

УДК 639.2.081.7(470)(282.2)

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ СУДАКА *Sander lucioperca* (Percidae) оз. НЕЧЕРИЦА (НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК “СЕБЕЖСКИЙ”, ПСКОВСКАЯ ОБЛ.)

© 2024 г. Ф. С. Лобырев^{a,*}, К. В. Кузишин^a, В. Р. Хохряков^b, Е. А. Кислица^a,
Е. А. Пивоваров^a, С. Д. Павлов^a

^aМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^bФедеральное государственное бюджетное учреждение

“Национальный парк “Себежский”, Псков, Россия

*e-mail: lobrev@mail.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 02.05.2024 г.

Исследованы размерно-возрастная и половая структуры популяции судака *Sander lucioperca* (L.) из оз. Нечерица (национальный парк “Себежский”), а также линейный рост с использованием метода обратного расчисления по формуле прямой зависимости Лео. Рост судака (см) демонстрирует линейную динамику, формально описываемую уравнением $L(t) = 5.4 \times x + 0.2$. Частоты длин отдельных возрастных групп распределены нормально, что соответствует классическим представлениям о росте рыб. Популяция представлена 13 возрастными классами, максимальная длина судака в выборке – 872 мм. Анализ пищевого комка показал наличие шести массовых видов рыб, отмеченных в улове, включая молодь самого судака; соотношение долей отдельных видов в рационе и улове свидетельствует об отсутствии элективности питания. По оценочным данным, доля судака в ихтиоценозе в период 1989–2022 гг. в оз. Нечерица возросла в ~8 раз. Проведен сравнительный анализ линейного роста судака из популяций различных ареалов обитания в условиях среды, различающихся по ряду величин ключевых параметров. Темпы роста судака из южных популяций в целом выше и более соответствуют асимптотическому росту, предельные размеры и продолжительность жизни в целом выше у северных популяций. Выдвинута гипотеза о причинах, вызывающих различия в характере и темпах линейного роста вида.

Ключевые слова: Себежский, судак, возраст, линейный рост, температура, широтность

DOI: 10.31857/S0320965224060117, **EDN:** WXMELM

ВВЕДЕНИЕ

Судак *Sander lucioperca* (L.) – вид с высокой степенью изменчивости внутривидовой структуры на ареале, что обусловлено его видовыми особенностями и обитанием в водоемах и водотоках разного типа и различных климатических зон (Танасийчук, 1974; Стрельников, 1996; Кушнаренко и др., 2004). Пространственная неоднородность условий обитания судака на отдельных участках ареала привела к формированию мозаичной системы локальных популяций с выраженным комплексом адаптаций, связанных с уникальными параметрами роста, возрастного состава, временем наступления полового созревания и повторностью нереста, а также с особенностями морфологии и воспроизводства (Крго-Ćetković, Stamenković, 1996; Ložys, 2003; Akbarzadeh et al.,

2009; Коваленко и др., 2014; Parés-Casanova, Cano, 2014). Сложная популяционная структура вида, сформированная помимо естественных причин антропогенными трансформациями среды обитания (фрагментация речных бассейнов плотинами ГЭС, изменение гидрологического режима и загрязнение) делает судака информативным модельным объектом для изучения процессов дивергенции и адаптации под влиянием природных и антропогенных факторов. В связи с этим важно отметить роль вида как тест-объекта и биоиндикатора загрязнения в условиях неуклонно возрастающей антропогенной нагрузки на природные экосистемы (Гладышев и др., 2001). В то же время, для анализа пространственно-временной изменчивости вида требуются количественные характеристики параметров популяций из природных водоемов и водотоков, не претерпевших

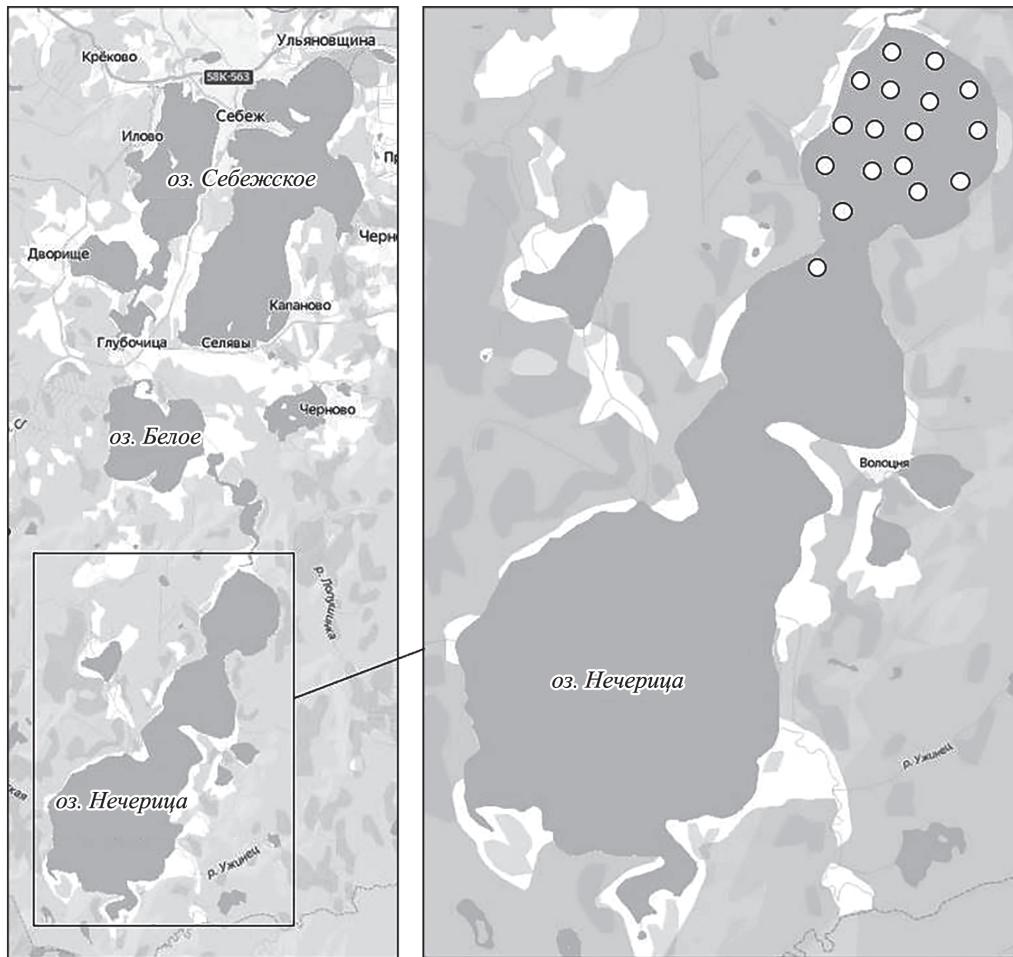


Рис. 1. Карта-схема района исследования – оз. Себежское (Себежский р-н, Псковская обл.); кружками отмечены станции отбора проб.

существенную антропогенную перестройку и которые могли бы рассматриваться как природные эталоны. Подобного рода стандартами могут считаться популяции судака из системы водоемов и водотоков Псковского Поозерья, принадлежащих бассейну р. Западная Двина. Часть водных объектов расположена на территории Национального парка “Себежский”, природоохранного, научно-исследовательского и эколого-просветительского учреждения федерального значения, одна из задач которого заключается в сохранении природного биоразнообразия наземных и водных экосистем (Александров, Курьянович, 2001).

Размерно-возрастные показатели считаются одними из ключевых индикаторов состояния популяции вида (Júza et al., 2023; Tesfaye et al., 2023), поскольку представляют собой интегрированный ответ организма на комплексное воздействие величин различных параметров среды обитания (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001). Вклады ряда факторов в формирование возрастной структуры популяции и характера роста не всегда удается разделить из-за нелинейной реакции

биологической системы на их совокупное воздействие (Бигон и др., 1989). Тем не менее, представляется возможным выявить ряд ключевых параметров среды, на фоне которых формируются конкретные популяционные показатели. Одним из наиболее распространенных подходов косвенной оценки влияния среды на структуру популяции и ростовые функции является сравнительный анализ размерно-возрастных показателей данного вида из регионов с различными климатическими условиями и водоемов разного типа (Lappalainen et al., 2003; Зыков, Иванов, 2008; Кузицин, 2016).

Цель работы – изучить размерно-возрастную и половую структуры популяции судака оз. Нечерница, дать анализ темпов роста на основе обратного расчисления длины, оценить относительное обилие вида в экосистеме и провести сравнительный анализ характера линейного роста судака в популяциях из регионов с разными климатическими условиями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран в период 22 сентября–2 октября 2022 г. в оз. Нечерица ($56^{\circ}13'$ с.ш., $28^{\circ}44'$ в.д.), расположенному в национальном парке “Себежский”. Озеро является последним в системе соединяющихся протоками озер: Себежское – Орано – Глыбочно – Белое – Озерявики – Нечерица, и вторым по размеру озером национального парка с площадью зеркала 12.8 км^2 и средней глубиной ~4 м. Длина оз. Нечерица 8.6 км, максимальная ширина 3.2 км; озеро состоит из трех частей площадью 2.3 км^2 , 2.1 км^2 и 7.7 км^2 . Соединяется через реки Свольна и Дрисса с р. Северная Двина. Озеро почти полностью окружено лесом, на восточном берегу расположена единственная д. Волоцня, ~8 домов. Рыбу отлавливали по всем глубинам северной части озера площадью 2.3 км^2 порядками жаберных сетей ячей 18, 25, 27, 30, 35, 40, 50, 60, 70 и 80 мм. Всего проведено 17 сетепостановок по различным трансектам акватории для охвата всей биотопической неоднородности водоема; сети всех размеров ячей выставляли на различной удаленности от берега и на всем диапазоне глубин (рис. 1). Сети ставили вечером и проверяли утром, продолжительность лова была в среднем 10 ч. Дно данного участка озера ровное, глубина ~5 м наблюдается на 80% всей акватории.

Биологический анализ проводили по стандартной методике (Правдин, 1966). Первичный анализ материала включал измерение массы и длины каждой особи – промысловой, по Смитту и зоологической, а также определение пола. На биоанализ взято 24 экз. самцов, 34 экз. самок, 12 экз. ювенильных особей. Тотально собрана чешуя для оценки возраста и обратного расчисления длины; чешую брали с одного и того же участка тела – под боковой линией в пределах проекции первого спинного плавника (Правдин, 1966). Вся рыба сфотографирована. Непосредственно после выборки улова проводили вскрытие желудков судака для анализа пищевого комка.

Для процедуры обратного расчисления широко используют формулы Ли (Чугунова, 1959; Мина, 1976) и прямой пропорциональности Леа (Ковтун, 1981; Lea, 1910). В первом случае требуется оценка длины тела рыбы на момент закладки первой чешуйной пластинки (Вовк, 1956; Чугунова, 1959), вычисляемая путем аппроксимации линейной или степенной функцией распределения длин рыб в зависимости от размеров чешуи, в результате чего кривая функции отсекает на оси ординат отрезок, равный искомой длине. Из-за определенных причин (см. “Результаты исследования”) для обратного расчисления длины судака использовали формулу прямой пропорциональности Леа:

$$l_i = \frac{l_{\pi} \times s_i}{s_{\pi}}, \quad (1)$$

где l_i и l_{π} – длины рыбы в i -м возрасте и в возрасте поимки соответственно, s_i и s_{π} – радиус чешуи в i -м возрасте и в возрасте поимки.

Чешую измеряли с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 (СССР), используя окуляр-микрометр; по результатам измерений строили график зависимости длины судака от продольного диаметра чешуи (рис. 2). Годовые приросты на чешуе определяли также в единицах окуляр-микрометра при одном и том же увеличении. Расчет проводили в программе Excel, статистическую обработку данных – в программе STATISTICA v. 10.

Темпы роста рассчитывали с помощью формулы для оценки удельной скорости роста Шмальгаузена–Броди, учитывающей нарастание длины по сложным процентам, то есть прирост в долях каждого последующего года оценивали с учетом долей прироста за предыдущий год (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001):

$$C_l = \frac{\lg l_1 - \lg l_2}{0.4343 \times (t_1 - t_2)}, \quad (2)$$

где C_l – удельный рост, l_1 и l_2 – средняя длина рыбы данного вида в моменты времени t_1 и t_2 , 0.4343 – коэффициент перевода натуральных логарифмов в десятичные. Поскольку шаг временной шкалы равен одному году (разность в скобке равна 1), формула (2) приобретает следующий вид:

$$C_l = \ln l_1 - \ln l_2 \quad (3)$$

Состав рациона судака оценивали по составу пищевого комка, исследуемого счетным методом (Шорыгин, 1952; Руководство..., 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В уловах отмечены следующие виды: плотва *Rutilus rutilus* (L.) – 932 экз. (~56% численности рыб в улове), окунь *Perca fluviatilis* (L.) – 265 экз. (~16% численности), густера *Blicca bjoerkna* (L.) – 218 экз. (~13%), лещ *Aramis brama* (L.) – 165 экз. (~10%), щука *Esox lucius* (L.) – 5 экз. (<1%), линь *Tinca tinca* (L.) – 4 экз. (<1%), красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.) – 5 экз. (<1%), язь *Leuciscus idus* (L.) – 3 экз. (<1%), ерш *Gymnocephalus cernuus* (L.) – 2 экз. (<1%), всего 1599 экз. Число судака *Sander lucioperca* в улове составило 70 экз., или ~4% от всей выборки рыб (1669 экз.).

Выборка судака включала 11 возрастных классов (табл. 1); доли идентифицированных самцов и самок были ~41% (24 экз.) и ~59% (34 экз.) соответственно. Гипотеза о равенстве выборочных долей самцов и самок проверена с использованием

Таблица 1. Фактическая и обратно расчисленная длина судака *Sander lucioperca* различных возрастных классов из оз. Нечерица

<i>n</i>	Возраст, лет	Фактическая длина, мм	Возраст, лет	Расчисленная длина, мм	Темп роста, доли*
—	0+	—	1	<u>77(9)</u> 52–98	—
—	1+	—	2	<u>135(15)</u> 101–172	0.345
—	2+	—	3	<u>191(24)</u> 130–236	0.259
1	3+	270	4	<u>245(30)</u> 185–338	0.184
19	4+	<u>281(25)</u> 246–318	5	<u>301(32)</u> 235–363	0.157
18	5+	<u>355(32)</u> 280–380	6	<u>340(32)</u> 274–425	0.116
17	6+	<u>371(12)</u> 350–390	7	<u>398(41)</u> 358–531	0.156
3	7+	<u>411(7)</u> 398–510	8	<u>433(57)</u> 397–593	0.120
1	8+	490	9	<u>513(65)</u> 430–632	0.090
3	9+	<u>508(36)</u> 481–701	10	<u>549(71)</u> 486–590	0.098
4	10+	<u>585(46)</u> 572–756	11	<u>613(73)</u> 520–630	0.108
2	11+	<u>632(113)</u> 610–633	12	<u>688(81)</u> 610–784	0.138
1	12+	772	13	787	0.097
1	13+	870	14	—	0.045

Примечание. *n* – объем выборки, экз.; над чертой – среднее значение и ошибка среднего (в скобках), под чертой – min–max; * – дана величина прироста при переходе от предыдущего возрастного класса к последующему.

теста хи–квадрат: значение $\chi^2 = 3.24$ меньше пороговой величины 3.84 при одной степени свободы для уровня значимости $\alpha = 0.05$, что позволяет принять нулевую гипотезу о равенстве долей обоих полов.

В оз. Нечерица судак питается разными видами рыб; в желудках обнаружено 16 экз. плотвы (~32% общего количества), 10 экз. густеры (~20%), 7 экз. окуня (~14%), 4 экз. ерша (~8%), 3 экз. судака (~6%) и 1 экз. леща (2%). Всего проанализировано 50 желудков. У 9 экз. судака (~18%) определить видовую принадлежность рыб в желудках не удалось; у 24 экз. (~48%) желудки были пустые.

Выбор формулы прямой пропорциональности Леа для процедуры обратного расчисления продиктован тем, что прямая линейной регрессии вместо оси ординат пересекает ось абсцисс, а кривая степенной функции выходит почти из нуля (рис. 2), что делает невозможным применение

формулы Ли. Удельная скорость роста судака оз. Нечерица, рассчитанная по формуле (3), представлена в табл. 1.

Для каждого возрастного класса проведено сравнение фактических длин судака и длин рыб, полученных обратным расчислением (рис. 3а). Средняя доля отклонения выборочных длин от обратно расчисленных составляет по модулю 6% со стандартным отклонением $SD = 2\%$, что является хорошим показателем адекватности результатов обратного расчисления. Кривая линейного роста с величинами стандартных отклонений длин по каждому возрастному классу совместно для фактических и расчисленных длин представлена на рис. 4, в дальнейшем данный график использован для сопоставления с кривыми скорости роста судака из других регионов. Апроксимация распределения средних длин различных возрастных классов линейной функцией дает формальное

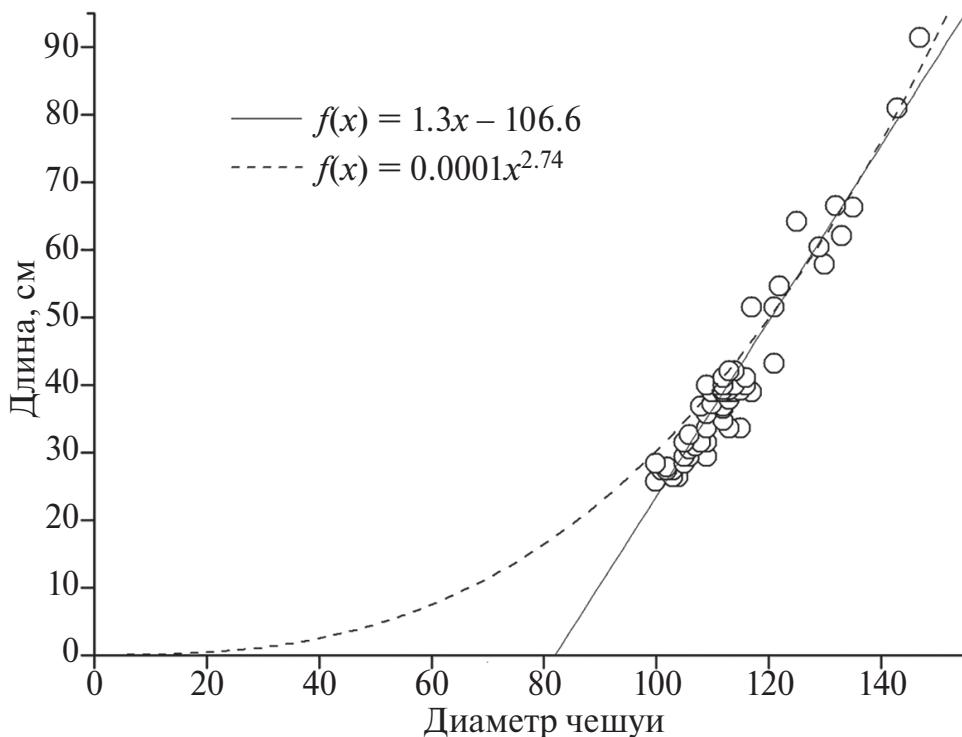


Рис. 2. Зависимость длины (см) судака *S. lucioperca* от продольного диаметра чешуи (единицы окуляр-микрометра), описанная линейной и степенной функциями.

уравнение линейного роста $L(t) = 5.4 \times x + 0.2$, $R = 0.99$, где $L(t)$ — длина судака в любой момент времени t , а 5.4 — коэффициент линейного роста (рис. 3б).

Распределение частот длин каждого возрастного класса (совместно выборочных и расчисленных) проверено на соответствие распределению Гаусса для уровня значимости $\alpha = 0.05$ с использованием теста Шапиро–Уилка; гипотезу H_0 принимали при $\alpha \leq p$. Для десяти возрастных классов принята гипотеза о соответствии распределений нормальному закону: возраст (1) год, объем выборки $n = 70$ экз., $p = 0.54$; возраст (2), $n = 70$ экз., $p = 0.88$; возраст (3), $n = 70$ экз., $p = 0.76$; возраст (4), $n = 70$ экз., $p = 0.44$; возраст (5), $n = 69$ экз., $p = 0.39$; возраст (6), $n = 50$ экз., $p = 0.55$; возраст (8), $n = 15$ экз., $p = 0.05$; возраст (9), $n = 12$ экз., $p = 0.24$; возраст (10), $n = 8$ экз., $p = 0.62$; возраст (11), $n = 8$ экз., $p = 0.57$. Для возраста (7) гипотеза H_0 отвергнута: $n = 8$ экз., $p = 0.00$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Реконструкция средних длин возрастных классов, не представленных в улове, а также возрастных классов, численность которых в улове мала, увеличивает выборку до статистически приемлемого объема и повышает вероятность получить несмещенные оценки линейного роста судака из оз. Нечерица. В частности, достоверность

оценок подтверждается сравнением фактических и расчисленных длин отдельных возрастных групп: средняя доля отклонений выборочных длин от расчисленных составляет по модулю 6% ($SD = 2\%$). Другой подход, результаты которого косвенно свидетельствуют о приемлемости оценок обратного расчисления, заключается в проверке распределений длин одновозрастных классов на нормальность. В основе анализа лежат общебиологические представления о характере роста рыб, а именно: частоты длин одновозрастной группировки одной экологической формы данного вида распределены нормально (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001; Carlson et al., 2010). Как показано выше, для десяти возрастных классов распределение частот длин подчиняется закону Гаусса, и только для возраста (7) лет гипотеза о нормальности отклонена. Несоответствие лишь одного из 11 распределенийциальному закону свидетельствует о случайному характере данного события, и общий результат можно считать удовлетворительным. Небольшая погрешность оценки при суммировании выборочных и расчисленных длин возможна, если принять во внимание факт, что обратное расчисление дает длину для возраста t^* , тогда как все особи в выборке имеют возраст t^+ .

Для количественной оценки параметров роста рыб широко используют уравнение линейного роста Берталанфи (Бивертон, Холт, 1969; Риккер, 1979), применение которого правомерно только в

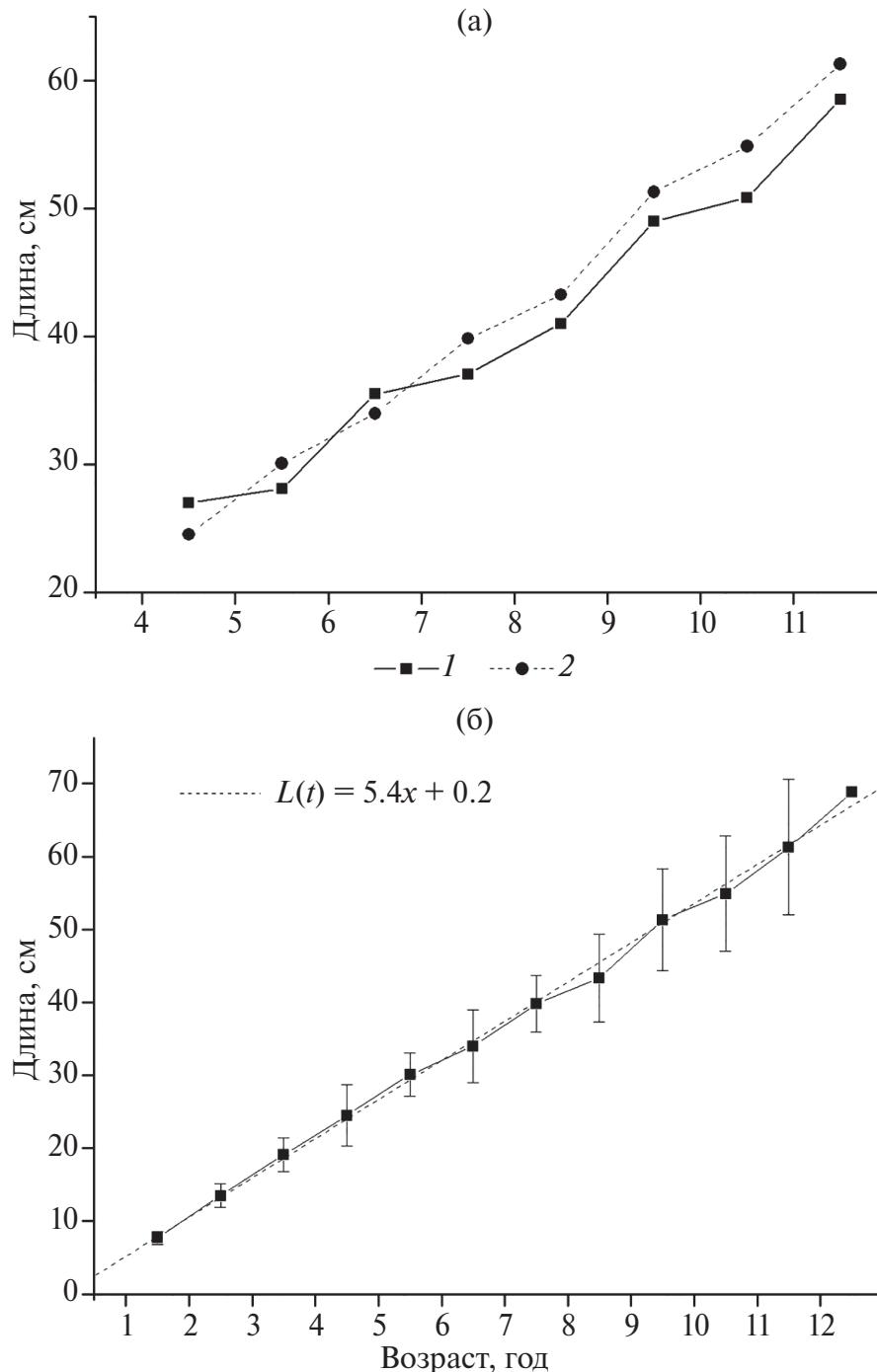


Рис. 3. Кривые линейного роста судака *S. lucioperca* оз. Нечерица (а), построенные на основании выборочных данных (1) и обратно расчисленных длин (2), и кривая линейного роста судака (б), построенная совместно для фактических и расчисленных длин, с величинами стандартных отклонений по каждому возрастному классу.

случае асимптотического роста. Аппроксимация распределения средних длин разновозрастных когорт судака оз. Нечерица (рис. 3б) функцией Берталланфи вида $L(t) = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$ в программе STATISTICA v. 10 дает неоправданно большую предельную длину, равную 6513 мм, а также очень маленький коэффициент роста $k = 0.008$ год⁻¹ ($t_0 = 0.438$). Такой результат, с одной

стороны, может поставить под сомнение точность оценки возраста, а с другой стороны, допустить характер роста, отличный от асимптотического. Для решения вопроса приведем литературные данные по линейному росту судака в регионах с различными климатическими условиями.

Рассмотрим четыре популяции судака из различных водоемов, включая оз. Нечерица. Два

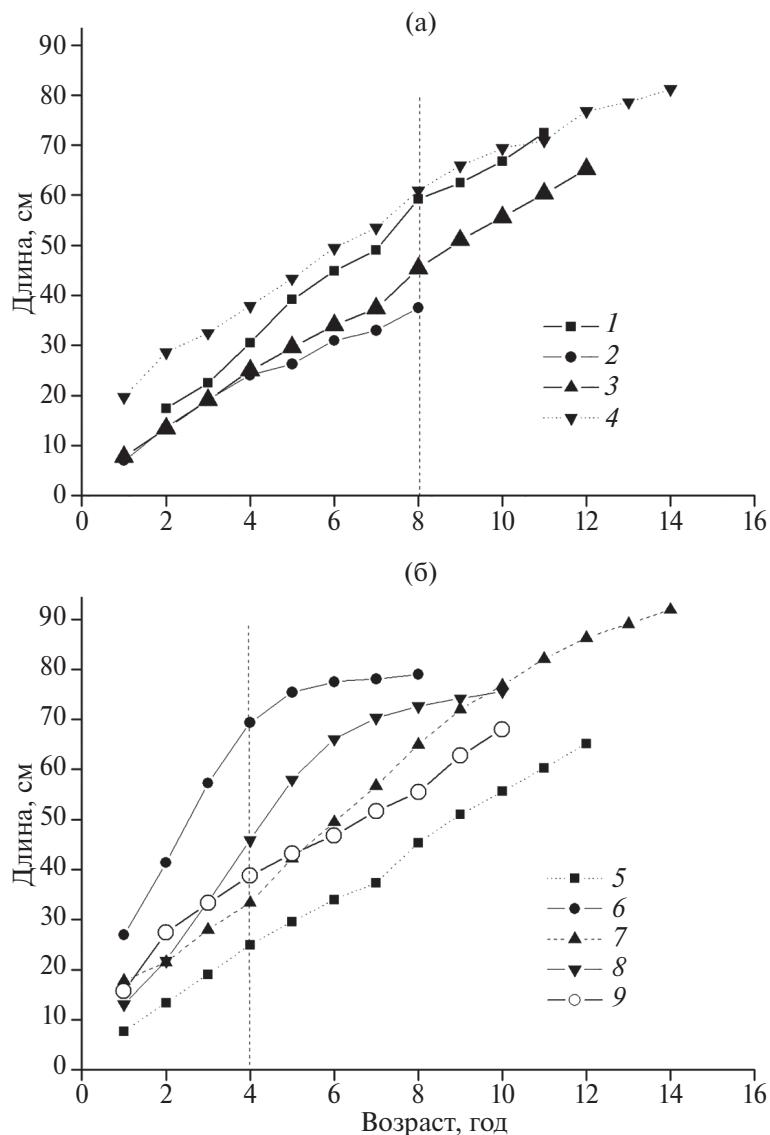


Рис. 4. Кривые линейного роста судака *S. lucioperca* из четырех различных водных объектов России и Финляндии (а), России и Франции (б). 1 – оз. Пюхяселькя, 2 – оз. Саахаярви, 3 – оз. Нечерица, 4 – р. Ахтуба, 5 – оз. Нечерица, 6 – дельта р. Рона, 7 – оз. Кастийон, 8 – оз. Треиньяк, 9 – Рыбинское водохранилище.

озера находятся в Финляндии: оз. Пюхяселькя (фин. Pyhäselkä) площадью 246 км² (62°20' с.ш., 29°33' в.д.) (Karjalainen et al., 1996), оз. Саахаярви (фин. Sahajärvi) площадью 2 км² (65°43' с.ш., 25°28' в.д.) (Vinni et al., 2009), оз. Нечерица (56°13' с.ш., 28°44' в.д.) (наши данные) и низовья р. Ахтуба (47°45' с.ш., 46°95' в.д.) (Кузищин и др., 2016); графики роста судака из четырех популяций представлены на рис. 4а. Аппроксимация распределений длин судака из двух озер Финляндии и р. Ахтуба функцией Берталанфи дает предельные длины – 8117 мм ($t_0 = -0.469$, $k = 0.007 \text{ год}^{-1}$) (оз. Пюхяселькя), 547 мм ($t_0 = -0.049$, $k = 0.138 \text{ год}^{-1}$) (оз. Саахаярви) и 1558 мм ($t_0 = 0.048$, $k = 1.867 \text{ год}^{-1}$) (р. Ахтуба). У судака из оз. Саахаярви предельная длина биологически достоверна, однако средняя продолжительность жизни

составляет ~40 лет – неправдоподобно большой временной интервал; в то же время у судака из оз. Нечерица, оз. Пюхяселькя и р. Ахтуба сами предельные длины L_∞ неоправданно велики. Таким образом, уравнение линейного роста Берталанфи не будет адекватной моделью для описания ростовых функций вида, для чего больше подходит линейная зависимость. Линейный характер роста также подтверждается и распределением долей удельного роста, рассчитанных по формуле Шмальгаузена–Броди (табл. 1). Учитывая, что предельную длину судака из оз. Нечерица нельзя получить аппроксимацией, подобная оценка взята из уловов. Максимальная длина судака из выборки составляет 872 мм при массе 7080 г, что, по-видимому, близко к предельной длине.

По опросным данным (источник: Хохряков В.Р.), масса судака из оз. Нечерица достигает 10 кг.

Как известно, при переходе от высоких широт к низким температура среды в целом возрастает, что определенным образом влияет на темпы роста рыбы как пойкилтермного организма (Никольский, 1974; Одум, 1986; Бигон и др., 1989). Тем не менее, темпы роста судака из оз. Пюхяселья схожи с темпами роста судака из р. Ахтуба, хотя озеро расположено на ~1600 км севернее. Далее, если сравнить линейные размеры судака, выбрав для удобства один возрастной класс, например, 8 лет (рис. 4а), то длины рыб окажутся разными и для популяций, обитающих условно в одном регионе. Например, средняя длина тела судака возраста 8 лет из оз. Пюхяселья на 37% превышает среднюю длину этого же возрастного класса из оз. Саахаярви, расположенного на 200 км южнее, а также на 23% превышает длину рыбы того же возраста из оз. Нечерица, расположенному на 500 км южнее.

Проведем сравнение линейного роста судака из оз. Нечерица с судаком из трех водных объектов Франции, находящихся на южной границе естественного ареала вида (рис. 4б): оз. Треиньяк площадью 1 км² (45°57' с.ш., 1°83' в.д.), оз. Кастийон площадью 5 км² (Argillier et al., 2012) – оба озера являются водохранилищами рек Везер и Верден соответственно; из каналов в дельте р. Рона шириной 14 м и глубиной 1 м (43°34' с.ш., 04°34' в.д.) (Poulet et al., 2003); а также судака из Рыбинского водохранилища площадью ~4580 км² и средней глубиной ~6 м (Герасимов и др., 2013).

Судак из оз. Треиньяк и дельты р. Рона (рис. 4б) демонстрирует ярко выраженный асимптотический рост: аппроксимация функцией Берталанфи этих распределений дает биологически адекватные предельные длины и коэффициенты роста: $L_{\infty} = 841$ мм и $k = 0.137$ год⁻¹ ($t_0 = -0.413$) для оз. Треиньяк и $L_{\infty} = 904$ мм и $k = 0.466$ год⁻¹ ($t_0 = -0.211$) для р. Рона. В то же время, для судака из оз. Кастийон получен оценочный предельный рост 5377 мм при очень маленьком коэффициенте роста $k = 0.014$ год⁻¹ ($t_0 = -1.063$), что биологически неправдоподобно. Таким образом, как и в случае с судаком из северных регионов, популяция оз. Кастийон демонстрирует скорее линейный рост, хотя, начиная с 10 лет, рост замедляется. Что касается линейных размеров одних и тех же возрастных классов, то, например, судак из р. Рона существенно крупнее такового из р. Ахтуба – в возрасте 4 лет разница почти в 2 раза. Тем не менее, судак в р. Ахтуба достигает тех же предельных размеров, что и в р. Рона, но только к 14 годам. В то же время, рост судака из р. Ахтуба схож с таковым из оз. Кастийон – разница в средних длинах в 14 лет не превышает 11%. Наконец, судак из Рыбинского водохранилища по темпам

роста схож с судаком из оз. Нечерица, о чем свидетельствуют почти параллельные кривые роста (рис. 4б).

Анализ, построенный на связи темпов роста с широтностью, не открывает всей полноты картины, если не учитывать площадь и глубину конкретного водоема – характеристик, в совокупности определяющих такие ключевые параметры, как трофический и кислородный показатели, степень эвтрофикации, видовое разнообразие, параметры плотности и т.д. (Keskinen, Marjomaki, 2003; Живоглядов, Лукьяннов, 2018). Как показано выше, судак из оз. Пюхяселья площадью 246 км² со средней глубиной 10 м значительно крупнее судака из оз. Саахаярви площадью 2 км² и средней глубиной 4 м, расположенного южнее. То же самое можно сказать о судаке из оз. Саахаярви при сравнении его с судаком из оз. Нечерица площадью 12.8 км² и средней глубиной 6 м, хотя в этом случае различия не столь существенны. Для популяций вида из Франции тенденции схожи: судак из оз. Кастийон площадью 5 км² крупнее и имеет большую продолжительность жизни, чем судак из оз. Треиньяк площадью 1 км², несмотря на более высокие темпы роста во втором случае. Судак из Рыбинского водохранилища в среднем на 30% длиннее такового из оз. Нечерица, расположенного на ~200 км южнее и меньшего по площади в ~352 раза (4580 км² и ~13 км² соответственно). Как и в вышеуказанных случаях, более крупная рыба обитает в большем по площади водоеме.

Следует отметить, что все рассматриваемые южные водные объекты, как и р. Ахтуба, проточные; наличие течения в целом стабилизирует кислородный режим даже при высокой температуре среды, что положительно влияет на рост рыб и выживаемость их молоди, которая у судака весьма чувствительна к изменению концентрации кислорода (Frisk et al., 2012).

Помимо широтности и размера водоема немаловажное значение имеет близость относительно теплого моря, смягчающего климат, особенно в высоких широтах. Так, районы центральной Сибири, лежащие на одной широте с Финляндией и выходящие за границы естественного ареала обитания судака, характеризуются значительно более жестким климатом, где судак хотя и успешно акклиматизирован, однако скорость его роста и предельные размеры существенно ниже, чем в популяциях–донорах (Семенченко, Подорожник, 2014; Ростовцев и др., 2016). Следует отметить, что южные популяции судака в целом показывают более высокие темпы роста и более выраженный асимптотический рост по

сравнению с популяциями из северных регионов. Анализ данных из ряда работ (Ablak, Yilmaz, 2004; Milardi et al., 2011; Pe'rez-Bote, Roso, 2012; Nolan, Britton, 2018a) показал, что выраженный асимптотический рост судака имеет место только в низких широтах, тогда как рост, близкий к линейному, в разной степени наблюдается по всей широте ареала. Данные по оз. Нечерица частично подтверждают это положение. Достойно внимания и то, что в низких широтах судак достигает большей предельной длины при слабо выраженным асимптотическом росте, чем при характерном асимптотическом. Это может быть связано с быстрым “разгоном” темпов роста и впоследствии столь же резким торможением, что характерно для асимптотического роста, в результате чего ростовой потенциал организма расходуется быстрее (Tytler, Calow, 1985). В случае роста, близкого к линейному, плавный “разгон” темпов роста сохраняет его равномерность на протяжении всей жизни, позволяя при прочих равных достигать большей предельной длины. Следует отметить, что в целом чем меньше продолжительность жизни судака, тем менее выражен асимптотический рост.

Помимо абиотических параметров среды, темпы роста могут быть связаны с плотностными характеристиками популяций как самого судака, так и видов, формирующих ихтиоценоз. Согласно исследованиям Псковского отделения ГосНИИ озерного и речного рыбного хозяйства, доля судака оз. Нечерица в общей численности всех видов в 1998 г. составляла ~0.5% (Александров, Афанасьев, 1998), тогда как по уловам 2022 г. она достигала ~4%. При условии репрезентативности выборок можно заключить, что доля судака в ихтиоценозе в период 1989–2022 гг. возросла в 8 раз. Причем, увеличение доли вида возможно как вследствие увеличения численности самого судака, так и уменьшения численности других видов рыб, например, леща. Окончательный вывод о состоянии запасов в ретроспективе можно сделать только на основании анализа оценок общей численности и биомассы, поскольку именно плотностные характеристики служат ключевыми показателями обилия всех видов в ихтиоценозе.

Количественные доли различных видов в рационе и улове судака следующие: плотва 32 и 56%, густера 24 и 13%, окунь 14 и 16%, лещ 2 и 10%, судак 6 и 4% соответственно. Сопоставление долей по окуню и судаку демонстрирует их высокую схожесть в рационе и улове; для плотвы, густеры и леща существенные различия между долями в пищевом комке и улове можно отнести на счет небольшой по численности выборки, приводящей к смещению выборочной оценки относительно генерального значения. На это указывают противоположные по величине колебания долей одних и тех же видов в улове и в пищевом комке. В частности, доля плотвы в улове (32 и 56%) в ~0.57 раз больше,

чем в комке, а доля густеры (13 и 24%) в 0.54 раза меньше. Также следует отметить, что судак в определенной степени ограничивает и собственную численность в экосистеме, поскольку любой хищник регулирует численность видов, входящих в его рацион, следовательно, при наличии каннибализма и свою собственную (Меншуткин, 1971; Nolan, Britton, 2018b; Rahmdel, Falahatkar, 2021).

Интерпретация связи линейных размеров различных возрастных групп с широтностью, размером водного объекта и его кормностью может показаться слишком простой, поскольку факторов, влияющих на рост, существенно больше. Для понимания комплексного характера воздействия параметров среды на размерно-возрастные характеристики популяции необходимо изучение конкретного водного объекта, что позволит принять во внимание вклад каждого отдельного фактора, а также выявить ключевые параметры, в первую очередь определяющие динамику роста. Например, в направлении с севера на юг уменьшаются энергетические затраты на обменные процессы у пойкилотермных организмов и рыб (Бигон и др., 1989), но также снижается количество растворенного в воде кислорода. Уменьшение концентрации кислорода, помимо прямого физиологического воздействия, связанного, в частности, с угнетением репродуктивных функций (Lappalainen et al., 2003) и с энергетическими тратами на аэрацию жаберного эпителия (Frisk et al., 2012), ведет к изменению видового состава биоты и, следовательно, количества и качества корма (Specziár, Bíró, 2003; Стерлигова и др., 2012; Pe'rez-Bote, Roso, 2012; Boussebaa et al., 2020). В то же время, наличие течения способствует перемешиванию, стабилизирующему кислородный режим по всей толще воды, что может частично нивелировать влияние повышенной температуры на концентрацию растворенного кислорода. Если в южных районах относительно высокая температура сочетается с большой площадью водоема, вследствие чего повышается разнообразие биотопов с различными количественными комбинациями факторов среды, то темпы роста и продолжительность жизни могут быть высокими (Argillier et al., 2012). Значимое влияние оказывает и органическое загрязнение. Оно почти всегда приводит к эвтрофикации, снижающей концентрацию растворенного кислорода, что, в свою очередь, замедляет темпы роста преимущественно младших возрастных групп рыб (Sandström, Karås, 2002; Frisk et al., 2012). Наконец, важным фактором оказывается и промысел, в той или иной мере всегда меняющий средний размер возрастных классов (Герасимов и др., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распределение средних длин судака различных возрастных классов из оз. Нечерица

хорошо аппроксимируется линейной функцией $L(t) = 5.4 \times x + 0.2$, $R = 0.99$. Популяция судака представлена 13 возрастными классами, где максимальная выборочная длина составляет 872 мм. Рост происходит на фоне совместного воздействия климатических факторов, связанных с широтностью, а также размером и кормностью водоема. Доля судака в выборке 2022 г. достигала 4% общей численности, что в 8 раз превышает его долю в оз. Нечерница в 1998 г. и свидетельствует о достаточно высокой относительной численности судака в ихтиоценозе. В пищевом комке судака обнаружено шесть массовых видов рыб, включая молодь самого судака: их соотношение и сравнение с теми же видами в выборке предположительно указывают на отсутствие элевтичности в рационе питания. При достаточно высоком обилии судак может выступать регулятором собственной численности. Отсутствие промысловой нагрузки и источников загрязнения позволяет допустить, что популяция судака из оз. Нечерница не испытывает сильного антропогенного воздействия, что дает возможность рассматривать ее как природный эталон популяции данного вида в Псковском Поозерье.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность директору Национального парка “Себежский” Надежде Николаевне Подоплекиной за всестороннюю поддержку исследований, и Виталию Тихонову за помощь в организации быта и сбора материала, а также всем инспекторам и сотрудникам Национального парка “Себежский”, участвовавшим в полевых работах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках плановых научных исследований, проводимых Национальным парком “Себежский”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием выделено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Ю.В., Курьянович В.И.** 2001. Миноги (*Petromyzonidae, Cyclostomata*) и рыбы (*Pisces*). Биоразнообразие и редкие виды национального парка “Себежский” // Тр. Санкт-Петербург. обва естествоиспытателей. Т. 4. С. 199.
- Александров Ю.В., Афанасьев Е.А.** 1998. Биологическое обоснование любительского и спортивного рыболовства на водоемах государственного национального природного парка “Себежский”. Отчет Псковского отделения ГосНИОРХа. <https://github.com/Feodor1974/Sebezhsky-fish-biomass-1990year>
- Бивертон Р., Холт С.** 1969. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.** 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. Т. 2.
- Вовк Ф.И.** 1956. О методике реконструкции роста рыб по чешуе // Тр. биол. ст. “Борок” АН СССР. Вып. 2.
- Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н.** 2013. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 53. С. 57. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010050>
- Гладышев М.И.** 2001. Биоманипуляция как инструмент управления качеством воды в континентальных водоемах (обзор литературы 1990–1999 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 3.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука.
- Живоглядов А.А., Лукьянов С.В.** 2018. Оценка современного состояния популяции судака *Sander lucioperca* бассейна Азовского моря // Вопр. рыболовства. Т. 19. Вып. 4. С. 405.
- Зыков Л.А., Иванов В.П.** 2008. Эколо-географическая изменчивость роста судака *Sander lucioperca* (L.) в границах ареала // Вестн. АГТУ. Т. 3. Вып. 44. С. 26.
- Коваленко Е.О., Пашинова Н.Г., Москул Г.А.** 2014. Морфологическая характеристика судака (*Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)) Краснодарского водохранилища // Тр. КГАУ. № 5(50). С. 58.
- Ковтун А.А.** 1981. Возраст и линейный рост осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 6. С. 1030.
- Кузицин К.В., Самойлов К.Ю., Груздева М.А., Павлов Д.С.** 2016. Распределение, структура популяции и некоторые биологические особенности судака *Sander lucioperca* руслового участка реки Ахтуба (Волго-Ахтубинская водная система) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. Вып. 5. С. 534. <https://doi.org/10.7868/S0042875216050088>
- Кушинаренко А.И., Фомичев О.А., Сидорова М.А. и др.** 2004. Состояние запасов и прогноз добычи полу-проходных рыб на 2005 год // Рыбхоз. исслед. на Каспии. Результаты НИР за 2003 год. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 293.
- Меништкин В.В.** 1971. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука.
- Мина Г.А., Клевезаль Г.А.** 1976. Рост животных. М.: Наука.
- Никольский Г.В.** 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Одум Ю.** 1986. Экология. М.: Мир. Т. 2.
- Правдин И.Ф.** 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.

- Риккер Ю.Е.* 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Ростовцев А., Интересова Е.А., Бабкина И.Б. и др.* 2016. Уловы, возраст и рост обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в бассейне Средней Оби // Вестн. НГАУ. Вып. 3(40). С. 105.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР.
- Семенченко Н.Н., Подорожник Е.В.* 2014. Обыкновенный судак *Sander lucioperca* (L.) р. Амур: результаты акклиматизации // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 6. С. 611.
- Стерлигова О.П., Рюкшиев А.А., Ильмаст Н.В.* 2012. Сравнительная биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) озер Онежского и Выгозера // Биология внутр. вод. № 2. С. 55. <https://doi.org/10.1134/S1995082912020149>
- Стрельников А.С.* 1996. Состояние популяции судака *Stizostedion lucioperca* Рыбинского водохранилища в условиях новых коммерческих отношений // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 4. С. 481.
- Танасийчук В.С.* 1974. Об адаптивных возможностях судака *Stizostedion lucioperca* (L.) // Вопр. ихтиологии. Т. 14. Вып. 5(88). С. 806.
- Чугунова Н.И.* 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И.И.* 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. М.: Биомедгиз. С. 8.
- Шорыгин А.А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат.
- Ablak O., Yilmaz V.* 2004. Growth properties of pikeperch (*Sander lucioperca* (L., 1758)) living in Hirfanli dam lake // Turk. J. Vet. Anim. Sci. V. 28. P. 455.
- Akbarzadeh A., Farahmand H., Shabani A.A. et al.* 2009. Morphological variation of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in the southern Caspian Sea, using a truss system // J. Appl. Ichthyol. V. 25. P. 576. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01308.x>
- Argillier C., Barral M., Irz P.* 2012. Growth and diet of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in two French reservoirs // Arch. Pol. Fish. V. 20(3). P. 191. <https://doi.org/10.2478/v10086-012-0024-0>
- Boussebaa M., Ferrat L., Ouahab S. et al.* 2020. Food preferences of Pike Perch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in Morocco. E3S Web of Conferences. 150. 02011. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202015002011>
- Carlson S., Kottas A., Mangel M.* 2010. Bayesian analysis of size-dependent overwinter mortality from size-frequency distributions // Ecology. V. 91(4). P. 1016. <https://doi.org/10.1890/09-0252.1>
- Frisk P., Skov V., Steffensen J.* 2012. Thermal optimum for pikeperch (*Sander lucioperca*) and the use of ventilation frequency as a predictor of metabolic rate // Aquaculture. V. 324. P. 151. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.10.024>
- Jůža T., Blabolil P., Čech M., Draštík V. et al.* 2023. Distribution patterns, annual density changes, growth and mortality of pikeperch (*Sander lucioperca* (L., 1758)) fry following oligotrophication of a reservoir // Ecol. Freshwater. Fish. V. 32(4). P. 724. <https://doi.org/10.1111/eff.12718>
- Karjalainen J., Lehtonen H., Turunen T.* 1996. Variation in the relative year-class strength of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in two Finnish lakes at different latitudes // Ann. zool. fenn. V. 33. P. 437.
- Keskinen T., Marjomäki T.J.* 2003. Growth of pikeperch in relation to lake characteristics: total phosphorus, watercolour, lake area and depth // J. Fish Biol. V. 63(5). P. 1274. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00249.x>
- Krpo-Ćetković J., Stamenković S.* 1996. Morphological differentiation of the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) populations from the Yugoslav part of the Danube // Ann. zool. fenn. V. 33. P. 711.
- Lappalainen J., Dörner H., Wysujack K.* 2003. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) – a review // Ecol. Freshwater. Fish. V. 12. P. 95. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00005.x>
- Lea E.* 1910. On the method used in the herring investigation. Publ. Circonference du Cons. Perm. Int. pour l'Expl. De la Mer. № 30.
- Ložys L.* 2003. Seasonal migrations of pikeperch (*Sander lucioperca*) from the Curonian Lagoon to the Baltic Sea and advantages of the phenomenon // Acta Zool. Lituanica. V. 13. № 2. P. 188. <https://doi.org/10.1080/13921657.2003.10512562>
- Milardi M., Lappalainen J., Malinen T., Vinny M., Ruuhijärvi J.* 2011. Problems in managing a slow-growing pikeperch *Sander lucioperca* (L.) population in Southern Finland // Knowl. and Man. Aquat. Ecosyst. V. 400. P. 1. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011010>
- Nolan E.T., Britton J.* 2018a. Spatial variability in the somatic growth of pikeperch *Sander lucioperca*, an invasive piscivorous fish // Ecol. Freshwater. Fish. V. 28(2). P. 1. <https://doi.org/10.1111/eff.12456>
- Nolan E.T., Britton J.R.* 2018b. Diet of invasive pikeperch *Sander lucioperca*: developing non-destructive tissue sampling for stable isotope analysis with comparisons to stomach contents analysis // Knowl. Manag. Aquat. Ec. V. 419. P. 1. <https://doi.org/10.1051/kmae/2018037>
- Parés-Casanova P.M., Cano L.* 2014. Preliminary study of isometry in pikeperch (*Sander lucioperca*) from Ivars and Vilasana lake, Spain // Ann. Exp. Biol. V. 2. № 3. P. 12.
- Pe'rez-Bote J.L., Roso R.* 2012. Growth and length-weight relationships of *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Alca'ntara Reservoir, south-western Spain: comparison with other water bodies in Eurasia // J. Appl. Ichthyol. V. 28. P. 264. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01918.x>
- Poulet N., Forgeois S., Critelli A.J. et al.* 2003. Life history traits of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in the

- southern outskirts of its distribution area // Conference: Percis III: The 3rd International Percid Fish Symposium At: Madison. USA. <https://www.researchgate.net/publication/258110519>
- Rahmdei K.J., Falahatkar B. 2021. Adaptation of pikeperch (*Sander lucioperca*) to formulated diets: A review // Fish. Aquat. Life. V. 29. P. 1. <https://doi.org/10.2478/aopf-2021-0001>
- Sandström A., Karås P. 2002. Effects of eutrophication on young-of-the-year freshwater fish communities in coastal areas of the Baltic // Environ. Biol. Fishes. V. 63(1). P. 89. <https://doi.org/10.1023/A:1013828304074>
- Specziár A., Bíró P. 2003. Population structure and feeding characteristics of Volga pikeperch, *Sander volgensis* (Pisces, Percidae), in Lake Balaton // Hydrobiologia. V. 506. P. 503.
- Tesfaye M., Souza A., Soukalová K. et al. 2023. Somatic growth of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in relation to variation in temperature and eutrophication in a Central Europe Lake // Fish. Res. V. 267. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106824>
- Tyler P., Calow P. 1985. Fish Energetics. New Perspectives. CROOM HELM, London & Sydney.
- Vinni M., Lappalainen J., Malinen T., Lehtonen H. 2009. Stunted growth of pikeperch *Sander lucioperca* in Lake Sahajärvi, Finland // J. Fish Biol. V. 74. P. 967. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02181.x>

Population Growth and Age Structure of the Pikeperch *Sander lucioperca* (Percidae) from the Lake Necheritsa (Sebezhsky National Park, Pskov Oblast)

F. S. Lobyshev^{1,*}, K. V. Kuzishchin¹, V. R. Khokhryakov², E. E. Kislytsa¹, E. A. Pivovarov¹, S. D. Pavlov¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²Sebezhsky National Park, Pskov, Russia

*e-mail: lobyshev@mail.ru

The size, age, sex structures of pikeperch *Sander* (L.) from Lake Necheritsa (Sebezhsky National Park) have been studied, as well as linear growth using back-calculation according to the Leo direct dependence function. Growth of pikeperch is described formally by linear equation $L(t) = 5.4 \times x + 0.2$ (cm). The length frequencies of individual age groups are normally distributed, which corresponds to ideas about linear fish growth. The population is represented by 13 age classes, the maximum length of an individual in the sample is 872 mm. The analysis of the diet showed the presence of 6 mass fish species observed in the catch, including the young pikeperch; the ratios of individual species in the diet and the sample indicates an absence of electivity of nutrition. According to the estimates, the proportion of pikeperch in the ichthyocenosis in the period 1989–2022 in the Lake Necheritsa has increased by ~ 8 times. A comparative analysis of the linear growth of pikeperch from populations of different regions under environmental conditions, differing in a number of values of key parameters, is carried out. Growth rates of pikeperch from southern populations are generally higher and more consistent with asymptotic growth, while the size limits and life expectancy are generally higher in northern populations. A hypothesis has been tested about the causes of differences in the nature of linear growth.

Keywords: Sebezhsky, age, linear growth, temperature, latitude