6	49,0	1,1
2002	1,3	1,1	9,0	9,5	8,7	29,6	1,8
2003	0,9	0,4	4,8	30,2	5,3	41,6	2,0
2004	0,8	0,1	11,1	20,5	10,6	43,1	2,2
2005	0,3	0,2	18,3	16,7	17,7	53,2	2,5
2006	0,2	0,3	19,8	22,7	16,6	59,6	2,3
2007	1,5	0,6	25,2	21,9	16,8	66,0	2,3
2008	1,3	1,2	33,5	24,4	19,5	79,9	2,5
2009	0,9	1,4	37,0	21,4	15,7	76,4	2,6
2010	2,4	2,1	36,6	30,2	17,1	88,4	2,9
2011	2,5	2,0	41,6	25,3	17,3	88,7	2,8
2012	2,8	2,5	56,7	25,7	18,0	105,7	3,1
2013	2,8	2,3	90,1	28,3	15,2	138,7	4,1
2014	4,8	2,5	112,5	79,4	14,1	213,3	5,1
2015	3,5	2,6	77,1	74,2	9,5	166,9	5,0
2016	3,5	2,8	82,2	69,4	15,9	173,8	4,4
2017	1,9	2,5	107,3	43,6	17,9	173,2	4,6
2018	2,1	2,3	90,4	35,9	25,7	156,4	4,1
2019	5,7	2,7	113,1	38,8	28,7	189,0	4,7
2020	4,1	1,6	132,6	50,9	23,9	213,1	4,7
Среднее	2,21±0,32	1,53±0,21	52,98±9,14	33,84±4,24	15,68±1,33	106,24±13,69	3,13±0,28

За последние 4 года, «основную долю (более 50 %) промышленного вылова окуня в Куйбышевском водохранилище стала вносить Республика Татарстан» (Тележникова, Сайфуллин, 2017), что объясняется, прежде всего, наибольшей акваторией водохранилища в пределах данного субъекта, хотя в начале 2000-х годов на первом месте по вылову этого вида была Ульяновская область. В целом, имеются достоверные тренды увеличения вылова окуня во всех пяти субъектах России, имеющих акваторию на Куйбышевском водохранилище ($r^2 =$ от 0,44 до 0,89; $p=0,05$). При современном развитии промысла и состояния запаса этого вида отмечается прямая зависимость величины уловов окуня от площади акватории субъекта России ($r = 0,99$; $p=0,05$).

Рост вылова окуня в Куйбышевском водохранилище может быть обусловлен двумя основными факторами. Первым и, по-видимому, основным, является увеличение его запасов в водохранилище, вторым – изменение характера ведения промысла, а именно усиление вылова мелкого частика, в том числе и окуня.

Подтверждением вышесказанного служит анализ состояния запасов окуня и в других волжских водохранилищах. В Волгоградском водохранилище доля в промысловом улове окуня также составляет около 3% (Шашуловский, Мосияш, 2010), в начале 2000-х годов отметился резкий тренд увеличения его запасов, даже при высокой степени их использования. По мнению авторов, это, прежде всего, связано с трансформацией ихтиофауны водохранилища и увеличением доли высокопродуктивных видов литорали, к которым относится и окунь (Шашуловский, Мосияш, 2010). В Рыбинском водохранилище также отмечен тренд роста запасов окуня, максимальный его вылов за время существования водохранилища также приходится на последние годы – в 2012 г его добыли в объеме 177 т (Рыбы Рыбинского..., 2015). Предполагается, что вследствие снижения запасов ценных видов рыб промысел стал более интенсивно использовать запасы мелкого частика.

На большинстве водоемах России, последние 20-30 лет, промысел ориентировался на изъятие ценных в рыбохозяйственном отношении видов (Шашуловский, Мосияш, 2010; Герасимов и др., 2011; Богданов, 2011). Вместе с этим шло снижение рыболовного пресса на рыб, входящих в группу «мелкий частик» - густеры, плотвы, синца, окуня и др. (Современное состояние..., 2008; Северов, 2012). Данные процессы являются негативными, т.к. эти виды, более пластичные в экологическом отношении, являются трофическими конкурентами ценных видов рыб (Ермолин, 1986; Слынько и др., 2000), при более высокой эффективности их естественного воспроизводства (Кузнецов, 1978).

Таким образом, рост вылова окуня во многих водохранилищах России в т.ч. и в Куйбышевском, объясняется как последствиями ведения многие годы промысла, направленного на добычу ценных видов, так и в результате сукцессии

водохранилищ, в процессе которой окунь в виду высокой экологической пластичности и приспособительных качеств, рассмотренных в предыдущих главах, получает значительное преимущество для роста своей численности.

Как следствие, в настоящее время, на некоторых участках Куйбышевского водохранилища, прежде всего в его южных плесах, где другие виды малоценных рыб вследствие отсутствия оптимальных экологических условий для размножения не получили развития, именно окунь имеет значительную долю в уловах мелкочейных сетей.

7.2. Любительское рыболовство

Наряду с промышленным рыболовством в Куйбышевском водохранилище повсеместно распространен и всесезонный любительский лов рыбы с использованием различных орудий лова. В связи с доступностью данного вида отдыха, число рыболовов-любителей растет, соответственно, увеличивается и влияние любительского и спортивного рыболовства на состояние рыбных запасов (Северов и др., 2014).

Окунь в Куйбышевском водохранилище является одним из доступных и часто встречаемых видов рыб в уловах рыболовов-любителей (Фаткуллин, Фаткулина, 1978; Северов и др., 2019). Для его вылова в период открытой воды в основном используется спининговый лов на различные виды блесен, в зимний период - подледный мормышечный лов. В качестве наживки наибольшей популярностью пользуется мотыль, опарыш и червь, но применяются и другие виды наживки, в том числе и искусственные.

Проведенные исследования показали, что наиболее интенсивно любительский лов окуня ведется в прибрежье и в крупных заливах, близ различных населенных пунктов. Одними из наиболее популярных среди рыбаков районов ловли окуня в Куйбышевском водохранилище, где его доля в уловах рыболовов-любителей составляет 30-50%, являются Сидельниковский затон, Свяжский залив, залив Лесная гавань (г. Казань), побережья у с. Сланцевый Рудник (Ульяновская область) и г. Ульяновск, а также вся акватория Приплотинного плеса.

Здесь, в Приплотинном плесе в течение 2015 г были проведены исследования состояния и влияния любительского рыболовства на водные биоресурсы. Исследованная площадь водоема составила 567,64 км². Места концентрации рыболовов-любителей отмечены вдоль береговых зон, чаще возле населенных пунктов, жителями которых они и являются (Хрящевка, Луначарский, Подвалье, Ягодное, Тольятти). Меньше всего рыболовов отмечено возле плотины ГЭС, где они встречались лишь вдоль левого берега, примыкающего к порту г. Тольятти и его заливу. Больше всего рыболовов-любителей наблюдалось на участках глубин до 10 м, в местах обитания и вылова окуня. Рассчитано, что за выходные дни, в зависимости от погодных условий, в акватории водохранилища присутствуют до 500 рыболовов-любителей, при этом средняя плотность ее заполнения достигает 0,87 чел./км².

Наиболее плотно облавливаются правобережные участки плеса от н.п. Мордово и Русская Бектяшка на севере до н.п. Усолье на юге, где скопления рыболовов достигают 10,6 чел./км². В местах «клева» рыбы, как правило, рыболовов еще больше. На левобережье активно используются участки водоема близ Тольятти и н.п. Луначарский, где плотность рыболовов достигает 3,1 чел./км².

В исследуемых участках водохранилища видовой состав уловов включает три вида рыб (рис.38), но основным добываемым видом является окунь, который отмечался у 66,7% респондентов и составил 82% всех уловов по численности. Размеры вылавливаемого окуня колебались от 13,0 до 27,0 см, составляя в среднем 20,0 см. При этом, на одного рыболова приходилось в среднем 3,8 экз. окуня, средней массой одной рыбы 133,8 г. Окунь вылавливается вблизи н.п. Подстепки и н.п. Усолье (исключительно), а также в нижних левобережных мелководных участках плёса.

Исходя из опросных данных, в Приплотинном плесе за один месяц рыболовами-любителями вылавливается в среднем 31570,2±3784 экз. рыб, составляющих, по расчетным данным в весовом выражении около 5 т. Доля окуня при этом составляла в массовом выражении 3442,6 кг или 25729,5 шт.

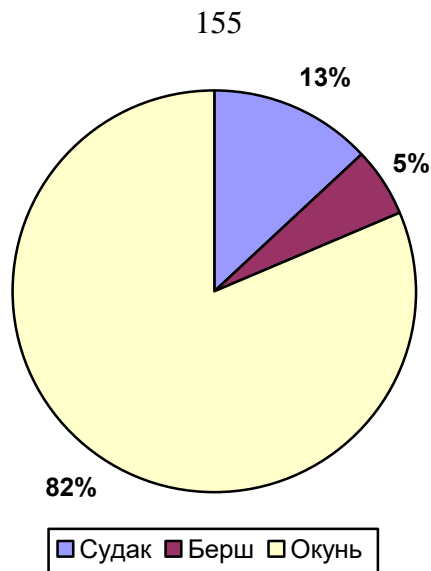


Рис. 38 Видовой состав уловов рыболовов-любителей в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища в 2015 г

Результаты наших исследований в акватории Республики Татарстан в 2017 г показали, что размеры окуня, отмеченные в уловах рыболовов-любителей в зимний период, варьировали от 5,0 до 25,0 см (рис.39), при средней длине рыб в 12,1 см (Северов и др., 2019).

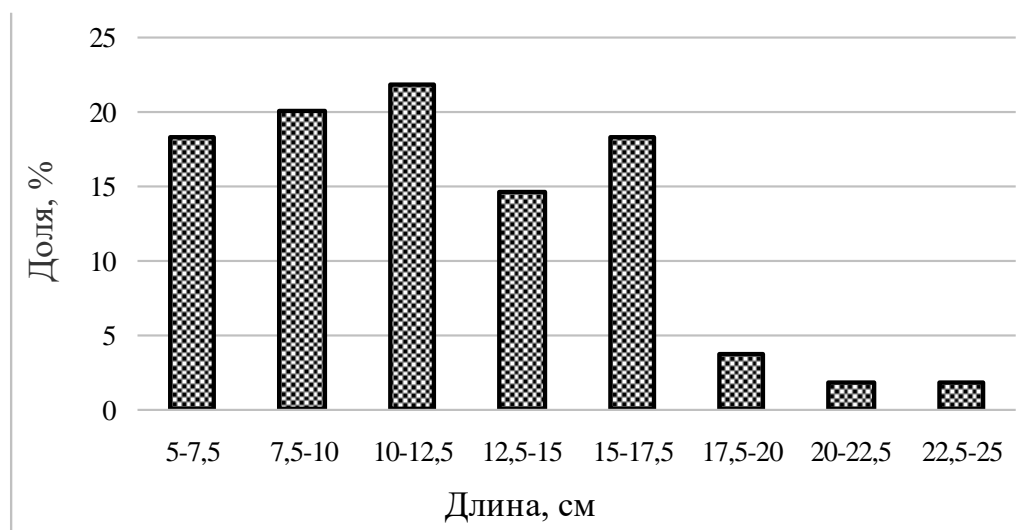


Рис. 39 Размерный состав окуня из уловов рыболовов-любителей на Куйбышевском водохранилище в зимний период 2017 г

В литературе имеется зафиксированный факт, что в 1975 году вылов окуня рыболовами-любителями в Куйбышевском водохранилище превысил в 28 раз объём промысла данного вида (Фаткуллин, Фаткулина, 1978), что конечно маловероятно, чему последовала объективная критика (Мосяш, 2012). Несмотря на это влияние любительского рыболовства на популяцию окуня

очевидно, но следует отметить, что в отличие от весьма селективного отбора рыб сетным промыслом, любительское рыболовство высокой степенью селективности в выборе объекта вылова из стада в зоне его облова все-таки не обладает.

Суммарный объем вылова окуня рыболовами-любителями, рассчитанный по методике Ю.И. Никанорова (1979) на Куйбышевском водохранилище в пределах Республики Татарстан за 2017 год составил 15,95 т, что в 6,5 раз меньше промыслового вылова в этот год (103,5 т). Идентичная тенденция сохраняется и в последующие годы исследования в других субъектах (в акватории Куйбышевского водохранилища). Для сравнения приведем имеющиеся статистические данные по Ульяновской области, где объемы вылова окуня рыболовами-любителями за 2017 год составили 9,0 т, что в 4,8 раза ниже объемов промысла (43,6 т). Всего же за 2017 г по расчетным данным общий вылов окуня рыболовами-любителями в Куйбышевском водохранилище достиг около 60,5 т.

На примере рассчитанных данных в 2017 году составлен график динамики вылова окуня в течение года в акватории Республики Татарстан (рис. 40).

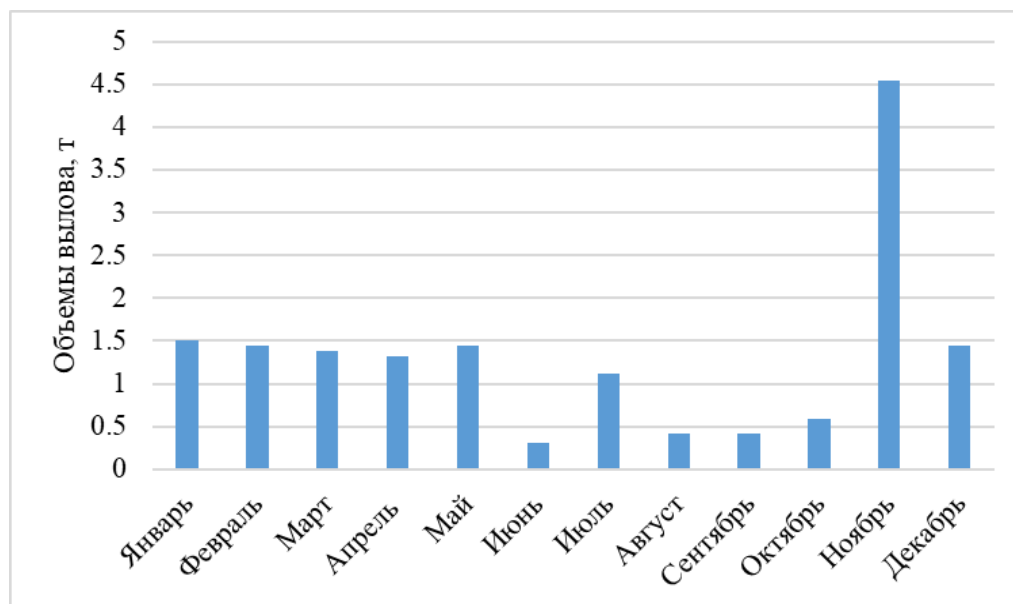


Рис. 40 Динамика объемов вылова окуня рыболовами-любителями в акватории Куйбышевского водохранилища в Республике Татарстан в 2017 г

Традиционно, в зимние и весенние месяцы наблюдается самая частая встречаемость окуня в уловах рыболовов-любителей и как следствие –

стабильные объемы его добычи. В ноябре наблюдается резкий рост уловов окуня, что связано с установлением ледостава на водоеме и открытием зимней рыбалки. В данный период лов идет в прибрежье и в заливах, где имеется безопасный лед. С увеличением толщины льда основная часть рыболовов-любителей переключается на добычу судака и берша в открытых участках водохранилища, вследствие чего добыча окуня снижается (Тележникова, Сайфуллин, 2017). Минимальные объемы вылова окуня отмечаются в июне, когда после окончания нереста, окунь мигрирует в глубокие участки водохранилища и становится менее доступным уловом для рыбаков, основная доля которых производит лов с берега.

Обобщая вышеизложенное, можно отметить, что окунь в Куйбышевском водохранилище один из популярных объектов любительского рыболовства. В связи с экологическими условиями для обитания окуня в настоящее время отмечены участки водохранилища, где окунь является преобладающим в уловах рыболовов. Вылавливается данный вид рыболовами-любителями в целом меньше, чем промысловыми организациями.

7.3. Рациональное использование и оценка запасов окуня

Анализ промысловой статистики показывает, что на сегодняшний день и последние 30 лет запасы окуня в водохранилище на 100% осваиваются ставными сетями. Специализированного промысла окуня в водохранилище не существует. Данный вид, наряду с остальными видами рыб вылавливается в процессе ведения многовидового промысла водных биоресурсов. Для рационального ведения промысла окуня Правилами рыболовства Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна на него устанавливаются объемы рекомендованного вылова (РВ) и запретные сроки для его добычи (вылова), а именно в нерестовый период. Других ограничительных мер на вылов окуня в Куйбышевском водохранилище не предусмотрено.

Исторически сложилось, что в связи со спецификой водоемов практически для каждого из них сформировались собственные методики для определения объемов рекомендованного вылова водных биоресурсов (Шибяев, 2014).

В настоящее время требования к материалам РВ устанавливаются приказом ФГБНУ «ВНИРО» от 29.03.2019 г № 155. Обоснование прогноза РВ представляет собой многоэтапную процедуру, исходя из структуры и качества доступной информации, выделяются три уровня информационного обеспечения обоснования прогноза РВ.

Для окуня Куйбышевского водохранилища разрабатывается прогноз заблаговременного возможного вылова на 1 год вперед, выражающийся в установлении рекомендованного объема промысловой добычи в единицах массы по упрощенному методу, с применением коэффициента допустимого изъятия (F) к общему объему биомассы промыслового запаса (B):

$$РВ_{(т)} = B \times F$$

что, соответствует согласно вышеуказанному приказу третьему уровню информационного обеспечения. Предшествует разработке возможного вылова сбор полевого материала на водоемах, камеральная обработка и первичный анализ полученных данных (Северов, Тележникова, 2018).

Для более качественного прогноза в составе исходных данных необходимо наличие более полного материала, включающего исторические ряды возрастного состава, уловы, уловы на единицу промыслового усилия, темп весового роста, темп полового созревания, а также среднее по годам и возрастным группам значение коэффициента естественной смертности, оценку абсолютной или относительной численности и т.д.

Таким образом, для применения, например, биостатистического метода (Методические..., 1990) или аналогичных, требуется оценка биомассы запаса.

Провести оценку абсолютной численности популяции окуня в Куйбышевском водохранилище методами прямого учета практически невозможно, так как облов вида неводом и тралом затруднен из-за обитания основных скоплений вида в заросших растительностью мелководьях. В русловых траловых съемках особи окуня встречаются единично, что абсолютно не связано с состоянием его запасов в водохранилище (Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015; Тележникова и др., 2020).

Ранее нами была проведена оценка относительной численности окуня, исходя из обловов его группировок ставными сетями (Тележникова и др., 2020). Исследования показали, что распределение элементарных популяций окуня в водохранилище неравномерно (рис. 41), так приведенные данные на рисунке по стандартизированным уловам на усилие (на одну сетепостановку, шт./кг) демонстрируют плотность скоплений рыб в разных участках водохранилища.

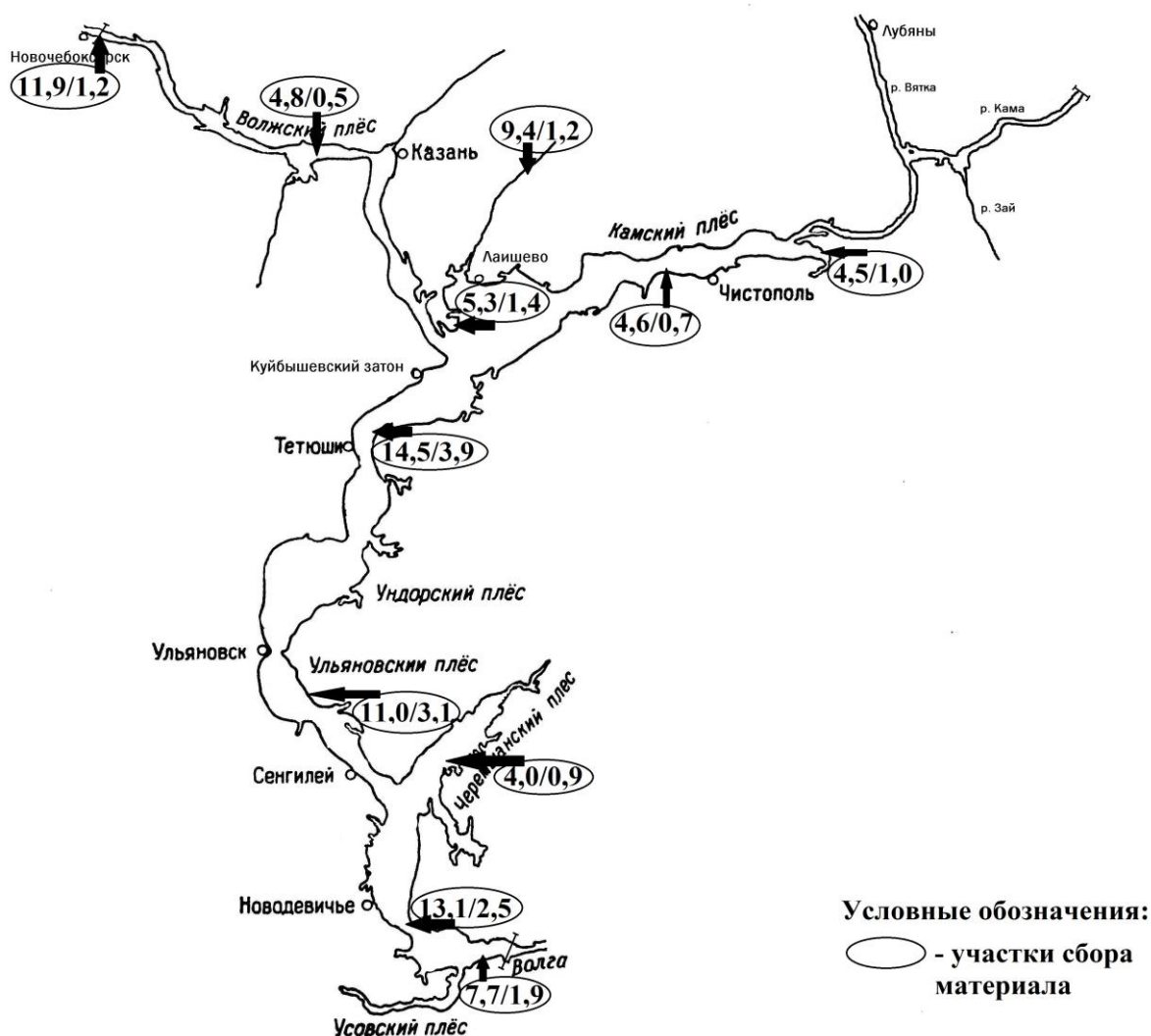


Рис. 41 Плотность распределения окуня в Куйбышевском водохранилище на различных его участках (шт./сеть; кг/сеть)

В Куйбышевском водохранилище наибольшие уловы окуня на 1 сеть (40 м) отмечены в Тетюшском плёсе (14,5 шт./3,9кг), минимальные - в Черемшанском заливе (4,0 шт./0,9кг). Средний улов окуня по водохранилищу, который приходится на 1 сеть, составляет $8,3 \pm 1,2$ шт./сеть или $1,6 \pm 0,3$ кг/сеть. Таким образом, прослеживание тенденций динамики уловов на усилие во временном формате позволяет в определенной мере судить о динамике самого

запаса, а величину относительной численности использовать для оценки величины запаса, в том числе промысловой его части.

Немаловажным является и оценка качественного состояния запаса. Анализ состояния эксплуатируемого стада в многолетнем аспекте может давать более точные прогнозы для принятия решений о ведении рационального промысла (Prince et al, 2015; Бабаян и др., 2018). Для этого были выбраны два метода, оценивающие состояние нерестовой части стада окуня (Spawning Potential Ratio) и размерный состав вылавливаемых особей (LBI).

Метод LBSPR позволяет оценить уровень нерестового потенциала облавливаемого запаса относительно необлавливаемого и дать характеристику качественного состояния запаса в терминах коэффициента SPR.

Первоначальный анализ входных данных программой показал, что кривые созревания и селективности не совпадают (рис. 42). Расположение кривой селективности правее кривой созревания свидетельствует о том, что в стаде окуня наблюдается изъятие особей, в основном уже достигших половой зрелости, то есть промысел выбирает рыб уже имевших возможность отнереститься хотя бы один раз.

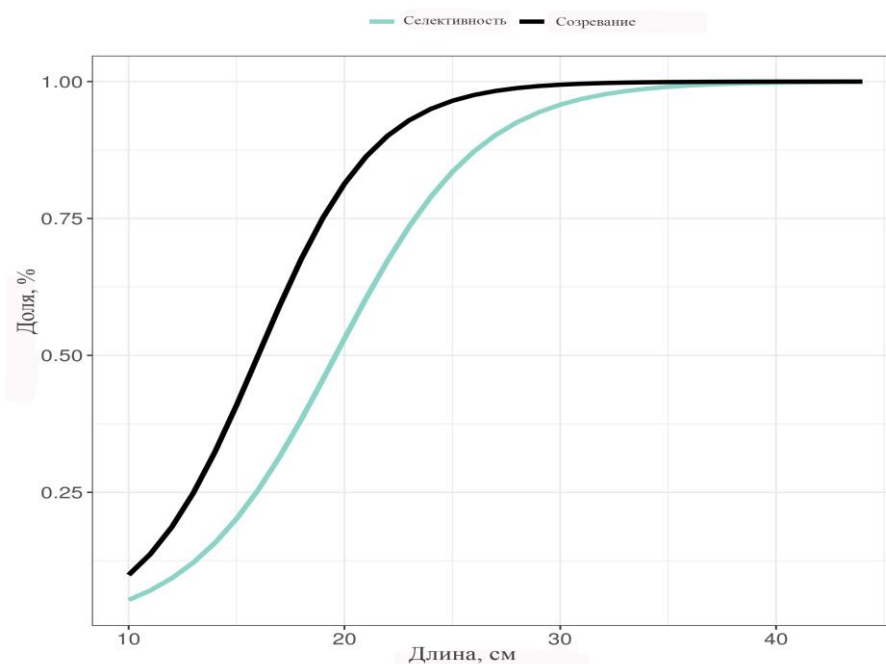


Рис. 42 Кривые селективности промысла и созревания окуня Куйбышевского водохранилища по методу LBSPR

Показатели $SL_{50\%}$ и $SL_{95\%}$, показывающие диапазон размеров окуней, при которых доступными для орудий лова являются соответственно 50% и 95% рыб, составили соответственно $SL_{50\%} = 19,6$ см (доверит. интервал 16,8 см – 22,3 см) и $SL_{95\%} = 29,4$ см (доверит. интервал 25,3 см – 33,5 см).

По результатам дальнейших расчетов величина коэффициента нерестового потенциала (SPR) окуня оказалась равна 27% (рис.43), при отношении F/M 1,97 (доверит. интервал 1,14 – 2,8).

Авторами метода LBSPR (Brooks et al., 2010) приняты следующие ориентиры (табл. 38):

Таблица 38 – Основные ориентиры метода LBSPR

Показатель SPR, %	Состояние запаса рыб и возможность ведения промысла
40	Скорость восстановления запаса оптимальна для безопасного промысла
20	Запас сохраняет свою численность, скорость восстановления несколько снижается
< 20	Снижение пополнения запаса
10	Нерестовый потенциал подорван

На основе данного метода построена диаграмма оценки нерестового потенциала популяции окуня, обитающей в Куйбышевском водохранилище (рис. 43).

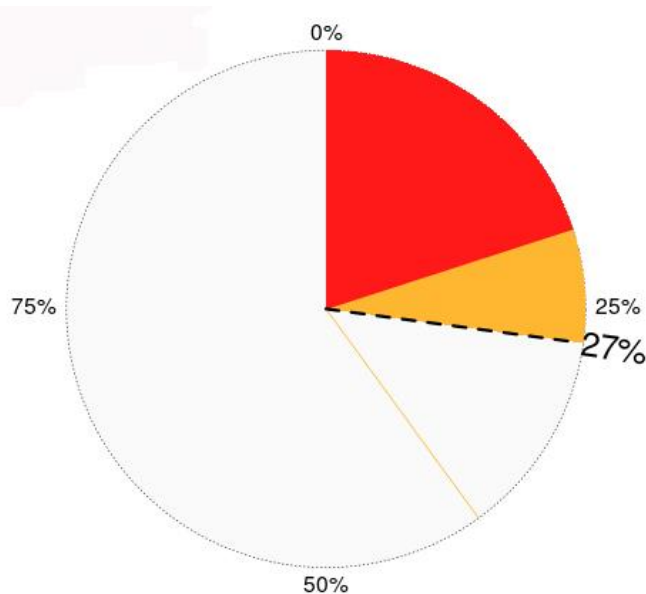


Рис. 43 Оцененное значение SPR для окуня Куйбышевского водохранилища

Таким образом, рассчитанное значение SPR для окуня Куйбышевского водохранилища, хоть и находится ниже целевого ориентира (40%), но уровень нерестового потенциала этого вида при данном состоянии промысла позволяет ему сохранять способность в полной мере восполнять свою численность.

Другим способом, для получения объективных результатов об эксплуатации и состоянии запаса окуня был выбран метод LBI – индикаторный вариант состояния запаса на основе анализа размерного состава промысловых уловов (прил.13). Так как данный метод относится к классу методов с ограниченной информацией о запасе, то его также возможно использовать как первоначальный этап в процедуре анализа промысла с целью выявления структуры уловов и их тенденций, влияющих на запас. Для него необходим только сбор размерно-весового состава уловов и наличие некоторых аналитических сведений о биологии эксплуатируемого вида:

1) величина асимптотической длины тела (L_{∞}) из уравнения роста Л. Берталанфи;

2) длина тела рыбы (L_{mat}), при которой созревают 50% особей;

3) размерный состав уловов и средняя масса особей на каждую размерную группу;

4) величина соотношения M/k ;

Допущения метода следующие:

1) пополнение, селективность и промысловая смертность – постоянны во времени;

2) селективность улова должна описываться логистической кривой.

Результатами оценки данным методом являются индикаторы и их ожидаемые значения, когда эксплуатация запаса соответствует сохранению крупных или неполовозрелых особей, оптимальной урожайности и MSY, интерпретация которых приведена в приложении (прил.13).

Анализ выполненных расчетов по материалам массовых промеров промысловых уловов окуня за 2012-2020 гг. показывает, что общий режим

промысла в эти годы был удовлетворительным (табл.39, прил.14-15). В течение всех лет наблюдалось сохранение промыслом мелких, неполовозрелых особей окуня (индикатор выше 1). В тоже время как следствие промысел был нацелен на более крупных особей, вследствие чего отношения $L_{\max 5\%} / L_{\infty}$ и $L_{95\%} / L_{\infty}$ были несколько ниже целевого значения (0,8) и находились на уровне 0,71-0,75. Также в промысловых уловах во все годы доля рыб с оптимальной длиной тела ($L_{\text{opt}+10\%}$) была крайне низка, и находилась на уровне 0,02 – 0,03 (показатели индикатора = 0,3-0,4).

В течение 2012-2020 гг. наблюдался некоторый недолов запаса окуня, относительно получения оптимального улова (Optimizing Yield), кроме 2017 г, когда индикатор $L_{\max y} / L_{\text{opt}}$ был выше 1. Аналогичный результат получен и для использования запаса согласно концепции MSY – только в 2017 г был достигнут максимальный улов.

Таблица 39 - Статусы индикаторов размерного состава уловов окуня за 2018-2020 гг. по методу LBI

Годы	Сохранение				Оптимальный улов	MSY
	L_c / L_{mat}	$L_{25\%} / L_{\text{mat}}$	$L_{\max 5} / L_{\text{inf}}$	P_{mega}	$L_{\text{mean}} / L_{\text{opt}}$	$L_{\text{mean}} / L_{F=M}$
2018	1.35	1.35	0.71	0.02	0.74	0.89
2019	1.35	1.35	0.75	0.03	0.75	0.90
2020	1.51	1.51	0.74	0.03	0.83	0.94

В виду ограничений по исходным данным ранее нами (Северов, Тележникова, 2018), была произведена пробная оценка величины рекомендованного вылова окуня Куйбышевского водохранилища трендовым методом предложенный Д. Баттервортом и Х. Джеромоном (2001), рекомендованным ВНИРО (Бабаян и др., 2018):

$$PB_{i+1} = PB_i (1 + \lambda b), \text{ где}$$

b - тангенс угла наклона линейной регрессии логарифмов индексов численности, построенной по данным пятилетнего периода;

λ - безразмерный коэффициент. Если $b > 0$, $\lambda = 1$; если $b \leq 0$, $\lambda > 1$.

В этом случае, необходимо было знать величину рекомендуемого улова на текущий год и построить регрессию индексов численности в виде промысловых

усилий учетных орудий лова (шт./сеть на 12 часов лова). Рассчитанная величина рекомендованного вылова окуня на 2020 г по данному способу составила 339 т. В расчеты были приняты величина возможного вылова на 2019 г в 337 т и объемы вылова окуня за пятилетний срок с 2015 по 2019 гг. (166,9 т; 173,8 т; 173,2 т; 156,4 т; 189,0 т), а также тангенс логарифмов учетных уловов (0,0062):

$$ВВ_{2020} = 337 \text{ т} \times (1+0,0062) = 339 \text{ т.}$$

При отсутствии данных для моделирования состояния популяции данный способ определения РВ оказался приемлемым.

Как известно, наиболее адекватную оценку возможной величины улова можно получить при помощи оценки величины запаса модельными методами и, прежде всего когортными моделями или их близкими аналогами (Шибаяев 2014; Бабаян и др., 2018).

По мере накопления исходных данных впервые для окуня Куйбышевского водохранилища была применена когортная математическая модель «Когортный анализ с фильтром Калмана» (КАФКА), внедренная для оценки структурированных по возрасту запасов гидробионтов (Михеев, 2016). Согласно приказу Росрыболовства от 06.02.2015 № 104 данная модель предназначена для расчетов запасов, отнесенных к первому уровню информационного обеспечения. Модель КАФКА принадлежит к классу статистических когортных моделей, учитывающих наличие случайных факторов, влияющих на динамику численности запаса и на процесс лова (Gavaris, 1988; Васильев, 2001). Для разделения стохастического шума в оцениваемой системной переменной (численности запаса) и случайных погрешностей в наблюдениях (уловах на усилие) использован фильтр Калмана (ФК) (Kalman, 1960).

Исходными данными для указанной модели являются возрастные составы уловов, уловы на единицу промыслового усилия и уловы на усилие, полученные при выполнении учетных съемок. Последний из перечисленных входных массивов данных готовится в совокупности со значениями коэффициента уловистости, средней обловленной площади и площади станции. Либо как альтернатива ему готовятся оценки абсолютной учетной промысловой

численности. Все исходные промысловые данные готовятся в виде усредненных значений за промысловые периоды по годам и разнесены по годам промысла (Методические рекомендации, 2018).

В нашем случае исходными данными послужили уловы по годам и возрастам за 2012-2020 гг.; уловы на единицу промыслового усилия по данным промысловой статистики (млн. экз./усилие); векторы абсолютных значений промысловой численности (млн.экз.) оцененные по учетным орудиям лова в расчеты не принимались, вследствие выше озвученной причины – оценка абсолютной численности окуня традиционными методами достаточно сложна; таблица среднемноголетних навесок по возрастам (кг). В матрицу уловов вошли рыбы, в том возрасте, при котором они становятся доступными для орудий лова в 50% случаев. При средней длине тела в $SL_{50\%} = 19,6$ см окуни дорастают до четырехлетнего возраста (3+), т.е. в расчеты вошли все рыбы в возрасте от 3+ до предельных возрастов (12+).

Процедура настройки модели заключалась во внесении в алгоритм расчетов следующих положений. Коэффициент естественной выживаемости (s) задан по умолчанию (от 0 до 1), параметр δ фиксирован также по умолчанию (1). Количество итераций для генетического алгоритма согласно рекомендациям (Бабаян и др., 2018) заданы в количестве 50, число начальных векторов – 1000, разрядность сетки – 16. Требуемая программой величина PB для построения прогноза была внесена в виде значения в 337 т как показатель рекомендованного вылова на 2019 г. Пополнение (R) не задавалось, а рассчитывалось собственно самой моделью.

В результате расчетов были получены оценки численности, и биомассы промысловой части запаса окуня Куйбышевского водохранилища за 2012-2020 гг. и прогнозы его вылова на 2021-2022 гг. которые демонстрируют рис.7.3.4 (рис. 44; прил. 16). Согласно этим расчетам, оцененная величина запаса (N_t , bWt) за последние три года промысла растет, вследствие чего отмечен положительный тренд скорректированной фильтром Калмана биомассы (B_{cort}).

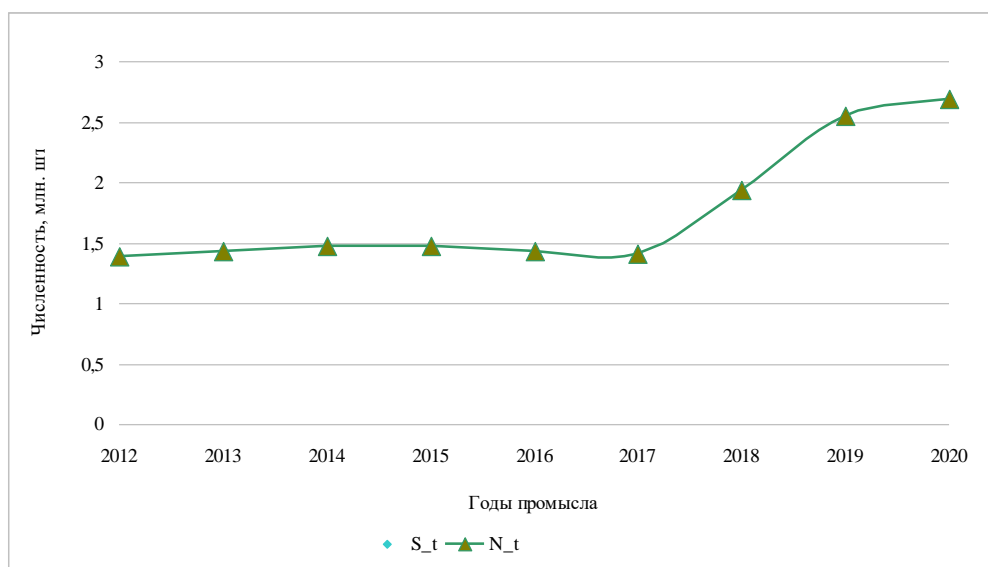


Рис. 44 Динамика численности промыслового запаса окуня Куйбышевского водохранилища по оценкам модели КАФКА

Прогнозные оценки запаса моделью КАФКА на 2021 г составили 1,0678 тыс. т, на 2022 г – 1,0931 тыс. т (рис. 45).

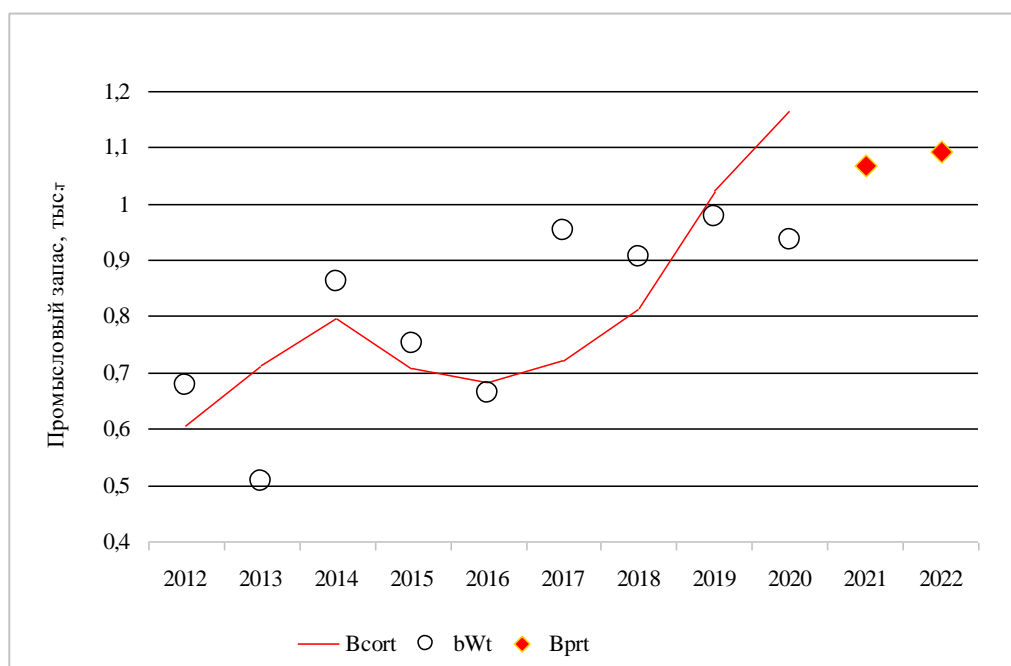


Рис. 45 Динамика промыслового запаса окуня Куйбышевского водохранилища и прогноз его вылова по оценкам модели КАФКА

В данных условиях состояния популяции, а именно ее стабильности, о чем говорит рост биомассы запаса, длинный размерно-возрастной ряд уловов, уравновешенный половой состав считаем, что для оценки величины рекомендованного вылова окуня можно использовать так называемый «метод

Малкина» в качестве коэффициента допустимого промыслового изъятия (Малкин, 1999). Согласно представлениям автора, величина промысловой смертности в популяции может быть выражена в зависимости от возраста созревание самок.

У самок окуня Куйбышевского водохранилища массовое созревание наступает в трехлетнем возрасте (2+), что по рекомендациям автора метода дает годовой прирост численности запаса в среднем на уровне 44,9%, а допустимое промысловое изъятие при этом может составить 37,6%. То есть согласно данному подходу объемы РВ окуня на 2021 и 2022 гг. могли соответственно составить:

$$РВ_{2021} = 1,068 \text{ т} \times 37,6\% = 0,402 \text{ тыс. т}$$

$$РВ_{2022} = 1,093 \text{ т} \times 37,6\% = 0,411 \text{ тыс. т}$$

Таким образом, примененные выше методы оценки состояния запаса окуня Куйбышевского водохранилища за 2012-2020 гг. показали, что общий режим использования запасов этого вида в эти годы был в целом удовлетворительным. Влияние существующих мощностей промысла и любительского рыболовства на его стадо в результате анализа при помощи нескольких методов не носят заметных отрицательных последствий. Биомасса промыслового запаса, рассчитанная методом когортного анализа, имеет тренд к росту, величина коэффициента нерестового потенциала находится в границах безопасного интервала, вылов рыбы производится с сохранением молоди и в некоторые годы достигается его добыча на уровне максимального уравнивающего улова. Величины вылова окуня, изымаемые рыболовами-любителями, имеют более низкие показатели, чем объемы добычи промысловиков, что объясняется прежде всего нацеленностью первых на добычу (вылов) других, более ценных представителей сем. окуневые – судака и берша. Биомасса промыслового запаса окуня за последние пять лет (включая прогнозные значения на 2021 и 2022 гг.) находится на среднем уровне в 1,0 тыс. т, что позволяет добывать до 400 т окуня ежегодно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современных условиях Куйбышевского водохранилища речной окунь является одним из многочисленных видов рыб. Изменения, произошедшие в экосистеме водоема, позволили данному высокопластичному виду иметь определенные конкурентные преимущества перед другими видами рыб в результате чего, на некоторых участках водохранилища окунь сегодня является доминирующим видом.

В рамках проведенной научно-исследовательской работы были сделаны следующие **выводы**:

1. Криптическая окраска тела окуня, населяющего защищенное побережье литорали (заливы Куйбышевского водохранилища) характеризуется наличием 3-х элементов окраски, в открытых участках водоема – 6 элементов. Но в целом, окунь Куйбышевского водохранилища имеет типичный «озерный» окрас со средним значением коэффициента пигментированности – $14,45 \pm 0,18$. Морфологические особенности у окуня Куйбышевского водохранилища не выявлены, исследуемые меристические и пластические признаки варьируют в пределах описанного для вида интервала. Классические экологические формы (прибрежная и глубинная) у окуня Куйбышевского водохранилища не обнаружены, но зафиксированы локальные стада, обитающие в заливах водохранилища.

2. Диапазон размерно-возрастного ряда окуня в сетных уловах колебался от 9,0 до 41,0 см и от 2 до 13 лет, соответственно. Рыбы предельных размеров (более 35 см) и возрастов (более 10 лет) ежегодно составляют не более 2,0 – 3,0% в уловах. Половая структура уловов окуня характеризовалась доминированием самок (67,5%) во все сезоны года и на всех исследованных участках водохранилища.

3. Оценка эффективности нереста окуня в Куйбышевском водохранилище показала, что средняя численность личинок данного вида в уловах в пересчете на 5 минут лова составляет $8,0 \pm 2,4$ экз., что свидетельствует о среднеурожайном приплоде в исследуемые годы. Установлено, что высокая пластичность окуня

при выборе мест для откладки икры (на глубине более 1м), нетребовательность к субстрату, возможность эффективного нереста в нестабильных гидрологических условиях (при колебании уровня воды весной от 51.30 до 53.45 мБС и температуры воды от 12.1 до 16.4 °С) являются основными факторами поддержания и увеличения численности вида в водохранилище.

4. Спектр питания окуня Куйбышевского водохранилища в годы исследования составляли 25 видов водных биоресурсов, при этом наиболее многочисленными компонентами в питании окуня являлись представители беспозвоночных, которые составляли до 87,0% от всего рациона; по массе доминантное положение в рационе занимали представители трех видов ихтиофауны: речной окунь (29,0%), бычок-кругляк (26,1%) и также локально по водоему - серебряный карась. Установлена сезонная изменчивость спектра питания окуня – наибольшее количество пищевых компонентов фиксировалось в осенний период (до 17 видов). При этом средний ежегодный прирост длины тела окуня составлял $3,74 \pm 0,28$ см.

5. Обнаружено, что максимальное содержание ртути (от 0,121 до 0,595 мг/кг) в мышечной ткани окуня фиксируется в зонах промышленных городов Республики Татарстан (г. Мамадыш, г. Нижнекамск, г. Чистополь), однако данные показатели не выходят за пределы ПДК рыбохозяйственных нормативов. Наименее подвержены ртутному заражению (0,081 мг/кг) группировки окуня, обитающие в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища.

6. За двадцатилетний период объемы промышленных уловов окуня в Куйбышевском водохранилище имели ежегодную тенденцию к повышению, при среднем объеме вылова $106,24 \pm 13,69$ т/год. При этом биомасса промыслового запаса окуня, рассчитанная методом когортного анализа, находится на уровне в 1,0 тыс. т. Разработанные практические рекомендации позволят рационально осваивать запасы окуня в Куйбышевском водохранилище.

Практические рекомендации

- Для рационального освоения запасов окуня рекомендуем научно-исследовательским организациям установить объем вылова (РВ) вида промыслом в размере до 400 т ежегодно;

- При сложившемся недоиспользовании запасов окуня рекомендуем промышленным организациям вести лов мелкочейными сетями (с ячейей менее 45 мм) для более полной эксплуатации запасов мелкочастиковых видов рыб;

- Рекомендуем усилить работу научно-исследовательских организаций в части оценки использования запасов окуня рыбаками-любителями во все сезоны года;

- Рекомендуем повысить контроль за незаконным, несообщаемым, нерегулируемым (ННН) промыслом;

- Рекомендуем продолжить комплексное изучение популяции окуня, которое будет соответствовать первому информационному уровню обеспечения (Приказ ФГБНУ «ВНИРО» от 29.03.2019 г. №155) для возможности качественной ежегодной оценки его запасов.

Перспективы дальнейшей разработки темы

Среди перспектив дальнейшей разработки темы диссертации имеются несколько направлений:

1) Изучение межвидовых отношений речного окуня с другими хищными видами рыб в Куйбышевском водохранилище;

2) Расширение районов исследования, в том числе изучение популяций окуня, обитающих в Нижнекамском водохранилище и в малых водных объектах Республики Татарстан с проведением сравнительной характеристики по приведенным в диссертационной работе эколого-биологическим показателям популяции окуня, обитающей в Куйбышевском водохранилище с представлением интерактивной карты обитания локальных стад исследуемого вида.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абакумов В.П. Промыслово-биологическая характеристика окуня в водоемах Волго-Каспийского рыбохозяйственного подрайона / В.П. Аббакумов, Е.В. Хмель, Т.В. Югай // Вестник рыбохозяйственной науки. 2015. - Т. 2. - № 3 (7). Июль - С. 3-8.
2. Алеев Ф.Т. Экология берша *Stizostedion volgense* (Gmelin,1788) Куйбышевского водохранилища: Дисс. канд. биол. наук. / Ф.Т. Алеев - Ульяновск, 2005. - 181с.
3. Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы / Ю.Г. Алеев // М.: Изд. АН СССР, 1963. - 247 с.
4. Алимов А.Ф. Основные количественные характеристики популяции и связь между ними / А.Ф. Алимов, Т.И. Казанцева // Журн. общей биологии. - Т. 65. - № 1. - 2004. - с. 32.
5. Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осеннерестующей салаки / Л.Е. Анохина// М: Наука, 1969. - 291 с.
6. Анохина О.К. Экологическое нормирование содержания загрязняющих веществ в донных отложениях Куйбышевского водохранилища / О.К. Анохина // диссертация на соискание ученой степени канд. хим. наук. Казань, 2004.
7. Анохина О.К. Современное состояние водных биоресурсов Куйбышевского водохранилища / О.К. Анохина, В.И. Говорков, М.А. Горшков, Д.Р. Ахметзянов, Л.К. Говоркова // Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию Татарского отделения ГОСНИОРХ - г. Казань- 24-29 октября 2016 г.- с. 59 – 64.
8. Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 2 / Под ред. Ю.С. Решетникова // - М.: Наука, 2003. - 253 с.
9. Баасанжав Г. и др. Обзор видов ихтиофауны МНР / Г. Баасанжав, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.Н. Демин // Рыбы Монгольской Народной Республики. - М.: Наука, 1983. - С.102-224.
10. Бабаян В.К. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов / В.К. Бабаян, А.Е.

Бобырев, Т.И. Булгакова, Д.А. Васильев, О.И. Ильин, Ю.А. Ковалев, А.И. Михайлов, А.А. Михеев, Н.Г. Петухова, И.А. Сафаралиев, А.А. Четыркин, А.Д. Шереметьев. - М.: Изд-во ВНИРО. 2018. - 312 с.

11. Балеевских В.Г. Размерная изменчивость морфологических признаков окуня бассейна р.Северной Сосьвы / В.Г. Балеевских // Экологическая обусловленность фенотипа рыб и структура их популяций. Свердловск: УрО АН СССР, 1989. - С.28-36.

12. Балеевских В.Г. Эпигенетическая система формирования криптической окраски у обыкновенного окуня: фенетический анализ изолированных популяций на Урале / В.Г. Балеевских, А.Г. Васильев // Матер. IV Всесоюз. совещ. «Фенетика природных популяций». - Борок. 1990. - С.12-14.

13. Баранов И.В. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР / И.В. Баранов // Известия ГосНИОРХ, 1961. -Т. 50. -С. 23-35.

14. Баранов В.Ю. Изменения формы тела самцов и самок речного окуня и плотвы в симпатрических популяциях Верхне-Выйского водохранилища на отдельных звеньях сезонного цикла / В.Ю. Баранов // Вестник КрасГАУ. 2016. - №5. - С.32-38.

15. Бартош Н.А. Состояние рыбных ресурсов в Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах в начале XXI столетия/ Н.А. Бартош - Казань: Отечество, 2006. - 181 с.

16. Батоян В.В. Микроэлементы в рыбах Куйбышевского водохранилища/ В.В. Батоян, В.Н. Сорокин // Экология. 1989. - № 6. - С. 81-84.

17. Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской империи / Л.С. Берг // М.: Тип. Т-ва Рябушинских. 1916. – 563 с.

18. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. / Л.С. Берг // Л.: Изд-во АН СССР. 1949.- Т. 2. - С. 469-929.

19. Березина Н.А. Взаимосвязь между пищевым спектром молоди окуня *Perca fluviatilis* L. и структурой макрозообентоса в экспериментальных

мезокомах / Н.А. Березина, А.П. Стрельникова// Известия АН. - Серия биол. №3. - 2001. - С.372-379.

20. Биология Вилуйского водохранилища / отв. ред. Ф. Н. Кириллов, Н. Г. Соломонов. – Новосибирск: Наука, 1979. –271 с.

21. Блохин А.Н. Речной окунь (*Perca fluviatilis* L.) в водоемах Томской области / А.Н Блохин, С.Н Решетникова, Е.А. Интересова // Вестник рыбохозяйственной науки. - Т.2. №3 (7). - 2015. - С.20-24.

22. Бобырев А.Е. К вопросу о формировании экологических группировок в популяциях речного окуня *Perca fluviatilis* / А.Е. Бобырев// Вопросы ихтиологии, том 53, №6. - 2013. - С.699-706.

23. Богданов В.Д. Современное состояние ресурсов сиговых рыб Нижней Оби // Мат-лы докл. 1 Всерос. Конф. с межд. участием «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов» / В.Д. Богданов. -М: АКВАРОС, 2011. -С. 60 – 67.

24. Боровкова Т.Н. Куйбышевское водохранилище / Т.Н. Боровкова, П.И.Никулин, В.М. Широков// Куйбышев: Кн. изд-во, 1962. - 89 с.

25. Вандышева В.В. Состояние любительского рыболовства на Чебоксарском и Горьковском водохранилищах в пределах Нижегородской области / В.В Вандышева, А.Е. Минин, Р.К. Катаев// Сб. научн. Трудов ФГБНУ «ГосНИОРХ» Чебоксарское водохранилище: водные биологические ресурсы и экологическое состояние. – СПб. – 2015. - С.6-20.

26. Васильев Д.А. Когортные модели и анализ промысловых биоресурсов при дефиците информационного обеспечения / Д.А. Васильев // М.: Изд-во ВНИРО. 2001. - 111 с.

27. Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение 2: Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища / Л.И. Васильев// Труды Биологической станции "Борок" имени Н.А. Морозова. М.: Л.: Изд-во Академии наук СССР, Вып. 1. - 1950. - С. 256 - 275.

28. Васнецов В.В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых / В.В. Васнецов // Зоол. журн., 1934. -Т. 13. -Вып. 3. -С. 346 – 352.

29. Волга и ее жизнь. – Л.: Наука. - 1978. – 352 с.

30. Волкова А.В. Сравнительная характеристика питания речного окуня (*Perca fluviatilis*) в водоёмах Азово- Черноморского бассейна / А.В. Волкова // Труды Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования» (Керчь, 26 сентября - 1 октября 2017 г.) - ООО «Издательство Типография «Ариал», 2017. - С. 324 -329.

31. Володин В.М. Плодовитость окуня *Perca fluviatilis* L. Рыбинского водохранилища / В.М. Володин// Вопр. Ихтиологии, - т.19. - выпуск 4 (117). - Изд-во: Наука, 1979. - С.672-678.

32. Володин В.М. Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища / В.М. Володин // Вопр. ихтиологии, 1982. -Т. 22. - Вып. 2. -С. 246-252.

33. Воронин Ф.Н. Фауна Белоруссии и охрана природы (позвоночные). /Ф.Н Воронин. - Минск: Выш. шк., 1967. - 424 с.

34. Воскобойников В.А. Влияние степени минерализации воды на оплодотворение, инкубацию икры и выживаемость окуня озера Чаны / В.А. Воскобойников, М.В. Селезнева// Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. -С. 283-290.

35. Воскобойников В.А. Современное состояние ихтиофауны озера Чаны / В.А. Воскобойников // Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах. – М., 2002. – С. 92.

36. Гайниев С. С. Видовой и возрастной состав промысловых рыб Средней Волги в пределах Ульяновской области /С. С. Гайниев //Ученые записки Ульяновского государственного педагогического института. — Ульяновск: УГПИ, 1955. - Вып. 6. - С. 56-75.

37. Гайниев С.С. Размножение основных промысловых рыб Куйбышевского водохранилища в районе г. Ульяновска /С. С. Гайниев //Труды Тат. отделения ГосНИОРХ. - 1960. - Вып. 9. - С. 21-33.

38. Гвоздарева М.А., Мельникова А.В. Современное распределение инвазионных видов зоопланктона и зообентоса в Куйбышевском водохранилище / М.А. Гвоздарева, А.В. Мельникова // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: Сборник трудов IX Научно-практической конференции молодых учёных с международным участием, посвященная 140-летию ВНИРО, (Москва, 11–12 ноября, 2021 года), - Москва: ВНИРО, 2021. - С. 47-49.

39. Герасимов Ю.В. Динамика и состояние запасов рыб Рыбинского водохранилища // Мат-лы докл. 1 всерос. конф. с межд. участием «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов» / Ю.В. Герасимов, А.С. Стрельников, С.Ю. Бражник. -М: АКВАРОС, 2011. -С. 160 - 168.

40. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР / под редакцией З.А. Викулиной, В.А. Знаменского // Гидрометеоиздат: Ленинград, 1975. – 291 с.

41. Говоркова Л.К. Выявление факторов накопления тяжелых металлов в органах рыб различных трофических групп: на примере Куйбышевского водохранилища / Л.К. Говоркова // Автореферат диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук: 03.00.16. — Казань, 2004. - С. 24.

42. Говоркова Л.К. Опасность загрязнения промысловых рыб Куйбышевского водохранилища тяжелыми металлами/ Л.К. Говоркова, О.К. Анохина, Н.Ю. Степанова, В.А. Яковлев, В.З. Латыпова// Ж.«Безопасность жизнедеятельности» - 2004. - № 2. - С. 45 – 51.

43. Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. / В.К. Голованов - М.: Изд-во Полиграф-Плюс, 2013. - 300 с.

44. Голубева И.Д. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища /И.Д. Голубева, В.Г. Папченков, Т.Л. Шпак.// – Казань, 1990,- Ч.2. – 128 с.

45. Гольд З.Г. О половом диморфизме окуня / З. Г Гольд // Биология и почвоведение. Томск, 1965. - №51. - С.124-140.

46. Гольд З. Г. Биология окуня Западной Сибири: Автореферат диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук / З. Г Гольд// — Томск, 1966. — С.24.

47. Горбунов А.В. Биоаккумуляция ртути в тканях пресноводных рыб/ А.В. Горбунов, С.М. Ляпунов, О.И. Окина, В.С. Шешуков //Экология человека. - 2018. - №11 - С.26-31.

48. Государственный доклад «О состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан в 2020 году», Казань, 2021.

49. Гремячих В.А. Пространственно-временная вариабельность содержания ртути в речном окуне *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 (Perciformes: Percidae) Рыбинского водохранилища на рубеже XX–XXI веков. / В.А. Гремячих, Р.А.Ложкина, В.Т. Комов // Трансформация экосистем 2 (2). - 2019. - С. 85–95.

50. Григорьев В.Н. Распределение молоди рыб в прибрежных участках Куйбышевского водохранилища /В. Н. Григорьев, Р. Т. Хасанов //Материалы VII съезда Гидробиологического общества РАН. - Казань: Полиграф, 1996. -Т. 3-С. 149-150.

51. Гундризер А.Н. Особенности биологии рыб Тувы / А.Н. Гундризер// Вопр. биологии. – Томск, 1978. – С. 45-52.

52. Гундризер А.Н. Рыбы Западной Сибири. /А.Н. Гундризер, Б.Г. Иоганзен, Г.М. Кривошеков // – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. – 120 с.

53. Дгебуадзе Ю.Ю. Питание молоди окуня в связи с размерной дифференциацией поколений. / Ю.Ю. Дгебуадзе, М.О. Скоморохов, А.В. Шайкин// Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. – С.94-111.

54. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб / Ю.Ю. Дгебуадзе // Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Москва, 1998.

55. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. / Ю.Ю. Дгебуадзе. - М.: Наука, 2001. - 276 с.

56. Дементьева Т.Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. / Т.Ф. Дементьева. -М: Изд. «Пищевая пром-ть», 1976. - 236 с.

57. Дианов П.А. Материалы по характеристике роста окуня оз. Зайсан / П.А. Дианов // Тр. Алма-Атин. зоовет. ин-та. - Т.8. - 1955. - С.338-345.

58. Деревенская О.Ю. Зоопланктон Куйбышевского водохранилища (по результатам исследований 2020 года) / О.Ю. Деревенская, Ю.В Тарасенко// Сб. Проблемы экологии Волжского бассейна. Труды 5-й всероссийской научной конференции. - 2020.- С. 5-12.

59. Динамика состояния экосистем и популяций рыб различных экологических групп Куйбышевского водохранилища / под ред. Проф. Латыповой В.З. и доц. Шакировой Ф.М. – Казань: Изд.-во «АН РТ», 2020. 122 с.

60. Дрозжина К.С. Питание окуня Ладожского озера / К.С Дрозжина// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. - Л., 1982. - Вып. 182. - С. 94–108.

61. Дыганова Р.Я. Фитопланктон – индикатор качества воды Куйбышевского водохранилища / Р.Я. Дыганова, Р.Н. Апкин, Г.В. Сонин // Сборники конференций НИЦ Социосфера. № 10. 2016. С. 122-129.

62. Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера (распространение, морфометрия, экология, промышленное использование). / М.А Дятлов - Петрозаводск: КНЦ РАН. 2002. 281 с.

63. Евланов И.А. Этапы антропогенного воздействия на ихтиофауну Средней Волги / И.А Евланов// Взаимодействие природы и человека на границе Европы и Азии. – Самара 1996. - С. 90-92.

64. Евланов И.А. Кадастр рыб Самарской области. / И.А.Евланов, С.В.Козловский, П.И. Антонов// Тольятти: ИЭВБ РАН. -1998. - 221 с.

65. Евланов И.А. Оценка состояния пресноводных экосистем по морфологическим аномалиям у личинок рыб: методическое пособие. / И.А. Евланов // Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. - 38 с.

66. Егерова И.В. Питание молоди рыб в первый год существования Куйбышевского водохранилища / И.В. Егерова //Тр. Тат. отд. Всесоюзн. Научно-

исследоват. Института озерного и речного рыбного хозяйства, выпуск 8. Казань, 1958. С. 178-205.

67. Егерова И.В. Краткие итоги работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных. /И.В. Егерова Труды // Татар. Отд. ГосНИОРХ, - вып.11. 1970. - С.48-50.

68. Егерова И.В. Акклиматизация мизид в Куйбышевском водохранилище и их роль в питании окуневых рыб / И.В. Егерова// Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР - Изв. ГосНИОРХ. 1975. - Т. 105. - С. 232–237.

69. Ермолин В.П. Трофические связи рыб Саратовского водохранилища и мероприятия по увеличению его рыбопродуктивности / Ермолин В.П. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1986. -Вып. 242. - С. 50-58.

70. Ермолин В.П. Влияние любительского рыболовства на рыбные запасы Волгоградского водохранилища в территориальных границах Саратовской области / В.П. Ермолин, В.Б Руденко// Современная наука: актуальные вопросы, достижения и инновации. - Сборник статей XVI Международной научно-практической конференции: в 2 ч. Пенза, 2020. - С.33-36.

71. Жуков П.И. Рыбы бассейна р.Неман / П.И. Жуков // Минск: Изд-во: АН БССР, 1958. – 256 с.

72. Журавлев В.Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. / В.Б. Журавлев. - Барнаул: АлГУ, 2003. - 291 с.

73. Журавлёва Г.И. Морфологическая характеристика речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) верховьев реки Большой Черемшан / Г.И. Журавлёва, Д.Ю. Семенов // Природа Симбирского Поволжья. – Ульяновск, 2012. – Вып. 13. – С. 121–124.

74. Зайцев В.Ф. Морфологические и функциональные особенности полового диморфизма окуня (*Perca fluviatilis* L.) оз. Сартлан / В.Ф. Зайцев, А.А. Ростовцев, Е.В. Егоров // Материалы международной научно-практической конференции «Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов». - Волгоград, 2007. - С.104-106.

75. Зайцев В.Ф. Пастбищная аквакультура юга Западной Сибири на примере озера Сартлан / В.Ф. Зайцев // Диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйств. наук. Новосибирск, 2009.

76. Запруднова Р.А. Некоторые физиолого-биохимические особенности окуня *Perca fluviatilis* / Р.А.Запруднова, И.М. Камшилов// Вестник АПК Верхневолжья. – 2013. – № 4. – С. 56-61.

77. Запруднова Р.А. Особенности гемоглобиновой системы окуня (*Perca fluviatilis*) / Р.А.Запруднова, И.М. Камшилов// Вестник Морд. ун-та, 2015. – Т. 25. – № 2. – С. 152-157.

78. Зеленецкая Н.А. Эколого-географическая характеристика фитопланктона Куйбышевского водохранилища/ Н.А.Зеленецкая// сб. Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики. Материалы XII Международной научно-практической конференции: в 4-х томах. -Волжский университет им. В.Н. Татищева. - 2015. - С. 217-220. 41.

79. Зеленецкий Н.М. Сумма колючих лучей в спинных плавниках – новый признак для исследования географической изменчивости обыкновенного окуня/ Н.М. Зеленецкий // Биология внутренних вод. Информационный бюллетень №90. Ленинград «Наука» - 1991. - С.61-64.

80. Зеленецкий Н.М. Методические основы изучения изменчивости криптической окраски тела окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ареале //Н.М. Зеленецкий// Биол. науки. – № 11-12. 1992. – С.63-74.

81. Зеленецкий Н.М. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ареале: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.16 / Н. М. Зеленецкий // Рос. АН, Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. – Борок, 1992. - 24 с.

82. Зеленецкий Н.М. Изменчивость обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в разнотипных озерах Дарвинского заповедника / Н.М. Зеленецкий// Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб.: «Наука», 1994. - С.202-211.

83. Зеленецкий Н.М. Предварительные данные по наследованию поперечно-полосатой пигментации тела у обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) / Н.М. Зеленецкий, Ю.П. Изюмов. // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. – № 96. 1994. – С.54-58.

84. Иванков В.Н. Плодовитость рыб: методы определения, изменчивость, закономерности формирования / В.Н. Иванков // учеб. пособ. Владивосток: ДВГУ, - 1985. - 86 с.

85. Иванова М.Н. Некоторые данные о питании окуня в различных зонах дельты Волги / М.Н. Иванова // Вопросы ихтиологии. - Вып.7. - 1956. - С.96-105.

86. Иванова Т. С. Типизация элементов криптической окраски окуня (*Perca fluviatilis* L.) малых озер Карельского берега Белого моря/ Т. С.Иванова // Морские и пресноводные биосистемы севера Карелии. / Под ред. А. И. Раилкина. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та. 2003. – С. 84-103. (Труды Биол. НИИ СПбГУ; Вып. 51).

87. Ивантер Э.В. Введение в количественную биологию / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск: Петр-ГУ, 2011. – 302с.

88. Ивлев В.С. Метод оценки популяционной плодовитости рыб / В.С. Ивлев // Тр. Латв. отд. ВНИРО. Т.1, 1953- С. 46-79.

89. Ильина Л. К. О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. / Л.К. Ильина// Вопросы ихтиологии. 1970. - Т. 10, - вып. 1(60). - С. 170–174.

90. Исмаилов А.Э. Некоторые особенности биологии речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), обитающего в верхнем участке Краснодарского водохранилища/ А.Э. Исмаилов, А.В. Абрамчук, А.М. Иваненко// (Водные биоресурсы и аквакультура Юга России: материалы Всерос. науч.-практ. конф., приуроченной к 20-летию открытия в Кубанском гос. ун-те направления подготовки «Водные биоресурсы и аквакультура» отв. ред. Г. А. Москул. - Краснодар: Кубанский гос. ун-т, - 2018. - С.98-103.

91. Казакова Д.Д. Изменчивость криптической окраски речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) некоторых водоёмов бассейнов рек Печора и Вычегда / Д.Д. Казакова//1 (14) Всероссийская молодёжная научная конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Материалы докладов. – Сыктывкар, 2007. – С.94-95.

92. Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья. / Г.Л. Карасев - Новосибирск: Наука, 1987. 296 с.

93. Кизина Л.П. Эколого-морфологическая характеристика окуня (*Perca fluviatilis* L.) низовьев дельты Волги. / Л.П. Кизина, Н.П. Макарова // Биология речного окуня. - М.: Наука, 1993. – С.69-79.

94. Кириллов А.Ф. Промысловые рыбы Якутии. / А.Ф. Кириллов – М.: Научный мир, 2002. – 193 с.

95. Кирчак С.О. Исследование климата Восточного Средиземноморья и гидродинамическое моделирование его ожидаемых изменений в XXI веке. / С.О. Кирчак. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора физико-математических наук. Москва, 2012. - 48 с.

96. Коблицкая А.Ф. Изучение нереста пресноводных рыб /А.Ф. Коблицкая. - Мет. пособие. - Изд-во: «Пищевая промышленность», Москва. 1966. - с. 109.

97. Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб / А. Ф. Коблицкая. – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1981. – 208 с.

98. Ковалев П.М. Об условиях естественного воспроизводства судака, окуня и ерша оз. Ильмень / П.М. Ковалев // Вопросы ихтиологии, - т. 13, вып.6 (83), - 1973. - С.40-43.

99. Кожина Е.С. Морфологические особенности жаберного аппарата рыб в связи с характером их питания / Е.С. Кожина // Тр. Карел. фил. АН СССР, 1958. - Вып. 13. - С. 61 – 69.

100. Комов В.Т. Содержание ртути в мышцах рыб из водоемов Северо-Запада России: причины интенсивного накопления и оценка негативного эффекта на состояние здоровья людей// В.Т Комов, И.К Степанова, В.А.

Гремячих// Актуальные проблемы водной токсикологии. - Борок. Ин-т биол. внутр. вод РАН. - 2004. - С.99–123.

101. Комов В.Т. Ртуть в абиотических и биотических компонентах водных и наземных экосистем поселка городского типа на берегу Рыбинского водохранилища. В: Томилина, И.И. (ред.), Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. / В.Т. Комов, В.А. Гремячих, Ю.ГУдоденко, Е.В. Щедрова, М.Е. Елизаров // Труды ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН **77** (80). - 2017. - С. 34–56.

102. Коновалова Л.Ф. Особенности биологии размножения окуня / Л.Ф. Коновалова// – Труды биост. «Борок», 1955. - вып.2.

103. Кораблина И.В. Тяжелые металлы в органах и тканях промысловых рыб пресноводных объектов Северо-Кавказского региона/ И.В. Кораблина, Т.О Барабашин, Ж.В. Геворкян, А.И. Евсеева// Труды ВНИРО. - Т.177. 2019. - С.151-166.

104. Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. /Б. В Кошелев// М.: Наука, 1984. — С. 93. — 307 с.

105. Крайнюк В.Н. Сезонные изменения гонадосоматического индекса у окуня *Perca fluviatilis* (L., 1758) (Percidae) в водохранилищах канала им. К. Сатпаева / В.Н. Крайнюк // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2014. - № 1 (45). - С. 176-178.

106. Криксунов Е.А. Теория динамики промыслового стада рыб. / Е.А. Криксунов. - М.: Изд. МГУ, 1991. - 77 с.

107. Крупчинский А.Б. Исследование современного состояния нерестилищ речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) Усть-Илимского водохранилища с использованием водолазной техники / А.Б. Крупчинский, Е.В. Дзюба, А.Н. Сутурнин // Вода: химия и экология. № 8, август 2014. - С. 62 – 66.

108. Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб/ С.Г. Крыжановский// Труды ин-та морфологии животных АН СССР, 1949, - вып.1: 5-332.

109. Кудерский Л.А. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам / Л.А. Кудерский// Том 3. Сборник научных трудов ФГНУ «ГосНИОРХ», вып. 342. – М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – С.150-151.

110. Кудерский Л.А. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. /Л.А. Кудерский // Том 4. Акклиматизация рыб в водоемах России. Сборник научных трудов ФГНУ «ГосНИОРХ», вып. 343. – М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – С.218-219.

111. Кузнецов В.А. Места нереста, распределение личинок и эффективность размножения окуневых в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища. /В.А. Кузнецов // «Вопросы ихтиологии», - т.10, - вып.6. 1970. - С.1018-1025.

112. Кузнецов В.А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока реки /В.А. Кузнецов - Изд-во Казанского университета, Казань. -1978. - с.159.

113. Кузнецов В.А. Количественный учет молоди рыб в водохранилищах и озерах (методические подходы и возможности) / В.А. Кузнецов // Типовые методики исследования продуктивности рыб в пределах их ареалов. Ч. 5. Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР, 1985. - С. 26-35.

114. Кузнецов В.А. К экологии размножения окуня в условиях реконструированных водоемов / В.А. Кузнецов// Издательство Казанского университета. - Казань: КГУ, 1985. – С.53-60.

115. Кузнецов В.А. Плодовитость и качество икры рыб. /В.А. Кузнецов. - Казань: Изд. Казанского ГУ. 1988. – 27 с.

116. Кузнецов В.А. Процесс формирования экосистемы Куйбышевского водохранилища/ В.А. Кузнецов// Тр. IV Поволжской конф.: Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов. -Казань: Изд-во Казанского гос. ун-та. - 1991. - С. 23-29.

117. Кузнецов В.А. Изменение экосистемы Куйбышевского водохранилища в процессе ее формирования / В.А. Кузнецов// Водные ресурсы. - 1997. - Т. 24. - № 2. - С. 228 – 233.

118. Кузнецов В. А. Определитель предличинок и личинок круглоротых и рыб Среднего Поволжья: /В.А. Кузнецов// метод. пособ. Казань: Изд-во КГУ, 2003. - Ч. 1. - 23 с. - Ч. 2. - 44 с.

119. Кузнецов В.А. Рыбы Волжско-Камского края / В.А. Кузнецов - Казань – 2005. - с. 208.

120. Кузнецов В.А. Изменение влияния некоторых факторов среды на рост сеголеток рыб в процессе формирования экосистемы Куйбышевского водохранилища / В.А. Кузнецов, В.В. Кузнецов // Вопросы рыболовства, - том 17, - №1. 2016. - С.72-81.

121. Кузнецов В. А. Колебание общей численности личинок рыб и их массовых видов в зависимости от факторов среды в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища в 2012–2018 гг. / В. А. Кузнецов, Ю. А Северов, В. В. Кузнецов, Ф. М Шакирова // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. - № 4. - С. 79–86.

122. Куйбышевское водохранилище. – Л.: Наука, 1983. – 214 с.

123. Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник) / Отв.ред. Г.С. Розенберг, Л.А. Выхристюк. - Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. – с.123.

124. Курина Е.М. Многолетняя динамика структурных характеристик макрозообентоса Куйбышевского водохранилища / Е.М Курина, Т.Д Зинченко, Т.В Попченко// Сб. Теоретические проблемы экологии и эволюции. Качество воды и водные биоресурсы (VII Люблинские чтения). Материалы международных научных чтений. Под редакцией Г.С. Розенберга, С.В. Саксонова. -2020. - С. 102-104.

125. Лайус Д.Л. Сертификация промысла речного окуня Ириклинского водохранилища (бассейн реки Урал) по стандартам Морского Попечительского

Совета / Д.Л. Лайус, И.А. Белянин, Е.П. Ермолова, П.В. Головин // Труды ВНИРО. - Т. 179. - 2020. - С. 124–148.

126. Лакин Г.В. Биометрия. /Г.В Лакин. - М.: Высш. шк., 1980. - 352 с.

127. Лапердина Т.Г. Определение ртути в природных водах / Т.Г. Лапердина. - Новосибирск: Наука, 2000. - 222 с.

128. Латыпова В.З. Уровенный режим Куйбышевского водохранилища: экологические и экономические аспекты / В.З. Латыпова //Журнал экологии и промышленной безопасности. - 2012. - № 2 (54). - С. 11-14.

129. Лесонен М.А. Особенности питания речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в озерных и речных условиях Карелии / М.А. Лесонен, Ю.А. Шустов, Н.А. Онищенко, И.Н.Онищенко, А.В. Сухов // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. - № 8 (161). - С. 46–51.

130. Лесонен М.А. Питание речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в озерно-речной системе реки Писта (Республика Карелия) / М.А. Лесонен, Ю.А. Шустов// Ученые записки Петрозаводского государственного университета. №2(163). - 2017. - С.46-51.

131. Логинов С.В. Пространственно-временная изменчивость климата Азиатской территории России. /С.В Логинов // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук. Томск, 2012. - 23 с.

132. Лукин А.В. Возраст полового созревания и продолжительность жизни рыб, как один из факторов борьбы за существование / А.В. Лукин// Известия Казанского филиала АН СССР. 1949. - Вып. 1. - С. 63-80.

133. Лукин А.В. Малоценные и сорные рыбы водоемов Татарской республики, их значение в промысле и пути хозяйственного использования / А.В. Лукин, К.И. Васянин, Ю.К. Попов // -Казань: Изв. Казанского филиала АН СССР, 1950. Вып 2. С. 259-292.

134. Лукин А.В. Куйбышевское водохранилище / А.В. Лукин// Изв. ГосНИОРХ. Т.50. - 1961. - С. 62-76.

135. Лукин А.В. Основные закономерности формирования рыбных запасов Куйбышевского водохранилища и пути к их рациональному использованию / А.В. Лукин. // Тр. Татарского отд. ГосНИОРХ, 1964. - Вып. 10. - С. 3-27.

136. Любина О.С. Современное состояние гидробиологических показателей в приплотинном плёсе Куйбышевского водохранилища в 2020 г. / О.С. Любина, М.А. Гвоздарева, Н.Ш. Ахметзянова // Сб. научных трудов XXII межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае». Вып. 21. – Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения». - 2020. - С.35-40.

137. Макарова Н.П. Взаимосвязь роста и жиронакопления у окуня (*Perca fluviatilis* L.) в водоемах разных географических зон. / Н.П. Макарова, М.И. Шатуновский // Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. – С.122-128.

138. Макеева А. П. Атлас молоди пресноводных рыб России / А. П. Макеева, Д. С. Павлов, Д. А. Павлов -М.: Т-во науч. изданий КМК, 2011. 383 с.

139. Малкин Е.М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб / Е.М. Малкин -М.: Изд-во ВНИРО, 1999. -146 с.

140. Мантейфель Б.П. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб. / Б.П. Мантейфель, И.И. Гирса, Т.С. Лещева, Д.С. Павлов // Сб. Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. - М.:Наука - 1965. - С.83-90.

141. Мартынов А.К. Экспериментальная аэродинамика. / А.К. Мартынов. - М.: Оборонгиз. 1958. – 479 с.

142. Махотин Ю.М. Эффективность размножения основных промысловых рыб и распределение их молоди в Куйбышевском водохранилище / Ю.М. Махотин // Автореферат дисс. на соискание уч. Степени канд. биол. наук. Казань, 1973. – 22 с.

143. Махотин Ю.М. Эффективность нереста рыб в Куйбышевском водохранилище и определяющие ее факторы / Ю.М. Махотин // Вопросы ихтиологии. 1977. - Т. 17. - Вып. 1 (102). - С 27 – 38.

144. Мельникова А.В. Фауна высших ракообразных на мелководьях Куйбышевского водохранилища /А.В. Мельникова, А.Р. Ильясова// Биологическое разнообразие - основа устойчивого развития: Материалы международной научно-практической конференции, Грозный, 22 мая 2018 г. Грозный: ИП Овчинников М.А., 2018. - С. 114-119.

145. Мельянцев В. Г. Влияние дистрофикации водоема на ихтиофауну/ В. Г Мельянцев // Тр. 1-й научн.конф.КГУ, Петрозаводск, 1948. - В.2,- С. 115-122.

146. Мельянцев В.Г. Рыбы Пяозера / В. Г Мельянцев // Труды Карело-Финского государственного университета. Т. V. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1954. - С. 3–77.

147. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. - М.: «Наука», 1974. - 254 с.

148. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов / В.К. Бабаян, А.Е. Бобырев, Т.И. Булгакова, Д.А. Васильев, О.И. Ильин, Ю.А. Ковалев, А.И. Михайлов, А.А. Михеев, Н.Г. Петухова, И.А. Сафаралиев, А.А. Четыркин, А.Д. Шереметьев // М.: Изд-во ВНИРО. 2018. 312 с.

149. Методические указания по изучению любительского рыболовства на состояние рыбных запасов внутренних водоемов (сост. Никаноров Ю.И.). - Л.: ГосНИОРХ, 1979. - 19 с.

150. Мина М.В. Рост животных. /М.В.Мина, Г.А. Клевезаль. - М.: Наука, 1976. - 291 с.

151. Митрофанов В.П. Экологические основы морфологического анализа рыб. / В.П. Митрофанов - Алма-Ата, 1977. - 35 с.

152. Михеев А.А. Применение фильтра Калмана в когортной модели для корректировки оценок запаса при наличии неучтенного вылова / А.А. Михеев // Вопр. Рыболовства. 2016. - Т. 17. - № 1. - С. 568-589.

153. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища/ Ф.Д.Мордухай-Болтовской// Труды института биологии водохранилищ. - 1959. №1(4). - С.118-138.

154. Мордухай-Болтовский Ф.Д. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенного воздействия/Ф.Д.Мордухай-Болтовской Н.А.Дзюбан// Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. -Л.: Наука. - 1976. - С. 67-87.

155. Мосияш С.С. Пути любительского рыболовства от древности до наших дней / С.С Мосияш. - Санкт-Петербург: Лема, 2012. - 145 с.

156. Назаренко В.А. Черемшанский плёс. / В.А Назаренко. - Ульяновск: 1997. – с. 41-45.

157. Назаренко В.А. Экология рыб Куйбышевского водохранилища / В.А. Назаренко, В.Б Осипова, Д.Ю. Семенов // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Материалы Международной научной конференции. Нижний Новгород: НГПУ, 2002 - С. 137.

158. Нгуен Тхи Хонг Ван. Морфофизиологические индикаторы состояния обыкновенного окуня в естественной среде обитания и условиях аквакультуры: диссертация на соискание ученой степени канд. сельскохозяйств. наук: 06.04.01. Астрахань, 2019.

159. Неелов А.В. Рыбы / А.В Неелов // Природа Ленинградской области. Л., 1987. 157 с.

160. Немова Н.Н. Ртуть в рыбах: биохимическая индикация. / Н.Н. Немова, Л.А. Лысенко О.В. Мещерякова, В.Т Комов// Биосфера. 2014; - т.6, №2. - С.176-186.

161. Никаноров Ю.И. Методические указания по изучению любительского рыболовства на состояние рыбных запасов внутренних водоемов / Ю.И Никаноров - Л.: ГосНИОРХ, 1979. - 19 с.

162. Николаев Н. И. К биологии окуня /Н. И Николаев //Сборник студенческих научных работ Ульяновского педагогического института. - Ульяновск: УГПИ, 1956. - С. 50-57.

163. Никольский Г.В. Рыбы бассейна Верхней Печоры / Г.В. Никольский, Н.А. Громчевская, Г.И. Морозова, В.А. Пикулева // Матер. к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., - вып.6. - Изд.МОИП. 1947. – 224 с.

164. Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. / Г.В. Никольский// – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 551 с.

165. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб /Г.В. Никольский. - Москва: Изд-во Наука, 1965. - 378 с.

166. Никольский Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский. - М.: Высшая школа, 1963. - 211 с.

167. Никольский Г.В. Частная ихтиология / Г.В. Никольский. – М.: Высшая школа, 1971. – 471 с.

168. Овсепян А.Э. О концентрациях ртути в рыбе устьевой области реки Северная Двина / А.Э. Овсепян // Общество. Среда. Развитие. – 2018, № 3. – С. 96–102.

169. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. - Л.: Наука, 1977. - 510 с.

170. Павлов Д.Д. Внутривидовые особенности поведения и распределения окуня Рыбинского водохранилища / Д.Д. Павлов// Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1-4 ноября 2005 г., Борок, Россия. – М: АКВАРОС, 2005. – С. 415-419.

171. Павлов Д.С. и др. Покатные миграции молоди рыб из верхневолжских водохранилищ/ Д.С. Павлов, А.В. Коган, В.К. Нездолин// Распределение и экологические способы защиты молоди рыб. - М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980. - С. 5–29.

172. Папченков В.Г. Доминантно-детерминантная классификация водной растительности / В.Г. Папченков// Гидробиотаника: методология, методы. Рыбинск, 2003. - С. 126-131.

173. Папченков В.Г. Флора водохранилищ Среднего Поволжья / В.Г. Папченков// Труды ин-та биол. внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. - 2015. -№ 71 (74). - С. 13-22.

174. Паутова В.Н. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища/ В.Н. Паутова, В.И. Номоконова// Тольятти, 1994. - 186 с.

175. Пахоруков А.М. Изучение распределения молоди рыб в водохранилищах и озерах. /А.М Пахоруков. - М.: Наука, 1980. - 65с.

176. Пашин А. В. Данные по питанию окуня в Старомайском заливе Куйбышевского водохранилища. /А. В Пашин // Актуальные проблемы физиологии человека и животных. - Ульяновск: Изд-во УлГПУ, 2000. -С. 28-29.

177. Первозванский В.Я. Рыбы водоемов Костомукшского железорудного месторождения / В.Я Первозванский. - Петрозаводск: Карелия, 1986. - 217 с.

178. Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. – М.: ВНИРО, 1999. – 304 с.

179. Петлина А. П. Изучение молоди пресноводных рыб Сибири / А. П. Петлина, В. И. Романов — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2004. — С. 170. — 203 с.

180. Петухова Н. Г. Предварительная оценка состояния запаса атлантической пелагиды *Sarda sarda* северо-восточной части Атлантического океана / Н.Г. Петухова // Вопросы ихтиологии. Том 60, №5. 2020. С. 552-561.

181. Петров Б.Г. Куйбышевское водохранилище. Географические аспекты водоохраных мероприятий/ Б.Г Петров// М.: Экопресс, 2004. - 320 с.

182. Петухов С.Ю. Исследование разнообразия окраски обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* L. в разнотипных водоемах Байкальского региона / С.Ю. Петухов, Ю.П. Толмачева // Вопросы ихтиологии - т.55, №6.- 2015. - С.734-738.

183. Пирожников П.Л. Биологические ресурсы водохранилищ /П.Л. Пирожников // Сб. тр. АН СССР. Л., 1972. - Т. 77. - С. 515—588.

184. Пиху Э.Р. Окунь и ерш Псковско-Чудского водоема/ Э.Р. Пиху, Э.Х. Пиху// Научные основы рациональной эксплуатации рыбных запасов Псковско–Чудского озера. Известия ГосНИОРХ. – Л., 1974. – Т. 83. – С. 111–130.

185. Пицык И.В. Районирование Куйбышевского водохранилища по морфологическим показателям / И.В. Пицык// Сб. работ по гидрологии, 1979. - № 15. - С. 48-65.

186. Поддубный А.Г. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования / А.Г. Поддубный // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып.1(4). - 1959. - С. 269-297.

187. Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах/ А.Г. Поддубный - Л: Наука, 1971. – С. 84-100.

188. Поддубный А.Г. Рыбинское водохранилище. /А.Г. Поддубный. - 1972

189. Покровский В.В. К систематике окуня / В.В Покровский // Тр. Ленинградского общества естествоиспытателей, 1930. - Т.60. - Вып. 1. - С.81-86.

190. Покровский В.В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.) / В.В Покровский // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. - Т.3. 1951. - С.95-149.

191. Полетаев А. С. Сравнение фенотипических особенностей речного окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758) различных водных объектов Минской области Республики Беларусь и предполагаемые факторы, влияющие на изменчивость его криптической окраски / А. С. Полетаев // Труды БГУ. – Минск, 2014. – Т. 9, ч. 2. – С. 143–150.

192. Поляков Г.Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб // Г.Д. Поляков. - М.: Наука, 1975. 158 с.

193. Попов П.А. Рыбы и рыбные ресурсы правобережных притоков Нижнего Енисея/ П.А. Попов // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. – Новосибирск, 1990. – С. 66-69.

194. Попов П.А. Рыбы Сибири. / П.А. Попов. - Новосибирск: НГУ, 2007. - 526 с.

195. Попов П.А. К экологии речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) из водоемов Сибири / П.А. Попов // Известия АО РГО. - 2017. - №3 (46). - С.109-120.

196. Попова О.А. Экология щуки и окуня в дельте Волги / О.А Попова// Сб. «Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами». - Изд.-во: «Наука». Москва – 1965. - С.91-170.

197. Попова О.А. К биологии и промыслу окуня Камского водохранилища / О.А Попова// Ученые записки Пермского ун-та, 1969. - № 217.

198. Попова О.А. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971. С.102-152.

199. Попова О.А. Изменчивость морфологических показателей речного окуня в пределах ареала / О.А.Попова, В.Л.Андреев, Н.П.Макарова, Ю.С. Решетников // Биология речного окуня. – М.: Наука, 1993. – С. 4-55.

200. Попова О.А. О комплексных индексах при изучении питания рыб / О.А. Попова, Ю.С. Решетников// Вопросы ихтиологии, 2011, - т. 51, - № 5. - С. 1-6.

201. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб / под ред. П.А.Дрягина. И.Ф. Правдин// Издание гос. Лен.ун-та. Ленинград, 1939. – С. 245.

202. Правдин И.Ф. Рассказ о жизни рыб / И.Ф. Правдин. - Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1965. - 184 с.

203. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. - М.: Пищ. пром-ть, 1966. - 367 с.

204. Приходько, Д. Е. Фенетический анализ окраски обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis*) среднего течения реки Нуры / Д. Е. Приходько, Н. Ш Мамилов// Известия НАН РК, серия биологическая. – 2009. – №6. – С. 72-75.

205. Пушкин Ю.А. Оценка состояния промысловой ихтиофауны Камских водохранилищ / Ю.А. Пушкин, Е.А. Зиновьев// Основы рационального использования рыбных ресурсов Камских водохранилищ: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. С. 3-13.

206. Решетников Ю.С. Синэкологический подход к динамике численности рыб / Ю.С. Решетников// Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука, 1986. - С. 22-36.

207. Романова Г.П. Питание рыб в Нижнем Енисее. / Г.П. Романова // Тр. Сибирск. Отд. Всесоюзн. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, (ВНИОРХ), - т. VII, - вып.2. 1948. – 132 с.

208. Романова Е.П. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Сб. Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любичевские чтения). Под редакцией Г.С. Розенберга и С.В. Саксонова. 2010. С. 159-164.

209. Ртуть (критерии санитарно - гигиенического состояния окружающей среды). - М.: Медицина, 1979. - 149 с.

210. Ружин С.В. Видовая структура и хозяйственное использование ихтиофауны Невской губы / С.В Ружин // Невская губа, гидробиологические исследования. - Л.: ЛО Наука. 1987. - С.186-198.

211. Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / ред. Ю. В. Герасимов // РАН, Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина. – Ярославль: Филигрань, 2015. – 418 с.

212. Рыжков Л.П. Динамика структуры популяций окуня из Кончезерской группы озер / Л.П. Рыжков, И.М Крупень // Сборник науч. трудов ГосНИОРХ. Вып. 337. 2007. - С. 463 – 471.

213. Сайфуллин Р.Р. Тяжелые металлы в ихтиокомпоненте водных экосистем Среднего Поволжья. / Р.Р.Сайфуллин // VIII съезд Гидробиологического общества РАН: материалы съезда. Казань: Полиграф, 1996. - Т. 3. - С. 69-72.

214. Сайфуллин Р.Р. Ихтиоценозы водоемов Среднего Поволжья / Р.Р Сайфуллин – Казань, 2006. - с.114.

215. Сафина А.У. Морфобиологическая характеристика обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) из Темиртауского водохранилища / А.У. Сафина // Гидрометеорология и экология. - 2016. - №3. - С. 119-125.

216. Световидова А.А. Некоторые биологические данные о рыбах северной части Рыбинского водохранилища / А.А. Световидова// Труды Дарвинского гос. заповедника. - Выпуск 6, часть 2. - Вологодское книжное издательство, 1960. - С.29-59.

217. Свирский А.М. О суточном ритме двигательной активности окуня / А.М. Свирский, Л.К. Малинин, В.И. Овчинников// Биология внутренних вод. Инф. Бюллетень №30. - Изд-во: «Наука», Ленинград – 1976. - С.12-14.

218. Свирский А.М. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища / А.М. Свирский, В.В. Лапкин// Биология внутренних вод. Инф. Бюллетень №76. - Изд-во: «Наука», Ленинград – 1987. - С.45-49.

219. Северов Ю.А. Особенности распределения некоторых видов рыб в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища / Ю.А. Северов// Конференция памяти А.А. Попова «Актуальные вопросы естествознания в начале 21 века». -Казань. «Печать сервис-21 век», 2010. - с. 111 - 115.

220. Северов Ю.А. Биология и формирование запасов синца *Abramis Ballerus* (L.) Куйбышевского водохранилища / Ю.А. Северов // диссертация на соискание ученой степени канд. биол. наук. Петрозаводск, 2012.

221. Северов Ю.А. Состояние любительского рыболовства на Куйбышевском водохранилище по результатам анкетирования рыболовов-любителей в зимний период 2013 года / Ю.А Северов, С.А.Удачин, Д.В.Львов, И.Р.Шакиров // Биология внутренних вод: Материалы XV Школы-конференции молодых учёных / ООО «Костромской печатный дом», 2013. - С.332-336.

222. Северов Ю.А. Современное состояние любительского рыболовства на Куйбышевском водохранилище / Ю.А Северов, С.А Удачин, Д.В. Львов, И.Р. Шакиров// Мат-лы II Всероссийской конф. с международн. участием «Современное состояние биоресурсов внутренних вод» (п. Борок Ярославской области, 6-8 ноября 2014). М.: Полиграф Плюс, 2014. - Т.2.- С. 521 – 527.

223. Северов Ю.А. Молодь рыб Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища в летний период 2015 г / Ю.А. Северов // Сборник научных трудов XVII межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае». Вып. 16. - Ульяновск: ФГБОУ ВПО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова», 2015. - С. 141 – 145.

224. Северов Ю.А. О дополнительных возможностях оценки показателей уловов рыболовов-любителей / Ю.А. Северов// Рыбное хозяйство, № 1, - 2017 г. - с. 44-46.

225. Северов Ю.А. Определение возможного улова окуня (*Perca fluviatilis*) Куйбышевского водохранилища трендовым методом / Ю.А. Северов, Т.А. Тележникова // Сборник научных трудов XX межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском–Ульяновском крае». Вып.19. –Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения», 2018. - с. 216-218.

226. Северов Ю.А. Оценка численности ранней молоди рыб на прибрежных нерестилищах Мешинского залива Куйбышевского водохранилища / Ю.А Северов, В.А. Кузнецов, Ф.М. Шакирова, В.В. Кузнецов// Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство, 2018. - № 2(июнь). - С. 33-40.

227. Северов Ю.А. Анализ показателей рыб сем. Percidae в уловах рыболовов – любителей в зимний период 2019-2020 гг. в Куйбышевском водохранилище / Ю.А. Северов, Л.Н. Барышева, А.В. Гранин, Р.Р. Нуретдинов, Т.А. Тележникова, И.Р Шакиров // Сборник научных трудов XI межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском–Ульяновском крае». Вып.20. Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения», 2019. - С. 183-187.

228. Северов Ю.А. Видовой состав и относительная численность молоди рыб в прибрежье Мёшинского залива Куйбышевского водохранилища // Ю.А. Северов, Т.А. Тележникова, Р.Р. Нуретдинов, П.Ю. Искандиров, Ю.С. Утямышева// Сборник научных трудов XXII межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае». - Вып. 21. 2020. - С. 177 – 183.

229. Северов Ю.А. Видовой состав уловов и биологические показатели рыб в Куйбышевском водохранилище по результатам осенних учетных съемок 2021 г. / Ю.А. Северов, Т.А. Тележникова, А.В. Гранин, И.Р Шакиров, П.Ю.

Искандиров, К.В. Майданов // Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов XXII межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае». Вып. 22. – Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения», 2021. – 232 с. - С.151-155.

230. Селезнев В.А. Водные ресурсы Волги в 1958-2020 годы // Природноресурсный потенциал, экология и устойчивое развитие регионов России / В.А. Селезнев// Сборник статей XX Международной научно-практической конференции, - Пенза, 20–21 января 2022 года. - Пенза: Пензенский государственный аграрный университет, 2022. - С. 3-6.

231. Семенов Д.Ю. Морфологическая характеристика окуня (*Perca fluviatilis* L.) центральной части Куйбышевского водохранилища / Д.Ю. Семенов, В.А Назаренко // Самарская Лука: Бюлл.- 2004. - №15. - С.312-319.

232. Семёнов Д.Ю. Экология окуня (*Perca fluviatilis* L.) Центральной части Куйбышевского водохранилища / Д. Ю Семёнов //Автореф. диссертации на соискание учёной степени к.б.н. Ульяновск: УлГУ, 2004. - 22 с.

233. Семенов Д.Ю. Виды-вселенцы в питании окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 Куйбышевского водохранилища/ Д.Ю Семенов, Ф.М.Шакирова // Тезисы докладов 2-го междунаро. Симпозиума по изучению инвазийных видов. Рыбинск – Борок. – 2005. - С.169-170.

234. Семенов Д.Ю. Динамика видового разнообразия круглоротых и рыб Куйбышевского водохранилища /Д.Ю Семенов// Вопр. ихтиологии - Т. 50. - № 6. 2010. - С. 790-795.

235. Слынько Ю.В. Список видов рыбообразных и рыб бассейна р. Волга / Ю.В Слынько, В.И Кияшко, В.Н. Яковлев//Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: ИБВВ РАН. - 2000. - С. 252-277.

236. Смирнов А.И. Морфологическая изменчивость окуня основных речных бассейнов Украины в сравнении с типичной формой *Perca fluviatilis* L. / А.И Смирнов // ДАН УССР. Сер. Б. №1. - 1971. - С.78-81.

237. Современное состояние рыбного хозяйства на внутренних водоемах России / под. ред. Д.И. Иванова и А.С. Печникова. –СПб: 2004. - 580 с.
238. Соколов А.В. Характеристика окуня-ихтиофага озера Виштынецкого / А.В Соколов, П.Н. Барановский // Известия КГТУ.2010. №17. - С.10-14.
239. Сорокин В.Н. Экология воспроизводства рыб Байкала. / В.Н.Сорокин, А.А. Сорокина //– Иркутск: Изд-во ИрГУ, 1991. – 172 с.
240. Сорокин В.Н. Адаптивные механизмы рыб Средней Волги и гидростроительство / В.Н.Сорокин, А.А. Сорокина // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. Международ. конф. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 1993. - С.148-149.
241. Сорокина А.А. Питание молоди рыб Селегинского района Байкала. /А.А. Сорокина - Новосибирск: Наука, 1977. - 111 с.
242. Спановская В.Д. Ихтиофауна Учинского водохранилища и ее особенности/ В.Д.Спановская. - М., 1963.
243. Спановская В.Д. Относительная плодовитость рыб (определение, использование как показателя разнокачественности самок) / В.Д.Спановская //Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс: Мокелас, 1976. – 4. II. – С. 63 – 69.
244. Степанова Н.Ю. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос и бентосоядные рыбы / Н.Ю. Степанова, В.З. Латыпова, В.А Яковлев// Казань: Изд. Академии наук РТ, 2004. - 228 с.
245. Степанова И.К. Роль трофической структуры экосистем водоёмов северо-запада России в накоплении ртути в рыбе / И.К. Степанова, В.Т. Комов// Гидробиол. журн. 2004. - Т 40. - № 2. - С. 87–96.
246. Стерлигова О.П. Окунь *Perca fluviatilis* (Percidae) разнотипных водоемов Карелии/ О.П Стерлигова, Н.В Ильмаст, Д.С. Савосин // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. №2 (155). - 2016. - С.57-62.
247. Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов. - М.: Издательство МГУ, 1962. - 444 с.

248. Структура островных экосистем Куйбышевского водохранилища / под ред. Ю.Е. Егорова // М.: Наука, 1980. – 176 с.

249. Судаков В. М. Рыбы озёр Ханты-Мансийского округа и их биология / В. М. Судаков// Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. - Свердловск: Средне-Уральское книжное издательство, 1977. - С. 43-68. - 160 с.

250. Сухенко С.А. Ртуть в водохранилищах: новый аспект антропогенного загрязнения биосферы/ С.А. Сухенко// СО РАН. Ин-т вод. и экол. проблем, ГПНТБ. – Новосибирск, 1995. - Сер. «Экология». - Вып.36 – 59 с.

251. Сычева А.В. Питание рыб низовьев реки Ангары/ А.В. Сычева// Тр. ИГУ. Серия биологическая. - Т.7. - Вып.1-2, 1953 - С.83-97.

252. Тележникова Т.А. Окунь Куйбышевского водохранилища как объект рыболовства / Т.А. Тележникова, Ю.А. Северов // Материалы XX аспирантско-магистерского семинара, посвященного Дню энергетика / под общ. ред. ректора КГЭУ Э.Ю. Абдуллазянова. В 2т.; Т.2.-Казань: Казан.гос.энерг.ун-т, 2017. – С.201-202.

253. Тележникова Т.А. Оценка уловов речного окуня в Куйбышевском водохранилище/ Т.А. Тележникова, Р.Р. Сайфуллин // «Устойчивое развитие регионов: опыт, проблемы, перспективы» Сборник материалов Международной научно-практической конференции. - Казань: Академия наук Республики Татарстан, 16-17 ноября 2017г. - С. 133-136.

254. Тележникова Т.А. Характеристика речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) Куйбышевского водохранилища / Т.А. Тележникова, Р.Р. Сайфуллин, А.В. Гранин, И.Р. Шакиров // Вестник Астраханского государственного технического университета, серия рыбное хозяйство, Астрахань, изд-во АГТУ, 2018. – С.76-83.

255. Тележникова Т.А. Оценка репродуктивного потенциала окуня (*Perca fluviatilis* L.) верхних плёсов Куйбышевского водохранилища по наблюдениям 2012-2019 гг. / Т.А. Тележникова, Ю.А. Северов, Р.Р. Сайфуллин // Сборник научных трудов XXI межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае». Вып.

20.– Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения», 2019. – С.198-204.

256. Тележникова Т.А. Биологические показатели и эколого-морфологическая характеристика окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) центральной части Куйбышевского водохранилища / Т.А. Тележникова, Сайфуллин, Ю.А. Северов, Р.Р. Нуретдинов / Журнал «Вестник рыбохозяйственной науки», 2019 г. – Т.6. – №1(21). – С.49-58.

257. Тележникова Т.А. Характеристика внутривидовой структуры окуня (*Perca fluviatilis* L.) центральной части Куйбышевского водохранилища / Т.А. Тележникова, Ю.А. Северов, Р.Р. Сайфуллин // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы VII научно-практической конференции молодых учёных с международным участием / Под ред. И.И. Гордеева, К.А. Жуковой, К.К. Киввы, А.М. Сытова, Д.М. Палатова – М.: Изд-во ВНИРО, 2019. – С.462-467.

258. Тележникова Т.А. Оценка относительной численности и возможного вылова окуня (*Perca fluviatilis* L.) в Куйбышевском водохранилище по данным уловов ставных сетей / Т.А. Тележникова, Ю.А. Северов, Р.Р. Сайфуллин // Материалы VIII Научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (г. Москва, 5-6 ноября 2020 г.). С. 131-133.

259. Тележникова Т.А. Оценка показателей линейного роста речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) Куйбышевского водохранилища / Т.А. Тележникова, Ю.А. Северов, Р.Р. Сайфуллин // Рыбное хозяйство. Вып. 3. - 2021. - С.90-96.

260. Тележникова Т.А. Экологические особенности речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) Куйбышевского водохранилища / Т.А. Тележникова, Ю.А. Северов, Р.Р. Сайфуллин, Р.Р. Нуретдинов // Естественнонаучные исследования в Чувашии и сопредельных регионах: материалы докладов межрегиональной научно-практической конференции (г. Чебоксары, 1 марта 2021 г.). – Чебоксары: рекламное-полиграфическое бюро «Плакат», 2021. – Выпуск 7. – С.66-76.

261. Тележникова Т.А. Особенности питания речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в Куйбышевском водохранилище / Т.А. Тележникова, Ю.А. Северов, Р.Р. Нуретдинов // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы IX Научно-практической конференции молодых учёных с международным участием, посвященной 140-летию ВНИРО / Под ред. И.И. Гордеева, К.К. Киввы, О.В. Воробьевой, Л.О. Архипова, Е. Лаврухиной – М.: Издво ВНИРО, 2021. С. 167-170.

262. Терентьев В. Влияние щуки и окуня на запасы промысловых рыб Волго-Каспийского района/ В. Терентьев – Рыбн. хоз., 1937. №9.

263. Терещенко А.Н. Флуктуирующая асимметрия окуня обыкновенного *Perca fluviatilis* L. озер Челябинской области / А.Н. Терещенко // Экология: сквозь время и расстояние. Материалы конф. молодых ученых, 11 – 15 апреля 2011г. / ИЭРиЖ УрО РАН – Екатеринбург: Гощицкий, 2011. - С. 188-190.

264. Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища/ А.Ф. Тимохина// Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. - 193 с.

265. Толмачёва Ю.П. Особенности криптической окраски окуня обыкновенного *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) в замкнутых популяциях горных озёр (Бурятия, Нуркутульские озёра) / Ю.П. Толмачёва, С.Ю. Петухов// Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии: сб. тр. Международной Интернет-конф., Казань, 6 дек. 2011. г. Казань, 2012. - С. 52-57.

266. Толчанов В.С. Материалы по биологии окуня (*Perca fluviatilis* L.) Средней Камы. / В.С. Толчанов // Изв. Естеств.-научн. ин-та при Молотов. ун-те, 1953.- т.13. - вып. 4/5. - С.359-379.

267. Трахтенберг И.М. Ртуть и ее соединения в окружающей среде / И.М. Трахтенберг, М.Н. Коршун // К.: Изд-во «Вища школа», 1990. – 229 с.

268. Тропин Н.Ю. Морфометрические особенности окуня (*Perca fluviatilis* L.) Белого озера / Н.Ю Тропин, Е.В. Сажин // Ежегодный смотр – сессия аспирантов и молодых ученых по отраслям наук: Естественные и физико-математические науки: Материалы. – Вологда, 2007. – С. 94–100.

269. Тропин Н.Ю. Состояние популяции речного окуня в условиях антропогенной трансформации Кубенского озера (Вологодская область) / Н.Ю. Тропин, Е.В. Сажин // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2009. № 6. С. 34–39.

270. Тропин Н.Ю. Содержание ртути в мышечной ткани речного окуня (*Perca fluviatilis* (L.)) крупных водоемов Вологодской области / Н.Ю. Тропин, М.Я. Борисов, Е.В. Угрюмова, А.С. Комарова, Е.С. Иванова // Токсикологический вестник -№2 (155). 2019. - С.53-58.

271. Тропин Н.Ю. Эколого-биологические особенности и промысловое значение речного окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758) в крупных рыбохозяйственных водоемах Вологодской области / Н.Ю.Тропин // Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. – 03.02.08. Томск – 2020. - С.23.

272. Тугарина П.Я. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна. / П.Я. Тугарина, Е.С.Купчинская – Новосибирск: Наука, 1977. - 103 с.

273. Унковская Е.Н. Гидрохимический режим Куйбышевского водохранилища в пределах акватории Саралинского участка Волжско-камского заповедника / Е.Н.Унковская, М.А. Унковская., Д.В. Иванов, Н.В. Шурмина// Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Материалы международной конференции, приуроченной к 35-летию Института экологии Волжского бассейна РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции. Ответственные редакторы: Г.С. Розенберг, С.В. Саксонов. - 2018. - С. 301-303.

274. Фаткуллин Ш.Г. Состояние любительского рыболовства в бассейне Средней Волги / Ш.Г. Фаткуллин, Л.Н. Фаткулина // Изв. ГосНИОРХ, 1978. - т. 138. - С. 116 – 128.

275. Фортунатова К.Р. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги / К.Р. Фортунатова, О.А. Попова - М.: Наука, 1973. - 298 с.

276. Черноиванова Л.А. Популяционная плодовитость сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море)/ Л.А. Черноиванова// Вопросы рыболовства, - том 12, №1 (45). - 2011. – С.37-47.

277. Чикова В.М. Размножение основных промысловых рыб в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища в 1960-62 гг. /В. М. Чикова //Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. - М.: Изд-во АН СССР, 1963. - С. 5-98.

278. Чикова В.М. Состояние нерестовых стад и размножение рыб в Черемшанском и Сусканском заливах Куйбышевского водохранилища/ В.М. Чикова // Биология рыб Волжских водохранилищ: труды ИБВВ АН СССР. Вып. 10 (13). - М.: Наука, 1966. - С. 29-46.

279. Чикова В.М. Питание окуня (*Perca fluviatilis* L.) в осушной зоне приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища / В.М. Чикова // Вопросы ихтиологии. - Том 10 - вып. 3 (62), 1970. - С.462-468.

280. Чикова В.М. О локальных стадах окуня в Куйбышевском водохранилище/ В.М. Чикова // Вопр. ихтиологии. 1973. - Т. 13, вып. 4(81). - С. 596-602.

281. Чинарина А.Д. Сигнальное значение и регуляция приспособительной окраски у рыб; под ред. И. Б. Токина. /А.Д. Чинарина -Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1978. - 118 с.

282. Цыплаков Э.П. Возможные уловы и рекомендации по увеличению численности рыб и регулирования их промысла / Э.П. Цыплаков // Тр. Татарского отд. ГосНИОРХ, 1972. - Вып. 12. - С. 201-240.

283. Цыплаков Э.П. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с гидростроительством на Волге и акклиматизационными работами //Вопр. ихтиологии. Т. 14. Вып. 3. 1974. С. 396-405.

284. Цыплаков Э.П. Рыбопродукционные возможности Куйбышевского водохранилища // Биология внутренних вод: Инф. бюлл. – Л. № 47. 1980. С. 46-49.

285. Шайкин А.В. Выделение внутривидовых группировок у рыб с помощью анализа окраски тел / А.В. Шайкин// Журнал общей биологии. 1989. - Т. 50, № 4. - С. 491–503.

286. Шайкин А.В. Закономерности в проявлении дискретных признаков окраски у окуня (*Perca fluviatilis* L.) / А.В. Шайкин// Фенетика природных популяций: Мат. IV Всесоюзного совещ. - М., 1990. - С. 327.

287. Шайкин А.В. Анализ стабильности развития и изменчивости рисунка обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в различных частях ареала / А.В. Шайкин// Биология речного окуня. Изд-во: «Наука», Москва – 1993. - С.56-68.

288. Шакирова Ф.М. Современное состояние чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища /Ф.М Шакирова// Сб. научн. тр. ФГНУ ГосНИОРХ к 80-летию профессора Л.А. Кудерского (Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века). Вып. 337. - 2007. - С. 157 - 170.

289. Шакирова Ф.М. Влияние уровня режима Куйбышевского водохранилища на формирование его рыбных запасов / Ф.М. Шакирова, Р.Г. Таиров, Ю.А. Северов// Рыбное хозяйство. -2012. - № 1. - С. 40-43.

290. Шакирова Ф.М. Видовой состав ихтиофауны Куйбышевского водохранилища/ Ф.М. Шакирова, Ю.А Северов// Вопросы ихтиологии. - Т.54. - №5. -2014. - С. 513-525.

291. Шакирова Ф.М. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоема// Ф.М. Шакирова, Ю.А Северов, В.З. Латыпова// Российский журнал биологических инвазий. №3.– 2015. – С. 77–97.

292. Шакирова Ф.М. Влияние уровня режима на естественное воспроизводство рыб Куйбышевского водохранилища / Ф.М. Шакиров, Ю.А. Северов, В.З. Латыпова, В.Г. Терещенк, Н.Ю. Степанова// Российский журнал прикладной экологии. Гидроэкология. - Вып. 2. - 2021. - С.23-31.

293. Шаронов И.В. Новые элементы в ихтиофауне Куйбышевского водохранилища / И.В. Шаронов В// кн.: Материалы итоговой научной конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань. - 1970. - С.352-356.

294. Шаронов И.В. Расширение ареалов некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги //Матер. 1 конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев. 1971. С. 226-232.

295. Шатуновский М.И. Динамика жирности и обводненности мяса и гонад балтийской речной камбалы и ее связь с особенностями созревания гонад / М.И. Шатуновский // Вопр. Ихтиологии, 1963. - Т. 3. - Вып. 4 (29). - С. 643 – 450.

296. Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. / М.И. Шатуновский. - М.: Наука, 1980. 283 с.

297. Шатуновский М.И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости плодовитости у рыб / М.И. Шатуновский// Изв. РАН. Сер. биол. 2006. - № 2. - С. 244–247.

298. Шатуновский М.И. Экологические аспекты возрастной динамики показателей воспроизводства рыб / М.И. Шатуновский, Г.И. Рубан // Экология, 2009. - № 5. - С. 339-347.

299. Шатуновский М.И. Внутривидовая изменчивость репродуктивных стратегий у речного окуня (*Perca fluviatilis*) / М.И. Шатуновский, Г.И. Рубан// Известия РАН. Серия биологическая, 2013, - №1. - С.79-87.

300. Шашуловский В.А. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. /В.А. Шашуловский, С.С Мосияш. - М: Товар. науч. изд. КМК. 2010. - 250 с.

301. Шевелев М.С. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. /М.С Шевелев. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. - 291 с.

302. Шibaев С.В. Питание леща, плотвы и окуня в Чебоксарском водохранилище (1982-1983 гг.) / С.В. Шibaев // Сб.науч.трудов ГосНИОРХ. - 1985. Вып. 240. - С. 44 – 52.

303. Шibaев С.В. Промысловая ихтиология. /С.В. Шibaев. - Калининград: ООО «Аксиос», 2014. - 535 с.

304. Широков В.М. К вопросу изучения динамики подводного рельефа Куйбышевского водохранилища / В.М Широко// Материалы 1-го науч.-техн.

совещ. по изучению Куйбышевского водохранилища. Вып. 4. Куйбышев, 1963. - С. 141-156.

305. Широков В.А. Рыбохозяйственная характеристика окуня (*Perca fluviatilis* L.) в некоторых водоемах Республики Карелия / В.А. Широков, Н.С. Черепанова, А.П. Георгиев // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, - т. 21, № 2, - 2019. - С.73-80.

306. Шмидтов А. И. Роль и значение хищных рыб в водоемах ТАССР и их перспективы в Куйбышевском водохранилище. / А.И. Шмидтов // Ученые записки КГУ. 1953. - Т. 113. - С. 179-194.

307. Экологические особенности рыб и кормовых животных Куйбышевского водохранилища /под. ред. проф. А.В. Лукина. - Казань: Изд. Казанск. ун-та, 1986. - 139 с.

308. Яковлев В.Н. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня / В.Н. Яковлев, А.В. Кожара, Ю.Г. Изюмов, А.Н. Касьянов, Н.М. Зеленецкий// В кн.: «Фенетика природных популяций». М.: Наука, 1988. - С.53-64.

309. Діденко О.В., Гутбик О.Б. Живлення окуня (*Perca fluviatilis*) Канівського водосховища у весняний період / О.В.Діденко, О.Б. Гурбик // Рибогосподарська наука України. - №2/2011. – С.18-24.

310. Alabaster J.S. The effect of diurnal changes in temperature, dissolved oxygen and illumination on the behavior of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bream (*Abramis brama* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* (L.)) / J.S. Alabaster, K.G. Robertson // *Animal behavior*, IX, 3-4. - 1961. - P. 187-192.

311. Borcharding J. Prey or predator: 0+ perch (*Perca fluviatilis*) in the trade-off between food and shelter / J. Borcharding / *Environ. Biol. Fish* V.77. 2006. - P. 87–96.

312. Bowszys M. Feeding of small-sized European perch, *Perca fluviatilis*, in a littoral zone of a restored lake / M. Bowszys, B. Wziatek, E. Gorska.// *Ecohydrology and hydrobiology*. V.12, №3, 2012. P.243-251.

313. Brooks E.N. Analytical reference points for age-structured models: application to datapoor fisheries / E.N. Brooks, J.E. Powers, E. Cortés // *ICES J. Mar. Sci.* V. 67. № 1. - 2010. - P. 165–175.

314. Buech W. Der Flussbarsch (*Perca fluviatilis*) / W.Buech, H.Kreymann // Buntspecht. – 1991. –Vol. 14. – № 2. – P. 28-30.

315. Craig J.F. A study of the food and feeding of perch in Windermere / J.F. Craig // Freshwater Biology. — 1978. № 8. P. 59–68.

316. Deribe E. Bioaccumulation of Mercury in Fish Species from the Ethiopian Rift Valley Lakes/ E. Deribe, A.E. Masresha, P.A. Gade, S. Berger, B.O.Rosseland, R. Borgstrom, E.Dadebo, Z. Gebremariam, O.M. Eklo, L. Skipperud, B. Salbu // International Journal of Environmental Protection. Jan.2014, - Vol. 4 - Iss. 1, - PP. 15-22.

317. Dörner H. The feeding behaviour of large perch *Perca fluviatilis* (L.) in relation to food availability: a comparative study / H. Dörner, S. Berg, L. Jacobsen, S. Hülsmann, M. Brojerg, A. Wagner // Hydrobiologia. 2003. № 506–509. - P. 427–434.

318. Dulmaa A. Biological principles of lake management in Mongolia. / A. Dulmaa // Izd. MNR, Ulaanbaatar. 1990. 183pp.

319. Farming of Eurasian Perch. Volume 1: Juvenile production // Aquaculture Explained. №24. Dublin. – 2008. – P.80.

320. Formation S.P. The theory of extreme values in relation to the statistical distribution of the largest fish lengths / S.P. Formation, J.M. Rongo, V.S. Sambilai // Asian Science of Fisheries, 1991. - № 4. - P. 123-135.

321. FRAM forum.... Tromso: FRAM centre, 2012. 29 p.

322. Furnass T.J. Laboratory experiments on prey selection by perch fry (*Perca fluviatilis*) / T.J. Furnass / Freshwater Biol. 1979. - V.9. - №1. - P.33-43.

323. Gavaris S. An adaptive framework for the estimation of population size/ S. Gavaris. // Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. (CAFSAC). Res. Doc. 1988. 88/29, 12 p.

324. Gerlach G. Kinstructured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.)/ G. Gerlach, U. Schardt, R. Eckmann, A. Meyer. // Heredity. Vol.86. – 2001. - P.213-221.

325. Gorbunov A. V. Estimation of Mercury Intake from Consumption of Fish and Seafood in Russia/ A. V.Gorbunov, B. V. Ermolaev, S. M. Lyapunov, O. I.

Okina, S. S Pavlov, M. V. Frontasyeva// Food and Nutrition Sciences. 2016, 7, - pp. 1-8.

326. Gusen A. Environmental variation and phenotypic plasticity. The effect of water visibility on body pigmentation in perch (*Perca fluviatilis* L.) / A. Gusen // Degree project in biology. Biology Education Centre. – 2010. – 25 p.

327. Hamel O.S. A method for calculating a meta-analytical prior for the natural mortality rate using multiple life history correlates/ O.S. Hamel // ICES Journal of Marine Science, 2015. - № 72. - P. 62-69.

328. Heath A. G. Water pollution and fish physiology / A. G. Heath. – Amsterdam, Lewis Publ., 2002. – 506 p.

329. Hecky R.E. Increased methylmercury contamination in fish in newly formed reservoirs / R.E. Hecky, D.J. Ramsey, R.A. Bodaly, N.E. Strange // Advances in Mercury Toxicology. -N.Y.: Plenum Press, 1991. - P. 33-52.

330. Hordyk A. Some explorations of the life history ratios to describe length composition, spawning-per-recruit, and the spawning potential ratio / A. Hordyk, K. Ono, K. Sainsbury, N. Loneragan, J. Prince // ICES J. Mar. Sci. 2015. - V. 72. № 1. - P. 204–216.

331. House R. Age, growth, spawning season, and the trout- perch (*Percopsis omiscomaycus*) in southeastern Lake Michigan / R. House, L. Wells // J. Fish. Res. Board Canada, 1973. - V. 30. - N 8. - P. 1221-1225.

332. Jacobsen L. Activity and food choice of piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) in a eutrophic shallow lake: a radio-telemetry study / L. Jacobsen, S.Berg, M. Broberg, N. Jepsen, C. Skov // Freshwater Biology. V. 47. 2002. - P. 2370–2379.

333. Kalman R.E. A new approach to linear filtering and prediction problems / R.E. Kalman // J. Basic Eng. 1960. - V. 82, - P. 34-45.

334. Kalmius H. Natura. / H. Kalmius, A. Smit. - London: 1960. PP. 186, 4730, 1004.

335. Kestemont P. Recent advances in the aquaculture of percid fish. / P. Kestemont, K. Dabrowski// Journal of Applied Ichthyology. 1996. vol. 12. - P. 137–200.

336. Kottelat M. Handbook of European freshwater fishes/ M Kottelat, J. Freyhof //Switzerland. – 2007. – P.530-531.

337. Lea E. On the methods used in herring investigations / E. Lea // Publ. Circonst. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. № 53. - 1910. - P. 7–174.

338. Linløkken Arne N. Population ecology of perch (*Perca fluviatilis*) in boreal lakes/ Arne N. Linløkken –Karlstad: Printed at Universitetsstryckeriet, 2008. - 38 p.

339. Malmquist H.J. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *J. Anim Ecol.* / H.J. Malmquist, S.S. Snorrason, S. Skulason, B. Jonsson, O.T. Sandlund, and P.M. Jonasson// *Diet. Ecol.*, - 61: 21–35. - 1992.

340. Mann R.H.K. Variations in the size of gonads, eggs and larvae of the dace *Leuciscus leuciscus* / R.H.K. Mann, A. Mills Ch.// *Environ. Biol. Fish.* 1985 V. 13. № 4. P. 277–287.

341. Melnikov S.A. Final report on the Raipon/AMAP/GEF project Persistent Toxic Substances, Food Security and Indigenous Peoples of the Russian North. Activity 4. Study of biomagnification in Arctic food-chains. Results tabulated in AMAP Assessment 2002 / S.A. Melnikov, S.V. Vlasov, A.N. Gorshkov // *Heavy Metals in the Arctic.* – 2005. – P. 146–147.

342. Moore J.W. Inorganic contaminants of surface water / J.W Moore. -N.Y.: Springer-Verlag, 1991. 334 p.

343. Nelson J. S. Fishes of the World/ J. S. Nelson, T. C. Grande, M. V. H. Wilson //— 5th ed. — Hoboken: John Wiley & Sons, 2016. — 752 p.

344. Ogle D.H. FSA: Fisheries Stock Analysis. D.H Ogle, P. Wheeler, A.R. Dinno// package version 0.8.22.9000. 2018 (www.github.com/droglenc/FSA)

345. Oliva O. On the systematics of the perch (*Perca fluviatilis* L.) (Pisces, Perciformes) / O. Oliva, L. Hanel, V. Safranek // *Vestn. Cs. spolec. zool. Sv.*53, №3. 1989. S.214-225.

346. Porvari P. Mercury and methylmercury in Finnish reservoirs and in Kemijoki drainage basin / P.Porvari, M. Verta // *Finnish Environment Report.* – 1998, № 175. – 59 p.

347. Powell Ja.L. The inquisition of climate science. /Ja.L Powell. -New York: Columbia univ. press, 2011. ISBN 978-0-231-15718-6.

348. Robinson, B.W. and Wilson, D.S. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *Am. Nat.*, 144: 596–627. 1994.

349. Prince J. Corrigendum to «Length based SPR» assessment of eleven Indo-Pacific coral reef fish populations in Palau / J. Prince, V. Steven, V. Kloulchadc, H. Adrian// *Fish. Res.* 2015. 171. - P. 42–58.

350. Prince J. Revisiting the concept of Beverton-Holt life-history invariants with the aim of informing data-poor fisheries assessment / J. Prince, A. Hordyk, S. Valencia // *Ibid.* V.72. №1. 2015. P.194-203.

351. Rougeot C. Perch description and biology / C. Rougeot, P. Fontaine, S. Mandiki / *Farming of Eurasian Perch* №24. 2008. - P.12-15.

352. Sandstrom O. Effects of temperature on life history variables in perch / Effects of temperature on life history variables in perch / O. Sandstrom, E. Neuman, G. Thoresson// *Journal of Fish Biology.* 1995. 47, - P. 652–670.

353. Schluter D. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. / D. Schluter, J.D McPhail // *Am.Nat.*, 140: 85–108. - 1992.

354. Schluter D. Character displacement and replicate adaptive radiation /D. Schluter, J.D Character// *Trends Ecol. Evol.*, 8: 197–200. - 1993.

355. Smith F.A. Mercury and selected pesticide levels in fish and wild life of Utah: levels of mercury in fish / F.A. Smith, R.P. Sharma, J.B. Low// *Bul. Environ. Toxicol.* - 1974. - Vol. 12, N 1. - P. 153 -157.

356. Snorrason, S.S. Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae) / S.S. Snorrason, S. Skulasson, B. Jonsson, H.J. Malmquist, Jonasson, P.M. Sandlund, O.T. et al// morphological divergence and ontogenetic niche shifts. *Biol. J. Linn. Soc.*, 52: 1–18. - 1994.

357. Stepanova, I.K. Mercury accumulation in fish from water bodies of the Vologodscaja Oblast. / I.K. Stepanova, V.T. Komov// *Russian Journal of Ecology* 28 (4)/ 1997. - 260–264.

358. Svanbäck R. Morphology dependent foraging efficiency in perch: a tradeoff for ecological specialization / R. Svanbäck, P. Eklöv / *Oikos*. V. 102. 2003. P. 273–284.

359. Svanbäck R. Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. /R. Svanbäck, and P. Eklöv, *Oecologia*, 131: 2002. P.61–70.

360. Terlecki J. The diet of adult perch, *Perca fluviatilis* L., in the Vistula dam reservoir in Włocławek / J.Terlecki // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. 1987. Vol. XVII, Fasc. 1. P. 43–57.

361. Tesch F.W. Das Wachstum des Barsches (*Perca fluviatilis* L.) in verschiedenen Gewässern/ F.W. Tesch.- *Z. Fischerei*. 1955. Bd.4. P.5-6.

362. Thorpe J.E. Morphology, physiology, behavior and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *P. flavescens* Mitchill / J.E. Thorpe // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1977. - Vol.34, N10. - P.1504-1514.

363. Wang N. Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance (англ.) / N. Wang, R. Eckmann.// *Hydrobiologia*. — 1994. — No. 277. —P. 135—143.

364. Whoriskey F.G., Underice observations of behavior of selected native and exotic fishes of the St. Lawrence river system / F.G. Whoriskey, K Brown// *Zoo Biol*. – 1994. – Vol. 13. – № 6. – P. 545-555.

365. Zbingiev W. Zmiany ihtiofauny w rejonie zbiornika w Myezkowcach. / W. Zbingiev. - *Acta Hydrobiol.*, 8 suppl. 1. 1966.

Разнообразие окраски тела окуня Куйбышевского водохранилища



**Сравнение морфометрических показателей окуня из различных участков
Куйбышевского водохранилища по критерию Тьюки**

Признак	F	p-value	Наличие (+) / отсутствие (-) различий в выборках	Номера отличающихся выборок
Меристические признаки				
ad.1	0,414	0,797	-	-
ad.2	4,233	0,003	+	T ₄ и T ₅ T ₁ и T ₅ T ₁ и T ₃
ID	3,255	0,013	+	T ₂ и T ₅
IID (кол.)	1,245	0,105	-	-
IID (мягк.)	20,763	0,001	+	T ₄ и T ₅ T ₁ и T ₅ T ₃ и T ₅ T ₃ и T ₄ T ₂ и T ₃ T ₁ и T ₃
P (мягк.)	6,404	0,001	+	T ₂ и T ₅ T ₃ и T ₅ T ₂ и T ₄ T ₃ и T ₄
V (мягк.)	4,162	0,003	+	T ₁ и T ₂
A (кол.)	1,401	0,115	-	-
A (мягк.)	1,485	0,209	-	-
sp	1,916	0,111	-	-
Пластические признаки				
ad	1,205	0,308	-	-
pd	0,631	0,640	-	-
gh	0,348	0,845	-	-
ir	0,869	0,482	-	-
aq	0,423	0,791	-	-
rd	0,639	0,634	-	-
qs	0,444	0,776	-	-
q1s1	0,370	0,829	-	-
tu	0,595	0,666	-	-
t1u1	0,191	0,942	-	-
ux	0,499	0,736	-	-
zz	0,978	0,419	-	-
yy	0,152	0,961	-	-
ej	0,261	0,902	-	-
pp	0,841	0,499	-	-
ap	0,587	0,671	-	-
an	0,891	0,469	-	-
no	0,376	0,825	-	-
op	1,317	0,263	-	-
ay	0,112	0,978	-	-
достоверно для уровня значимости $p < 0,05$				
T ₁ – Приплотинный плес; T ₂ – открытая часть Волжско-Камского плёса; T ₃ – Мешинский залив; T ₄ – верховья Мешинского залива; T ₅ – средняя часть Волжского плёса				

Статистика критерия Шеффе для выборок размерных групп окуня из различных участков Куйбышевского водохранилища (общая сравниваемая численность 2269 экз., критическое значение $F=2,1$)

Номера сравниваемых групп		статистика	Р-значение	степени свободы	
1	2			6	2262
1	2	5,16394	2,77E-05	6	2262
1	3	17,08593	2,12E-19	6	2262
1	4	11,20287	2,34E-12	6	2262
1	5	17,66914	4,24E-20	6	2262
1	6	5,78189	5,49E-06	6	2262
1	7	6,140283	2,13E-06	6	2262
2	3	17,16261	1,72E-19	6	2262
2	4	12,90789	2,15E-14	6	2262
2	5	18,54374	3,8E-21	6	2262
2	6	8,566314	3,15E-09	6	2262
2	7	8,90988	1,24E-09	6	2262
3	4	1,61566	0,138708	6	2262
3	5	5,631694	8,14E-06	6	2262
3	6	8,502478	3,74E-09	6	2262
3	7	10,47986	1,7E-11	6	2262
4	5	6,336688	1,26E-06	6	2262
4	6	5,550611	1,01E-05	6	2262
4	7	6,69454	4,88E-07	6	2262
5	6	11,96	2,93E-13	6	2262
5	7	13,39346	5,65E-15	6	2262
6	7	0,752957	0,392957	6	2262

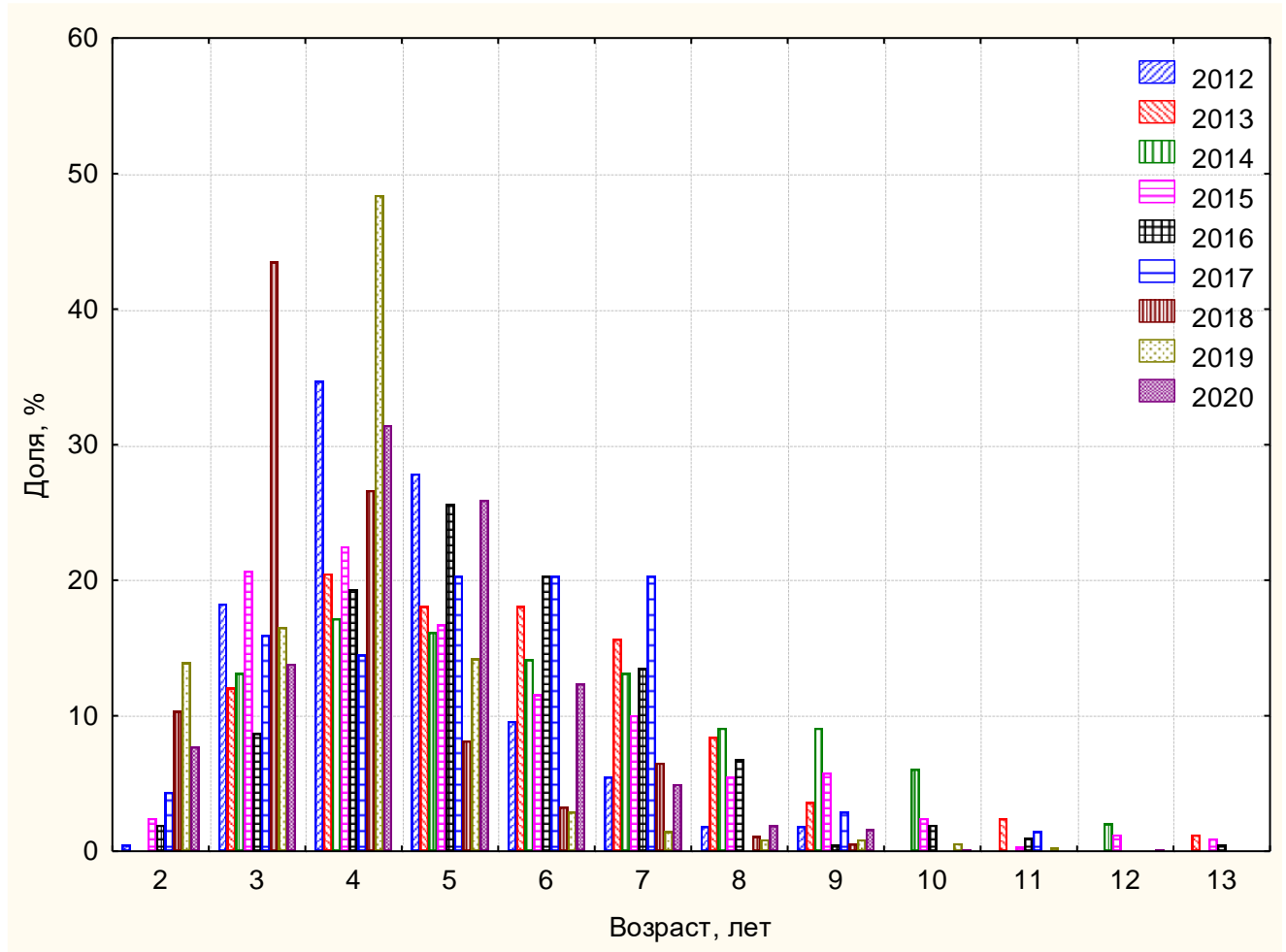
Примечание: 1 - Мешинский залив; 2 - Тетюшский плёс; 3 - Сидельниковский затон; 4 - Верховья Мешинского залива; 5 – Сред. часть Волжского плёса; 6 - Открытая часть Волжско-Камского плёса; 7 - Приплотинный плёс

Приложение 5

Весовой состав окуня из сетных уловов 2012-2020 гг.

Масса, г	Годы исследования								
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
0,0-99,9	0,44	-	-	5,17	1,46	15,94	28,26	21,9	16,57
100,0-199,9	5,73	1,20	8,08	30,40	14,08	2,90	42,39	48,13	26,02
200,0-299,9	31,28	14,46	33,33	23,10	32,04	15,94	14,13	19,88	34,30
300,0-399,9	17,62	20,48	21,21	19,76	28,16	26,09	5,98	5,48	14,39
400,0-499,9	18,50	14,46	12,12	13,37	11,17	15,94	5,43	1,15	4,94
500,0-599,9	7,93	10,84	13,13	3,34	6,31	17,39	2,72	0,58	2,33
600,0-699,9	9,69	10,84	4,04	1,82	2,43	2,90	1,09	0,29	0,87
700,0-799,9	5,29	18,07	5,05	0,61	1,94	1,45	-	1,15	-
800,0-899,9	1,76	3,61	2,02	1,22	1,46	1,45	-	0,86	0,29
900,0-999,9	0,44	3,61	-	0,91	0,49	-	-	0,29	0,15
1000,0-1099,9	0,88	2,41	1,01	0,30	-	-	-	0,29	-
1100,0-1199,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1200,0-1299,9	0,44	-	-	-	-	-	-	-	0,15
1300,0-1399,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1400,0-1499,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1500,0-1599,9	-	-	-	-	0,49	-	-	-	-
Всего, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Среднее	410,73±13,03	480,39±24,39	385,18±18,72	289,86±9,15	338,75±12,63	360,78±21,29	175,32±9,47	178,58±7,74	230,94±5,16
Медиана	366,00	405,00	315,00	255,00	305,00	346,00	130,00	156,00	219,00
Мода	443,00	315,00	312,00	200,00	350,00	166,00	101,00	127,00	233,00
n	230	83	99	330	207	69	184	347	688

Возрастной состав уловов окуня в 2012-2020 гг.



Статистика критерия Шеффе для выборок возрастных групп окуня из различных участков Куйбышевского водохранилища (общая сравниваемая численность 2269 экз., критическое значение $F=2,1$)

Номера сравниваемых групп		статистика	P-значение	степени свободы	
1	2	8,734503	1,99E-09	6	2262
1	3	11,01512	3,92E-12	6	2262
1	4	7,986497	1,51E-08	6	2262
1	5	11,12891	2,87E-12	6	2262
1	6	2,531815	0,019096	6	2262
1	7	2,809806	0,010003	6	2262
2	3	15,47381	1,82E-17	6	2262
2	4	12,67737	4,06E-14	6	2262
2	5	15,0832	5,34E-17	6	2262
2	6	8,887549	1,32E-09	6	2262
2	7	9,770831	1,18E-10	6	2262
3	4	0,381752	0,108954	6	2262
3	5	3,396849	0,002441	6	2262
3	6	6,44813	9,4E-07	6	2262
3	7	7,60764	4,21E-08	6	2262
4	5	3,34627	0,002762	6	2262
4	6	5,035378	3,86E-05	6	2262
4	7	5,706324	6,69E-06	6	2262
5	6	8,210921	8,25E-09	6	2262
5	7	8,993151	9,87E-10	6	2262
6	7	0,243242	0,03791	6	2262

Примечание: 1 - Мешинский залив; 2 - Тетюшский плёс; 3 - Сидельниковский затон; 4 - Верховья Мешинского залива; 5 - Сред. часть Волжского плёса; 6 - Открытая часть Волжско-Камского плёса; 7 - Приплотинный плёс

Приложение 9

**Линейный рост окуня Куйбышевского водохранилища в 2015 – 2020 гг., см
(по данным обратных расчислений)**

Год	Возраст, лет													N
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
2015	8,72	13,96	18,03	20,52	22,45	24,86	26,46	28,36	29,75	31,61	32,75	34,38	36,00	115
2018	9,21	13,25	17,48	20,56	22,44	28,00	-	-	-	-	-	-	-	65
2019	8,42	12,54	16,73	20,45	23,98	27,14	-	-	-	-	-	-	-	210
2020	7,83	12,50	16,73	20,26	22,91	25,28	27,38	29,30	31,40	-	-	-	-	30
M±m	8,54±0,28	13,06±0,35	17,24±0,32	20,44±0,07	22,95±0,36	26,32±0,75	26,92±0,46	28,83±0,47	30,57±0,83	31,61±0,00	32,75±0,00	34,38±0,00	36,00±0,00	-

Темп линейного роста окуня Куйбышевского водохранилища в 2015 – 2020 гг., см

Год	Возраст, лет													N
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
2015	8,72	5,24	4,07	2,49	1,93	2,41	1,60	1,90	1,39	1,86	1,14	1,63	1,62	115
2018	9,21	4,04	4,23	3,08	1,88	2,56	-	-	-	-	-	-	-	65
2019	8,42	4,12	4,19	3,72	3,53	3,16	-	-	-	-	-	-	-	210
2020	7,83	4,67	4,23	3,53	2,65	2,37	2,1	1,92	2,1	-	-	-	-	30
M±m	8,54±0,28	4,52±0,27	4,18±0,04	3,21±0,27	2,49±0,39	2,63±0,18	1,85±0,25	1,91±0,01	1,75±0,35	1,86±0,00	1,14±0,00	1,63±0,00	1,62±0,00	-

Приложение 10
Весовой рост окуня Куйбышевского водохранилища в 2012 – 2020 гг., г
(по данным непосредственных наблюдений)

Год	Возраст, лет												N
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
2012	185,00	274,45	356,71	473,25	535,19	674,18	739,66	835,33	-	-	-	-	230
2014	-	191,77	263,17	295,31	334,93	469,66	475,67	564,46	690,16	725,00	882,50	-	99
2015	88,50	147,82	196,82	265,27	334,97	393,64	445,83	521,89	629,25	690,00	849,00	956,66	330
2016	109,50	148,22	239,88	305,74	371,05	400,64	541,28	593,00	760,25	836,50	-	1529,00	207
2017	79,27	234,66	279,00	351,57	422,57	532,5	593,00	698,33	761,00	891,00	-	-	69
2018	47,63	108,85	182,82	264,13	461,33	491,08	537,50	615,00	-	-	-	-	184
2019	41,85	100,79	171,09	247,65	374,50	583,00	672,33	820,00	886,50	984,00	-	-	347
2020	49,04	92,96	188,30	268,12	336,20	417,91	509,46	662,82	935,00	996,00	1222,00	-	688
M±m	57,06 ±2,33	134,97± 3,79	211,81± 3,36	303,41± 5,16	373,62± 6,99	461,11± 10,72	514,46± 17,66	607,66± 21,04	712,95± 27,78	851,28± 46,25	911,85± 72,33	1099,75 ±145,57	-

Темп весового роста окуня Куйбышевского водохранилища в 2012 – 2020 гг., г

Год	Возраст, лет												N
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
2012	-	89,45	82,26	116,54	61,94	138,99	65,48	95,67	-	-	-	-	230
2014	-	-	71,4	32,14	39,62	134,73	6,01	88,79	125,70	34,84	157,50		99

2015	-	59,32	49,00	68,45	69,70	58,67	52,19	76,06	107,36	60,75	159,00	107,66	330
2016	-	38,72	91,66	65,86	65,31	29,59	140,64	51,72	167,25	76,25	-	-	207
2017	-	155,39	44,34	72,57	71,00	109,93	60,50	105,33	62,67	130,00	-	-	69
2018	-	61,22	73,97	81,31	197,20	29,75	46,42	77,50	-	-	-	-	184
2019	-	58,94	70,30	76,56	126,85	208,50	89,33	147,67	66,50	97,50	-	-	347
2020	-	43,92	95,34	79,82	68,08	81,71	91,55	153,36	272,18	61,00	226,00	-	688
M±m	-	72,42± 14,14	72,28± 6,46	74,16± 8,19	87,46± 17,92	98,98± 21,76	69,02± 13,95	99,51± 12,46	133,61± 27,67	76,72± 11,75	180,83± 13,83	107,66± 0,00	

Приложение 11

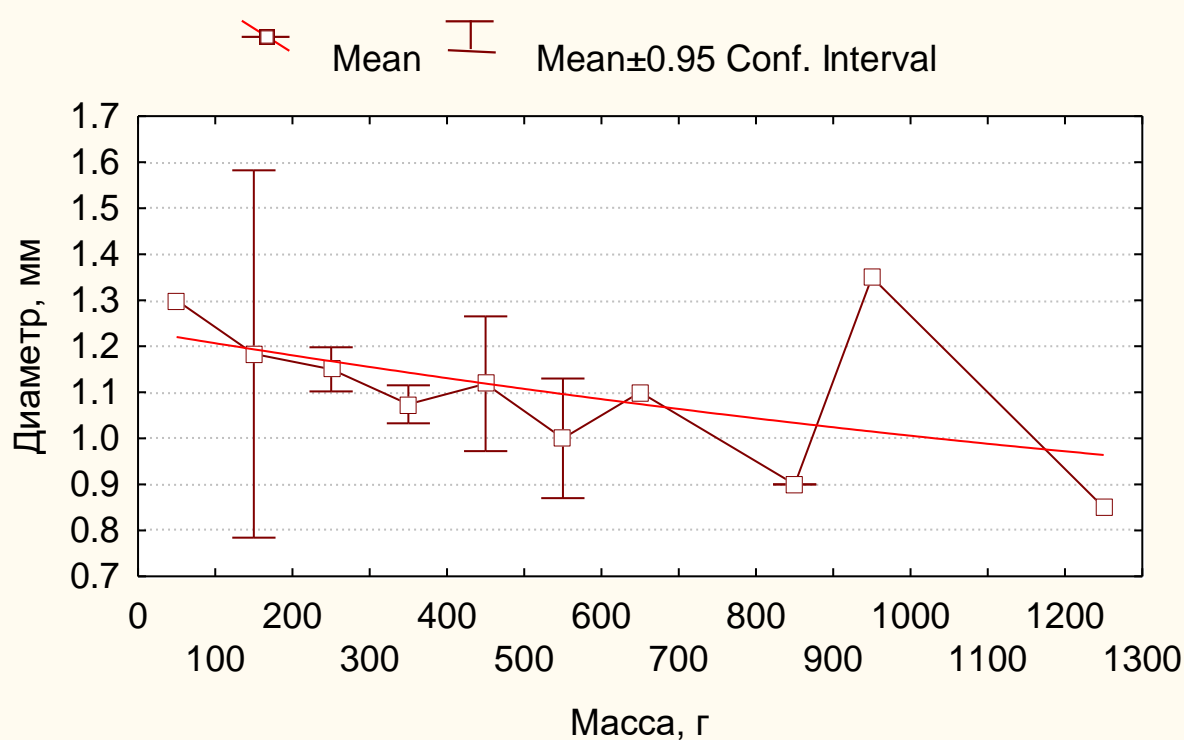
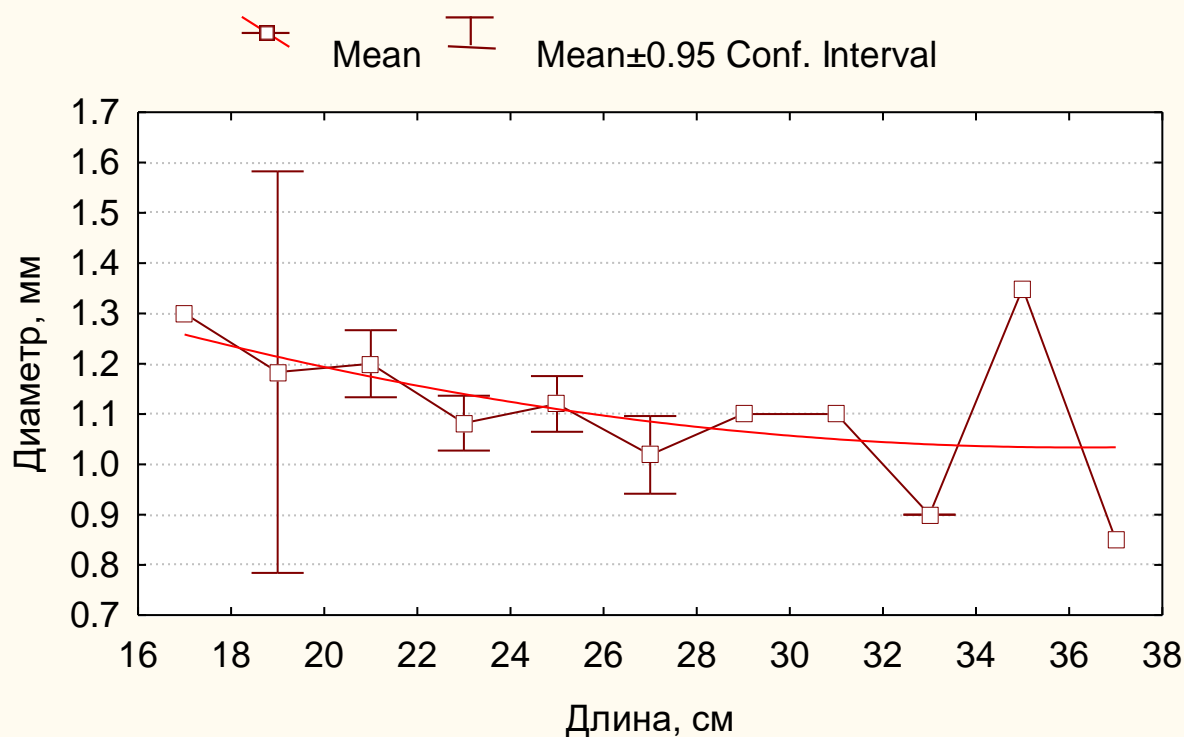
Показатели плодовитости окуня Куйбышевского водохранилища

Год	Плѣс	Длина, см	Масса, г	Возраст, лет	Коэффициент зрелости, %	ИАП, шт.	ОП, шт./1г	ПП, шт.	Диаметр икры, мм	Масса икринки, мг
2012	Волжско-Камский	<u>21,00-34,50</u> 27,55±0,68	<u>203,00-1075,00</u> 497,18±40,51	<u>3,00-8,00</u> 4,96±0,25	<u>14,78-27,04</u> 20,11±0,48	<u>25984,00-113953,00</u> 57415,89±4501,53	<u>64,70-174,40</u> 118,72±4,23	57423,28	<u>1,00-1,70</u> 1,42±0,03	<u>1,10-2,20</u> 1,85±0,05
2015	Волжский	<u>16,50-22,00</u> 19,29±0,85	<u>118,00-301,00</u> 186,57±23,42	<u>3,00-5,00</u> 4,00±0,31	<u>15,25-22,47</u> 19,98±0,88	<u>10998,00-62370,00</u> 25830,00±6472,92	<u>82,60-192,80</u> 130,10±14,83	25831,12	<u>0,90-1,30</u> 1,11±0,05	<u>1,01-1,10</u> 1,06±0,01
2016	Волжско-Камский	<u>21,00-40,00</u> 26,40±0,56	<u>235,00-1529,00</u> 463,63±36,81	<u>4,00-13,00</u> 6,08±0,33	<u>11,36-25,00</u> 20,24±0,46	<u>19975,00-370305,00</u> 53105,68±9205,39	<u>59,44-242,18</u> 103,34±5,41	53105,67	<u>0,89-1,20</u> 1,02±0,01	<u>0,60-1,20</u> 0,74±0,02
2016	Волжский	<u>19,00-29,00</u> 22,62±0,47	<u>158,00-589,00</u> 282,20±20,88	<u>3,00-7,00</u> 4,47±0,21	<u>17,68-38,02</u> 23,86±0,69	<u>19968,00-93415,00</u> 45863,00±3327,73	<u>110,32-211,78</u> 163,28±4,12	45786,01	<u>1,08-1,35</u> 1,23±0,01	<u>1,30-1,90</u> 1,64±0,02
2019	Волжско-Камский	<u>17,00-35,00</u> 22,70±1,15	<u>105,00-1026,00</u> 308,70±57,36	<u>3,00-9,00</u> 4,70±0,37	<u>14,29-27,54</u> 19,54±0,76	<u>8624,00-142945,00</u> 40670,25±10317,90	<u>73,50-139,30</u> 107,12±4,87	33779,55	<u>0,90-1,50</u> 1,29±0,03	<u>0,50-1,90</u> 1,28±0,07
2019	Волжский	<u>14,50-19,50</u> 17,06±0,60	<u>73,00-174,00</u> 113,44±13,01	<u>3,00-4,00</u> 3,33±0,16	<u>19,62-27,01</u> 22,89±0,69	<u>7725,00-23970,00</u> 15018,67±1762,47	<u>104,20-158,20</u> 132,99±6,13	15015,82	<u>1,15-1,40</u> 1,31±0,03	<u>1,20-2,00</u> 1,51±0,08
2020	Волжско-Камский	<u>16,50-37,00</u> 24,57±0,41	<u>95,00-1222,00</u> 374,20±22,20	<u>3,00-12,00</u> 5,51±0,18	<u>11,67-25,68</u> 19,50±0,33	<u>9036,00-134352,00</u> 38385,88±2788,99	<u>48,80-145,40</u> 99,96±2,56	38397,37	<u>0,85-1,50</u> 1,10±0,02	<u>0,90-2,20</u> 1,14±0,02

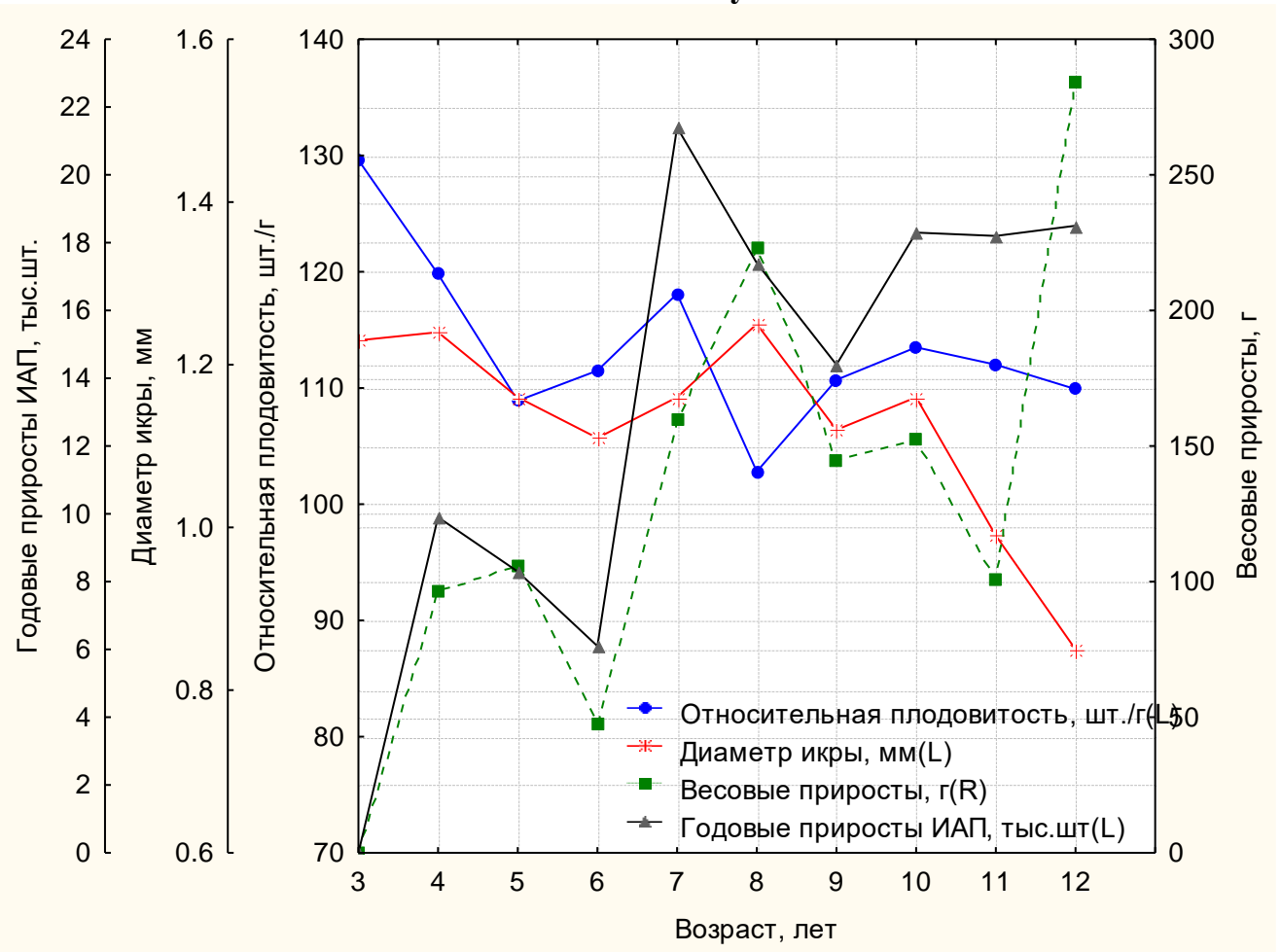
Примечание: над чертой – минимальное и максимальное значения, под чертой – среднее значение

Приложение 12

Показатели среднего диаметра икры (мм) от длины и массы тела рыбы



Показатели функциональной активности половой железы и увеличение веса тела самок окуня



Ориентиры (индикаторы) по длине (Length-based indicators (LBI)) – Биологические ориентиры

Индикатор 1	Определение	Индикатор 2	Отношение индикаторов	Ожидаемое значение	Опция управления
$L_{max5\%}$	средняя длина особей, составляющих 5% конца ряда (максимально наблюдаемых длин)	L_{inf} Предельная теоретическая длина	$L_{max5\%} / L_{inf}$	> 0,8	Сохранение (для крупных особей)
$L_{95\%}$	длина, ниже которой находится 95% значений		$L_{95\%} / L_{inf}$		
P_{mega}	доля рыб, больше, чем доля рыб оптимальной длины (L_{opt})+10%	0,3-0,4	P_{mega}	> 0,3	
$L_{25\%}$	длина, ниже которой лежит 25% значений	L_{mat} Длина 50% созревания	$L_{25\%} / L_{mat}$	> 1	Сохранение (для мелких особей)
L_c	длина первой поимки (длина 50% моды)		L_c / L_{mat}		
L_{mean}	Средняя длина особей > L_c	$L_{opt} = 2/3 L_{inf}$ длина, при которой максимальна биомасса и продукция икры при минимальной F или промысел вообще отсутствует	L_{mean} / L_{opt}	≈ 1	Оптимальный вылов
L_{maxy}	Размерный класс, составляющий основу вылова		L_{maxy} / L_{opt}		
L_{mean}	Средняя длина особей > L_c	$L_{F=M} = (0.75L_c + 0.25L_{inf})$	$L_{mean} / L_{F=M}$, где F – промысловая смертность, M – естественная смертность	≥ 1	Подход MSY

Тренды индикаторов биологических ориентир по методу LBI

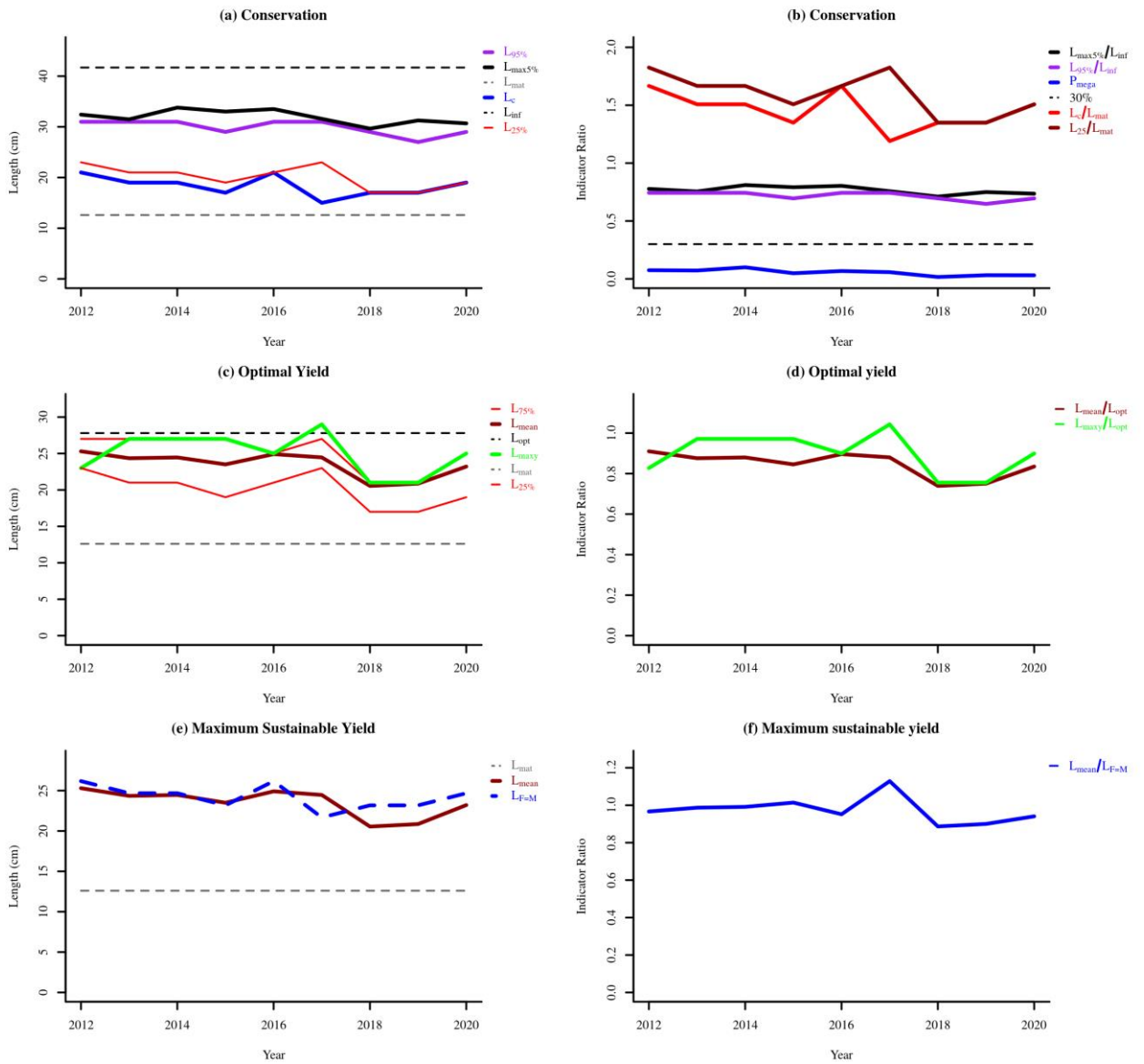


Таблица расчетов биомассы и численности запаса окуня по модели КАФКА

Численность в млн. экз, биомасса в тыс. т

минимум функции	Параметры	Wa	S_t	R_t	N_t	C_t	qi	Q'i	ki	q't	Nprt	Pprt		
0,27881	sN	0,265144	0,373	2012	0	0,601346	1,383785	0,321222	3,86E-05	0,386241	10000	4,24E-05	1,383785	6,724909
	Q1	0,380493	0,461	2013	0	0,595468	1,4338	0,372632		2,7E-05	1,4338	4,545464		
	s1	9999,995	0,514	2014	0	0,642338	1,474977	0,526265		4,13E-05	1,474977	3,095129		
	s	0,815758	0,607	2015	0	0,746031	1,47332	0,399218		4,04E-05	1,47332	2,129988		
	delta	0,506355	0,712	2016	0	0,584491	1,425326	0,482453		3,7E-05	1,425326	1,487725		
	CT+1,	0,337	0,851	2017	0	0,680131	1,406538	0,416592		5,03E-05	1,406538	1,060324		
	RT+1,	0,815495	0,911	2018	0	1,160637	1,931281	0,281001		4,22E-05	1,931281	0,775905		
	RT+2,	0,815495	1,1	2019	0	1,230555	2,551886	0,54955		3,64E-05	2,551886	0,586636		
	P0	10	1,2	2020	0	1,098464	2,683191	0,606352		3,05E-05	2,683191	0,460685		
				2021		0,815495		0,337				2,455968	0,376869	
				2022		0,815495						2,5142	0,321093	

Продолжение таблицы

Dt	wt	Ncort	Pt	ywt	deltacort	deltaprT_k	deltaNBt	deltaNHt
99999905	1	1,383785	6,724908	1,543261	5,186486	0	6,57027	-3,8027
99999905	1	1,4338	4,545464	1,018416	4,264019	0	5,697819	-2,83022
99999905	1	1,474977	3,095129	1,600292	3,518596	0	4,993572	-2,04362
99999904	1	1,47332	2,129988	1,566126	2,918896	0	4,392216	-1,44558
99999904	1	1,425326	1,487725	1,38741	2,439447	0	3,864772	-1,01412
99999904	1	1,406538	1,060324	1,85759	2,059441	0	3,465979	-0,6529
99999904	1	1,931281	0,775905	2,142746	1,76171	0	3,692991	0,169571
99999904	1	2,551886	0,586636	2,441832	1,531843	0	4,083729	1,020042
99999904	1	2,683191	0,460685	2,151945	1,357475	0	4,040666	1,325716
99999904	1	2,455968	0,376869			1,227793	3,683761	1,228175
						1,133301	3,647501	1,380899

Приложение 16

Продолжение таблицы

Численность в млн. экз, биомасса в тыс. т														
	Rcort	N'cort	Ccort	Wct	SBt	Bcort	bWt	b'Wt	Bprt	N'prt	dNBt	dNHt	dBbt	dBHt
2012	0,601346	1,383785	0,321222	0,438322	0	0,606543	0,676445	0,676445	0	0	6,57027	-3,8027	2,879894	-1,66681
2013	0,595468	1,4338	0,372632	0,497803	0	0,713749	0,50697	0,50697	0	0	5,697819	-2,83022	2,836388	-1,40889
2014	0,642338	1,474977	0,526265	0,538712	0	0,794587	0,862096	0,862096	0	0	4,993572	-2,04362	2,690096	-1,10092
2015	0,746031	1,47332	0,399218	0,480216	0	0,707512	0,752079	0,752079	0	0	4,392216	-1,44558	2,109213	-0,69419
2016	0,584491	1,425326	0,482453	0,479426	0	0,683338	0,66516	0,66516	0	0	3,864772	-1,01412	1,852871	-0,4862
2017	0,680131	1,406538	0,416592	0,513233	0	0,721882	0,953377	0,953377	0	0	3,465979	-0,6529	1,778855	-0,33509
2018	1,160637	1,931281	0,281001	0,422166	0	0,815322	0,904595	0,904595	0	0	3,692991	0,169571	1,559057	0,071587
2019	1,230555	2,551886	0,54955	0,400791	0	1,022773	0,978665	0,978665	0	0	4,083729	1,020042	1,636723	0,408824
2020	1,098464	2,683191	0,606352	0,434788	0	1,166619	0,93564	0,93564	0	0	4,040666	1,325716	1,756833	0,576406
2021									1,067812	2,455937	3,68373	1,228144	1,601642	0,533982
2022									1,093142	2,514196	3,647498	1,380895	1,585888	0,600397

