

ХабаровскНИРО 75 лет

УДК 597.556.331.3–113.4(282.257.5)

Н.Н. Семенченко, Е.В. Островская*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а**РОСТ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ОБЫКНОВЕННОГО СУДАКА *SANDER LUCIOPERCA*
(LINNAEUS, 1758) Р. АМУР**

Приведена характеристика линейного и весового роста обыкновенного судака, обитающего в эстуарной части р. Амур. Для описания роста был определен возраст у 197 рыб. Рост описан с помощью уравнений роста Берталанфи и Шмальгаузена. Биологические показатели судака, такие как максимальные размеры рыб, возраст массового созревания и пр., рассчитывали с помощью определения дифференцированных по возрасту коэффициентов естественной смертности рыб. Показатели роста и биологические показатели судака устьевой части р. Амур приведены в сравнении с такими же показателями судака, обитающего в верхней части Нижнего Амура (район г. Хабаровск). В настоящее время в результате саморасселения судака из оз. Ханка в р. Амур в бассейне Амура образовались три экологические формы судака: жилая озерная форма судака в оз. Ханка, жилая речная форма в верхней части Нижнего Амура и высокопродуктивная полупроходная солоноватоводная форма судака в эстуарной части р. Амур. В устьевой части Амура наблюдается III фаза процесса акклиматизации обыкновенного судака — фаза «взрыва». При этом отмечен значительный рост численности судака и увеличение темпа роста рыб. Пищевым объектом судака в эстуарной зоне р. Амур является молодь жилых и проходных видов рыб. В зимний период во время промышленного лова корюшек основным пищевым объектом судака становится обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus*.

Ключевые слова: акклиматизация, саморасселение, рост, удельная скорость роста, уравнения роста Берталанфи, пищевые спектры.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-571-585.

Semenchenko N.N., Ostrovskaya E.V. Growth and biological characteristics of pike perch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Amur River // Izv. TINRO. — 2020. — Vol. 200, Iss. 3. — P. 571–585.

Linear and weight growth of pike perch in the Amur River estuary is considered using the data on age determined for 197 specimens. The growth is described by von Bertalanffy and Schmalhausen equations. Some biological parameters of pike perch as the maximum size, age of mass maturation, etc. are calculated using the age-differentiated coefficients of natural mortality. The growth and biological parameters of pike perch in the Amur estuary are compared with the same parameters of this species in the Amur River at Khabarovsk. Recently 3 ecological

* Семенченко Надежда Николаевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: n.semenchenko@mail.ru.; Островская Елена Владимировна, научный сотрудник, e-mail: ostrovkhv@rambler.ru.

Semenchenko Nadezhda N., Ph.D., leading researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: n.semenchenko@mail.ru.; Ostrovskaya Elena V., researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: ostrovkhv@rambler.ru.

forms of pike perch are distinguished in the Amur basin: i) riverine ecotype self-redistributed from Lake Khanka, ii) lacustrine ecotype in the lower Amur River, and iii) highly productive semi-anadromous marine ecotype in the Amur estuary. The 3rd phase of pike perch acclimatization is observed now in the Amur estuary known as the «bloom» phase accompanied with prominent increasing of population abundance and individual growth rate acceleration. Pike perch prey in this area mainly on juveniles of non-anadromous and diadromous fish, or on pond smelt *Hypomesus olidus* during their concentration in the estuary in winter.

Key words: acclimatization, self-redistribution, growth, specific growth rate, von Bertalanffy growth equation, food spectrum.

Введение

Обыкновенный судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в 70-е гг. прошлого века был интродуцирован в оз. Ханка (бассейн р. Амур) [Сакович, 1985; Свирский, Барабанщиков, 2009; Шаповалов, 2018]. По причине высокой способности к саморасселению в 1983 г. судак был пойман в р. Амур, в 50 км выше г. Хабаровск [Сакович, 1985]. В результате аутоакклиматизации в верхней части Нижнего Амура сформировалась речная популяция судака [Семенченко, Подорожнюк, 2014], которая, видимо, была тесно связана с озерной популяцией оз. Ханка, так как постоянно подпитывалась молодь, скатывающейся из озера по р. Усури в р. Амур [Таразанов, 2006]. Речная популяция судака, обитающая в русле р. Амур от г. Хабаровск до г. Комсомольск-на-Амуре, многочисленна. Однако судак спустился в эстуарную часть реки Амур, где он стал с 2014 г. обычной рыбой в уловах рыбаков.

Судак — чужеродный для Амура вид. Вселение в экосистему нового вида, особенно хищника, вызывает изменения в структуре сообщества, которые часто имеют экологические и экономические последствия [Биологические инвазии..., 2004; Болотова и др., 2010; Рюкшиев, 2010; и др.]. Попадая в новые условия, рыбы приобретают новые биологические черты, в результате чего трансформируется комплекс видовых свойств, от которых зависят особенности воздействия вселенца на аборигенные сообщества и может зависеть хозяйственная деятельность человека.

Для того чтобы определить, какое воздействие будет оказывать судак на аборигенный ихтиоцен р. Амур, а тем самым и на промысел рыб, прежде всего необходимо знать какие биологические черты судак приобретает в новых условиях обитания. В связи с этим целью работы было описание особенностей роста и биологических показателей обыкновенного судака, обитающего в устьевой части р. Амур.

Материалы и методы

Для описания роста обыкновенного судака был определен возраст у 197 рыб (у 99 самок и 40 самцов, у остальных рыб пол не определен). Материал собран в период с 2014 по 2019 г. в пойменной системе Нижнего Амура от г. Николаевск-на-Амуре до пос. Мариинское. Методика определения возраста рыб по чешуе описана в работах Н.И. Чугуновой [1959], И.Ф. Правдина [1966] и др. Чешую брали с левого бока рыбы под боковой линией по центру тела. При определении возраста измеряли оральный радиус чешуи и радиус каждого годового кольца (в мм). За годовое кольцо на чешуе обыкновенного судака принимали наружную границу узких склеритов.

Определение возраста и измерение радиусов чешуи рыб проведены под бинокляром МБС-10 с помощью цифровой камеры-окуляра для микроскопа, модель DCM 500. Для описания линейного роста рыб использовали значения длин тела, реконструированные на время закладки каждого годового кольца. У каждой рыбы промеряли по 2–3 чешуйки. Для ретроспективной оценки длины тела рыб каждого возраста были использованы зависимости длины тела рыб от радиуса чешуи [Семенченко, Подорожнюк, 2014]. Зависимость длины и массы тела рыб от возраста описывали уравнениями Берталанфи и Шмальгаузена [Мина, Клевезаль, 1976; Зыков, 2005; и др.]. Значения констант уравнений линейного и весового роста рассчитывали

методом наименьших квадратов по рассчитанным значениям длины и массы тела рыб в разных возрастах.

Биологические показатели судака, такие как максимальные размеры рыб, возраст массового созревания самок и прочие, рассчитывали с помощью определения дифференцированных по возрасту коэффициентов естественной смертности, применив метод, разработанный Л.А. Зыковым [2005]. Основа этого метода в том, что оценка коэффициентов естественной смертности для каждой возрастной группы рыб дается на основе данных по линейному и весовому росту рыб. Расчеты коэффициентов естественной смертности проводили с помощью уравнения роста Шмальгаузена. Для описания линейного роста рыб использовали значения длин тела, реконструированные на время закладки каждого годового кольца. Значения констант уравнений линейного и весового роста рассчитывали методом наименьших квадратов по рассчитанным значениям длины и массы тела рыб в разных возрастах. В работе использована длина тела рыб без хвостового плавника (Ad , см) [Правдин, 1966] и полная масса тела (г). Для выяснения значения различных кормовых объектов в питании обыкновенного судака просматривали содержимое желудков рыб, взятых на биологический анализ. Встреченные в желудках пищевые организмы по возможности определяли до вида или рода, подсчитывали их число и измеряли их длину тела (в см). Всего в верхней части Нижнего Амура просмотрено содержимое 41 желудка, из них с пищей — 28 желудков. В нижней части Нижнего Амура просмотрено 69 желудков, из них в 40 желудках присутствовали пищевые объекты. У судаков, пойманных в районе промышленного лова корюшек, просмотрено содержимое 9 желудков, пищевых объектов не было только в 1 желудке.

Результаты и их обсуждение

В результате саморасселения обыкновенный судак спустился в эстуарную часть р. Амур. Для того чтобы проследить, как проходит очередной этап акклиматизации судака в р. Амур, показатели роста и оценка биологических показателей судака устьевой части р. Амур дана в сравнении с такими же показателями судака, обитающего в верхней части Нижнего Амура (район г. Хабаровск) [Семенченко, Подорожник, 2014]. В новых условиях обитания прежде всего меняются линейные и весовые показатели рыб, так как характеристики роста зависят от множества факторов среды, таких как температурные условия обитания, наличие кормовых объектов и прочие [Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001; Зыков, 2005; и др.]. Для ретроспективной оценки длины тела судака каждого возраста были использованы зависимости длины тела рыб от радиуса чешуи [Семенченко, Подорожник, 2014] (табл. 1). На основании полученных зависимостей проведен обратный расчет длины тела рыб каждого возраста на период закладки годового кольца (табл. 1).

Линейный рост обыкновенного судака из двух районов обитания описали уравнением Бергаланфи [Мина, Клевезаль, 1976]: $L_t = L_\infty[1 - e^{-K(t-t_0)}]$, где L_t — длина рыб (Ad , см) в возрасте t (годы); L_∞ — предельное (асимптотическое) значение L при $t \rightarrow \infty$ (асимптотическая длина); K — коэффициент замедления роста; t_0 — теоретический возраст, в котором рыба имела бы нулевую длину. А также рост судака описали уравнением линейного роста Шмальгаузена [Мина, Клевезаль, 1976]: $L_t = m_L t^{k_L}$, где L_t — длина рыб (Ad , см) в возрасте t ; m_L и k_L — коэффициенты (табл. 2). Значения коэффициентов подбирали итерационным методом.

Для пересчета данных линейного роста на показатели массы было использовано уравнение зависимости массы тела от длины тела судаков. Зависимость массы тела от длины тела у рыб описывается уравнением степенной функции: $W_t = aL_t^b$ [Шмальгаузен, 1935; Константинов, 1969; Винберг, 1971; и др.], где W_t — полная масса тела рыб (г) в возрасте t (годы); L_t — длина рыб (Ad , см) в возрасте t ; a и b — коэффициенты (табл. 3).

Таблица 1

Сравнение средних значений расчетной длины тела (Ad , см) обыкновенного судака разного возраста в двух районах р. Амур

Table 1

Mean calculated body length (Ad , cm) for pike perch in two areas of the Amur River, by age groups

Возраст, годы	Верхний участок Нижнего Амура		Нижний участок Нижнего Амура		t -критерий	p -уровень
	Среднее \pm ошибка пределы	n	Среднее \pm ошибка пределы	n		
1	$10,500 \pm 0,107$ 7,2–14,9	207	$11,500 \pm 0,153$ 6,9–16,9	196	-5,598	< 0,000
2	$18,700 \pm 0,196$ 13,9–26,1	186	$20,100 \pm 0,210$ 13,2–27,9	191	-4,815	< 0,000
3	$26,100 \pm 0,227$ 19,5–31,1	136	$28,000 \pm 0,245$ 20,3–34,9	178	-5,732	< 0,000
4	$32,000 \pm 0,212$ 26,2–36,9	125	$35,400 \pm 0,273$ 26,1–42,8	178	-9,127	< 0,000
5	$36,700 \pm 0,213$ 31,7–42,4	117	$42,100 \pm 0,294$ 33,4–50,3	178	-13,299	< 0,000
6	$41,600 \pm 0,217$ 35,6–46,3	96	$47,200 \pm 0,332$ 38,4–55,9	152	-12,303	< 0,000
7	$45,200 \pm 0,232$ 39,7–50,2	87	$50,000 \pm 0,361$ 42,0–57,7	88	-11,203	< 0,000
8	$47,800 \pm 0,262$ 42,5–51,8	62	$52,700 \pm 0,549$ 48,0–60,6	31	-9,178	< 0,000
9	$53,000 \pm 1,164$ 49,7–55,0	4	$58,500 \pm 1,363$ 54,5–62,4	6	-2,834	< 0,022
10	$55,100 \pm 1,298$ 51,5–7,7	4	$61,500 \pm 0,116$ 61,4–61,7	2	-3,322	< 0,029

Примечание. Здесь и далее: t -критерий — расчетные значения t -критерия Стьюдента; p -уровень — уровень значимости для t -критерия.

Таблица 2

Коэффициенты уравнений Бергаланфи ($L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$) и Шмальгаузена ($L_t = m_L t^{k_L}$), описывающих линейный рост (см) обыкновенного судака в двух районах р. Амур

Table 2

Coefficients of von Bertalanffy ($L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$) and Schmalhausen ($L_t = m_L t^{k_L}$) equations describing linear growth (cm) of pike perch in two areas of the Amur River

Место обитания	Коэффициент	Среднее \pm ошибка	R^2	n
Верхний участок Нижнего Амура [Семенченко, Подорожнюк, 2014]	L_∞	$66,478 \pm 1,294$	0,969	1024
	K	$0,161 \pm 0,006$		
	t_0	$-0,066 \pm 0,030$		
Нижний участок Нижнего Амура	L_∞	$82,553 \pm 0,233$	0,940	1200
	K	$0,136 \pm 0,001$		
	t_0	$-0,084 \pm 0,027$		
Верхний участок Нижнего Амура [Семенченко, Подорожнюк, 2014]	m_L	$11,743 \pm 0,102$	0,963	1024
	k_L	$0,696 \pm 0,005$		
Нижний участок Нижнего Амура	m_L	$12,634 \pm 0,143$	0,933	1200
	k_L	$0,724 \pm 0,007$		

Примечание. Здесь и в табл. 3, 5, 6: R^2 — коэффициент детерминации.

На основе полученных уравнений зависимости массы тела от длины были рассчитаны средние значения массы тела судаков разного возраста (табл. 4). Используя полученные значения массы тела судаков разного возраста, описали весовой рост ($W = at^b$) обыкновенных судаков, живущих в верхней и нижней частях Нижнего Амура (табл. 5).

Таблица 3

Коэффициенты уравнений зависимости ($W_t = aL_t^b$) массы тела (W , г) от длины тела L_t (Ad , см) обыкновенных судаков, живущих в двух районах р. Амур

Table 3

Coefficients of equation describing body weight (W , g) dependence on body length (L_t , cm) for pike perch in two areas of the Amur River ($W_t = aL_t^b$)

Место обитания	Коэффициент	Среднее ± ошибка	R^2	n
Верхний участок Нижнего Амура [Семенченко, Подорожнюк, 2014]	a	0,011 ± 0,002	0,985	207
	b	3,071 ± 0,053		
Нижний участок Нижнего Амура	a	0,007 ± 0,002	0,963	152
	b	3,200 ± 0,072		

Таблица 4

Сравнение средних расчетных значений массы тела (г) обыкновенных судаков, живущих в двух районах р. Амур

Table 4

Comparison of mean calculated body weight (g) for pike perch in two areas of the Amur River, by age groups

Возраст, годы	Верхний участок Нижнего Амура		Нижний участок Нижнего Амура		t -критерий	p -уровень
	Среднее ± ошибка	n	Среднее ± ошибка	n		
1	16,000 ± 0,522	207	18,400 ± 0,802	196	-2,548	< 0,011
2	93,900 ± 3,100	186	103,600 ± 3,488	191	-2,082	< 0,038
3	253,100 ± 6,696	136	294,900 ± 8,132	178	-3,799	< 0,000
4	467,600 ± 9,376	125	614,500 ± 14,913	178	-7,549	< 0,000
5	713,800 ± 12,562	117	1067,000 ± 23,487	178	-11,496	0,000
6	1043,000 ± 16,510	96	1533,100 ± 34,444	152	-10,816	< 0,000
7	1343,800 ± 21,007	87	1829,900 ± 42,124	88	-10,290	< 0,000
8	1588,700 ± 26,111	62	2150,300 ± 74,960	31	-8,718	< 0,000
9	2183,800 ± 141,797	4	2998,300 ± 218,999	6	-2,754	< 0,025
10	2455,100 ± 172,943	4	3491,600 ± 21,106	2	-3,991	< 0,016

Таблица 5

Коэффициенты уравнений зависимости ($W = at^b$) полной массы тела (W , г) от возраста (t , годы) обыкновенных судаков, живущих в верхней и нижней частях Нижнего Амура

Table 5

Coefficients of equation describing body weight (W , g) dependence on age (t , years) for pike perch in two areas of the Amur River ($W = at^b$)

Район	Коэффициент	Среднее ± ошибка	R^2	n
Верхний участок Нижнего Амура	a	36,781 ± 1,401	0,949	1024
	b	1,835 ± 0,020		
Нижний участок Нижнего Амура	a	48,737 ± 2,723	0,866	1200
	b	1,875 ± 0,030		

Асимптотические массы тела (W_∞ , г) обыкновенного судака двух популяций рассчитали по уравнению Бергаланфи ($W_t = W_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)^b}]$) (табл. 6), используя константы b — значение степени в уравнениях аллометрического соотношения ($W = aL^b$) (см. табл. 3).

Таблица 6

Предельная масса тела (W_∞ , г) обыкновенных судаков двух популяций, рассчитанная по уравнению Л. Бергаланфи ($W_t = W_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)^b}]$)

Table 6

The maximum body weight (W_∞ , g) for two populations of pike perch calculated with von Bertalanffy equation ($W_t = W_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)^b}]$)

Район обитания	Среднее	Ошибка	R^2	n
Верхний участок Нижнего Амура	4380,9	21,974	0,952	1024
Нижний участок Нижнего Амура	8998,5	69,135	0,868	1200

Одним из основных показателей, характеризующих рост, является удельная скорость роста (c), которую рассчитывали по формуле Шмальгаузена и Броди [Мина, Клевезаль, 1976] (табл. 7): $c = (lgL_n - lgL_0)/0,4343(t_n - t_0)$, где L_n — размер рыбы в конечный момент времени t_n ; L_0 — размер рыбы в начальный момент времени t_0 .

Таблица 7

Сравнение удельной скорости роста (c) обыкновенного судака, обитающего в разных участках р. Амур

Table 7

Comparison of specific growth rate (c) for pike perch in different areas of the Amur River

Год роста	Верхний участок Нижнего Амура		Нижний участок Нижнего Амура		t -критерий	p -уровень
	Среднее \pm ошибка	n	Среднее \pm ошибка	n		
1	2,339 \pm 0,010	207	2,427 \pm 0,013	196	-5,304	< 0,000
2	0,574 \pm 0,008	186	0,566 \pm 0,006	191	0,736	0,462
3	0,303 \pm 0,006	136	0,340 \pm 0,004	178	-5,758	< 0,000
4	0,210 \pm 0,004	125	0,234 \pm 0,003	178	-3,622	< 0,000
5	0,150 \pm 0,003	114	0,175 \pm 0,002	178	-6,327	< 0,000
6	0,112 \pm 0,002	96	0,128 \pm 0,002	152	-5,916	< 0,000
7	0,083 \pm 0,002	87	0,097 \pm 0,002	88	-4,938	< 0,000
8	0,064 \pm 0,002	62	0,084 \pm 0,005	31	-4,165	< 0,000
9	0,114 \pm 0,011	4	0,055 \pm 0,006	6	5,330	< 0,001
10	0,038 \pm 0,005	4	0,041 \pm 0,004	2	-0,452	0,675

Значения длины, массы тела и удельной скорости роста судаков каждого возраста из двух районов обитания статистически значимо различаются (см. табл. 1, 4, 7). Судак, обитающий в устьевой части Амура, растет быстрее, чем обитающий в верхней части Нижнего Амура (табл. 7). В результате значения как линейного, так и весового роста судака, обитающего в устьевой части Амура, значительно выше, чем у судака, обитающего в районе г. Хабаровск. Максимальные (предельные) значения длины (L_∞) и массы (W_∞) тела, которые могут достичь рыбы в устьевой части Амура, выше, чем у рыб в районе г. Хабаровск (табл. 2, 6). Коэффициент m_L (табл. 2) в уравнении линейного роста Шмальгаузена — это размер рыб в возрасте 1 года. В нижней части Нижнего Амура годовик крупнее, чем в верхней части Нижнего Амура.

Биологические показатели обыкновенного судака, обитающего в двух районах р. Амур (табл. 8), рассчитали по методу Л.А. Зыкова [2005]. Для расчетов использовали коэффициент b — значение степени в уравнении весового роста ($W = at^b$) (см. табл. 5) и коэффициенты уравнений линейного роста Шмальгаузена ($L_t = m_L t^{k_L}$) (см. табл. 2). А также значение асимптотической длины (L_∞) рыб, которую определили с помощью построения диаграммы Форда-Уолфорда на основе расчетных значений длины тела рыб каждого возраста.

Таблица 8

Основные биологические показатели двух популяций обыкновенного судака р. Амур

Table 8

The main biological parameters of two populations of pike perch in the Amur River

Показатель, коэффициент	Нижний участок Нижнего Амура	Верхний участок Нижнего Амура
Асимптотическая длина L_∞	82,6	72,4
Длина рыб в возрасте массового созревания L_n	41,3	36,2
Возраст массового созревания t_n	5,1	5,0
Мгновенный коэффициент естественной смертности рыб в возрасте массового созревания M_n	0,317	0,346
Условный коэффициент естественной смертности в возрасте массового созревания φ_M	0,272	0,293
Максимальный расчетный возраст рыб T	13,4	13,6

Длину рыб в возрасте массового созревания определили по соотношению Фультон-Дрягина — $L_n = 0,5L_\infty$, где L_∞ — асимптотическая длина. Возраст массового созревания $t_n = (L_n/m_L)^{1/k_L}$, где m_L и K_L — коэффициенты в уравнении линейного роста Шмальгаузена. Максимальный расчетный возраст рыб в популяции — $T = t_n 2^{(1/k_L)}$, где t_n — возраст массового созревания; K_L — коэффициент в уравнении линейного роста Шмальгаузена. Мгновенный коэффициент естественной смертности рыб в возрасте массового созревания — $M_n = b/t_n$, где b — значение степени в уравнении аллометрического роста ($W_t = aL_t^b$); t_n — возраст полового созревания. Условный коэффициент естественной смертности в возрасте массового созревания — $\varphi_M = 1 - e^{-M_n}$.

Для того чтобы сравнить промысловые характеристики популяций судака, обитающих в двух районах р. Амур, представили, что в каждом районе обитает теоретическая популяция судаков, начальная численность каждой по 1000 экз., а численность рыб этих популяций убывает под воздействием только естественной смертности. Для определения численности рыб каждого возраста двух теоретических популяций судака, живущих в разных местах, рассчитали коэффициенты естественной смертности для рыб каждого года жизни. Расчет коэффициентов естественной смертности обыкновенного судака каждого возраста проводили по формуле [Зыков, 2005]: $\varphi_M(t) = 1 - (at^{k_L})(T^{k_L} - t^{k_L})$, где $\varphi_M(t)$ — условный коэффициент естественной смертности в возрасте t ; T — максимальный расчетный возраст рыб в популяции; K_L — показатель степени в уравнении линейного роста Шмальгаузена; коэффициент $a = (Am_L^2)$, где $A = (1 - \varphi_{M_n})/L_n^2$, m_L — коэффициент в уравнении линейного роста Шмальгаузена; φ_{M_n} — условный коэффициент естественной смертности в возрасте массового созревания и L_n — длина рыбы в возрасте массового созревания. Используя уравнение весового роста каждой популяции рыб, рассчитали динамику биомассы условных популяций судака (табл. 9, рис. 1).

Таблица 9

Теоретические значения коэффициентов естественной смертности (φ_M) обыкновенного судака, рассчитанные для рыб каждого возраста, численность и биомасса двух теоретических популяций судака р. Амур

Table 9

Theoretical values of age-differentiated natural mortality coefficients (φ_M), number and biomass for two theoretical populations of pike perch in the Amur River

Возраст, годы	Нижний участок Нижнего Амура			Верхний участок Нижнего Амура		
	φ_M	Численность, экз.	Биомасса, кг	φ_M	Численность, экз.	Биомасса, кг
1	0,623	377,00	18,4	0,615	386,00	20,1
2	0,450	208,00	37,1	0,452	211,00	36,9
3	0,347	135,00	51,8	0,357	136,00	48,1
4	0,292	96,00	62,9	0,308	94,00	54,9
5	0,272	70,00	69,6	0,293	66,00	57,3
6	0,282	50,00	70,3	0,305	46,00	54,8
7	0,318	34,00	64,0	0,340	30,00	47,3
8	0,377	21,00	51,2	0,395	18,00	36,1
9	0,456	12,00	34,8	0,468	10,00	23,6
10	0,553	5,00	18,9	0,558	4,00	12,5
11	0,668	1,70	7,5	0,662	1,50	5,0
12	0,799	0,30	1,8	0,781	0,30	1,3
13	0,944	0,02	0,1	0,912	0,03	0,1

Сравнивая кривые, описывающие рост биомассы двух теоретических популяций судака, можно сказать, что скорость прироста биомассы (продуктивность) у судака, живущего в нижней части Амура, почти на 23 % больше, биомасса промзапаса больше на 23,6 %, возможный улов больше на 34 %, средняя длина и масса рыб в улове больше, чем у рыб жилой популяции судака Амура (табл. 10).

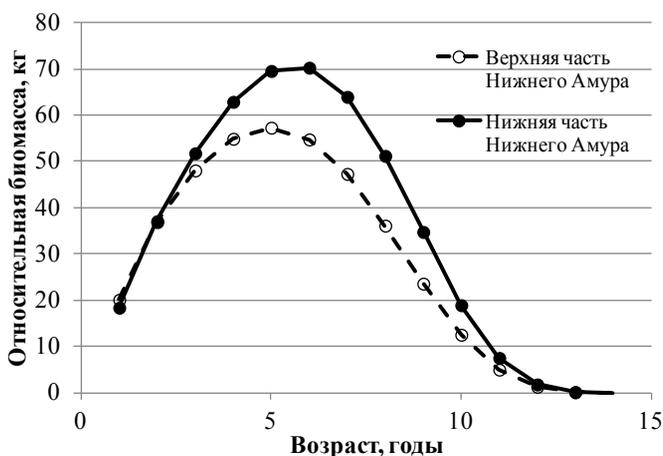


Рис. 1. Относительная биомасса двух теоретических популяций обыкновенного судака р. Амур (начальная численность рыб каждой популяции по 1000 экз.)

Fig. 1. The relative biomass of two theoretical populations of pike perch inhabiting the Amur River (the initial number of fish in each population is 1000 specimen)

Таблица 10

Промысловые характеристики двух теоретических популяций обыкновенного судака р. Амур
Table 10

Fishery characteristics for two theoretical populations of pike perch in the Amur River

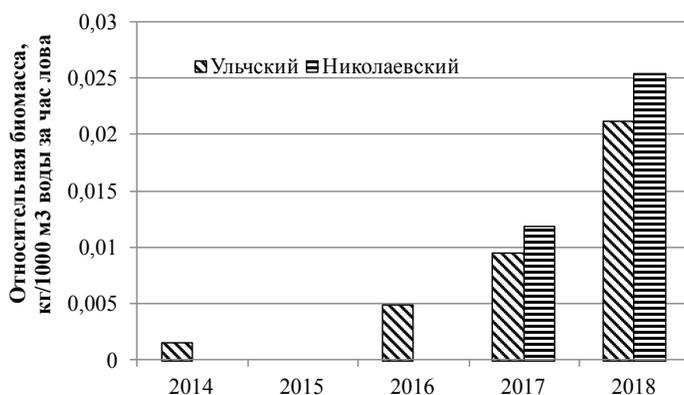
Место обитания	Численность промысла, экз.	Биомасса промысла, кг	Максимальная биомасса, кг	Средняя длина тела рыб в улове, см	Средняя масса тела рыб в улове, г	Улов, кг	Доля рыб, доживающих до возраста полового созревания, %
Верхний участок Нижнего Амура	177	238,1	57,3	42,2	1343,1	75,2	6,6
Нижний участок Нижнего Амура	194	318,2	70,3	48,1	1637,0	100,8	7,0

В оз. Ханка (бассейн р. Амур) в 70-е гг. прошлого века с целью акклиматизации была перевезена икра судака из Куршского залива Балтийского моря [Сакович, 1985; Свирский, Барабанщиков, 2009]. Судак Куршского залива относится к жилой солоноватоводной форме, у которой вся жизнь проходит в пределах солоноватоводных заливов, в частности опресненного Куршского залива [Голубкова, 2003]. Известно, что судак образует как жилые (озерные или речные), так и полупроходные экологические формы [Никольский, 1971; Голубкова, 2003; Коновалов, 2004; и др.]. Однако эти формы не являются наследственными, а образ жизни молоди судаков определяется условиями окружающей среды [Белый, 1965; Самойлов, 2017]. В настоящее время в результате саморасселения судака из оз. Ханка в р. Амур в бассейне Амура образовались три экологические формы судака. В оз. Ханка обитает жилая озерная форма судака [Шаповалов, 2018], жилая речная форма в верхней части Нижнего Амура [Семенченко, Подорожнюк, 2014], и в связи с тем, что судак вышел в эстуарную часть р. Амур, в настоящее время формируется высокопродуктивная полупроходная солоноватоводная форма судака. В устьевой части Амура наблюдается III фаза процесса акклиматизации обыкновенного судака, фаза «взрыва». В этой фазе часто значительно увеличивается темп роста рыб. Также в этой фазе отмечается период колоссального повышения численности переселенцев [Карпевич, 1975; Серпунин, 2009; и др.], что мы и наблюдаем в устье р. Амур в настоящее время (см. табл. 1, 4, 6, 7). Так, в эстуарной части р. Амур судак не только часто встречается в уловах рыбаков, но численность его здесь постоянно растет (рис. 2).

По сообщению сотрудников ХабаровскНИРО амурский судак начиная с 2014 г. постоянно попадает в сети при лове лососей в Ульчском и Николаевском районах Хабаровского края. Доля улова судака от улова тихоокеанских лососей небольшая — от 0,02 до 0,40 %. Однако численность лососей в настоящее время очень большая, максимальный

Рис. 2. Относительная биомасса обыкновенного судака в уловах контрольных сетей в двух районах Хабаровского края

Fig. 2. Weight portion of pike perch's in catches of control nets in two districts of Khabarovsk Region



улов 65 тыс. т. Если рассчитать, сколько судака было поймано на всех участках лова, используя полученные проценты и общий улов лососей по району, можно предположить, что в 2014 г. в Ульчском районе при лове осенней кеты было поймано около 4 т судака, а в 2017 г. в этом же районе — уже 8 т. В Николаевском районе в 2016 г. при лове всех видов лососей в районе г. Николаевск-на-Амуре поймано около 6 т судака. При этом численность жилой речной популяции обыкновенного судака р. Амур невелика и фактически не увеличивается, хотя и подпитывается молодь рыб, скатывающихся из оз. Ханка [Таразанов, 2006]. Так, уловы в районе г. Хабаровск в редкие годы доходят до 10 экз. на 1 лодку за 1,5 мес. во время лова осенней кеты.

При акклиматизации какого-либо вида в новом водном объекте «взрыв численности» наблюдается тогда, когда вселенцы и их потомство находят на новом месте большое число пищевых организмов и при слабом напряжении биотических отношений [Стерлигова и др., 2012]. Аборигенная ихтиофауна Амура включает 123 нативных вида рыб [Bogutskaya et al., 2008], более 30 % полезной продукции дают хищные рыбы [Никольский, 1956]. При такой сложной многовидовой ихтиофауне Амура можно предположить, что свободных экологических ниш, при большом количестве хищников, свободных пищевых организмов ни в русле р. Амур, ни в оз. Ханка судак не нашел. Возможно, в связи с этим ни в оз. Ханка, ни в русловой части Амура эффект «взрыва» не наблюдали. В то время как эстуарные экосистемы состоят из небольшого количества видов. Роль этих экосистем — нагул и рост молоди массовых видов рыб, где они находят убежище от пресса хищников. Обычно это молодь проходных и полупроходных промысловых видов рыб [Одум, 1986; Колпаков, 2017]. Так, через устьевую часть р. Амур проходят нерестовые миграции кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), горбуши *O. gorbuscha* (Walbaum, 1792), сима *O. masou* (Brevoort, 1856), двух видов проходных корюшек — обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) и азиатской корюшки *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870. О численности нерестовых стад тихоокеанских лососей и корюшек можно судить по величине их годовых уловов. Так, уловы тихоокеанских лососей в бассейне р. Амур в последние 10 лет в среднем около 31 тыс. т в год (максимальный улов 65 тыс. т). Годовой улов корюшек доходит почти до 7,0 тыс. т (в среднем 3,5 тыс. т). Молодь тихоокеанских лососей и корюшек скатывается в Амурский лиман. В лиман для нагула выходит молодь амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg, 1906. Очень высока в устьевой части Амура численность амурского язя *Leuciscus waleckii* (Dybowski, 1869). Таким образом, в устье р. Амур обыкновенный судак нашел большое количество почти не тронутых амурскими хищниками пищевых объектов.

В р. Амур в среднем размер жертвы судака составляет 25,0 % (от 7,7 до 48,5 %) от длины его тела. Размер жертвы увеличивается с размерами хищника (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0,489$; $p < 0,000$). Однако судак крупного размера продолжает питаться и молодь рыб с длиной тела от 4 см (рис. 3).

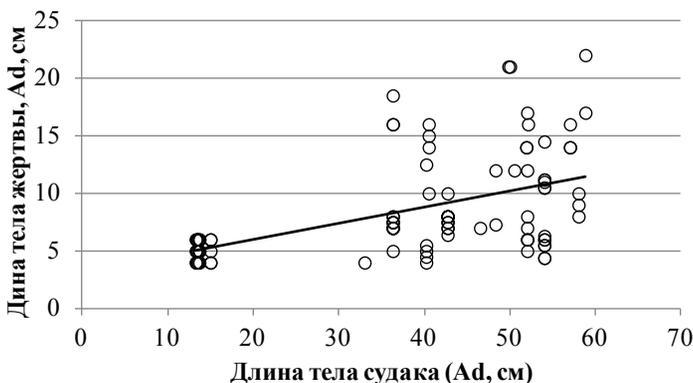


Рис. 3. Зависимость длины тела жертвы от длины тела судака

Fig. 3. Prey body length dependence on pike perch body length

Судак отличается высокой пищевой пластичностью, однако спектр его питания определяется составом ихтиоценоза с предпочтением мелких и массовых видов рыб [Кудерский, 1964; Кириленко, 1992; Коновалов, 2004; Самойлов, 2017; и др.]. В связи с этим обыкновенного судака как биологического мелиоратора вселяли в водные объекты, в которых доминировали малоценные мелкочастиковые рыбы, с целью снижения их численности.

В составе пищи судака, обитающего в верхней части Нижнего Амура, преобладали пескарки (рыбы подсемейства *Gobioninae* Jordan et Fowler, 1903), амурский язь и молодь коней *Hemibarbus* spp. Доля промысловых видов рыб составила 47 %, из основных промысловых видов рыб можно отметить только серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (рис. 4). В нижней части Нижнего Амура доля промысловых рыб составила уже 73 %. Причем преобладали в пищевом спектре мелкие рыбы длиной 5–6 см. Этим рыбам не учитывали при оценке доли промысловых рыб в питании судака, так как их видовую принадлежность определить было невозможно. В отличие от верхней части Нижнего Амура, в питании обыкновенного судака в нижней части Нижнего Амура встречаются основные промысловые виды пресноводных рыб, такие как амурская щука *Esox reichertii* Dybowski, 1869, амурский сом *Silurus asotus* Linnaeus, 1758, серебряный карась, корюшка-

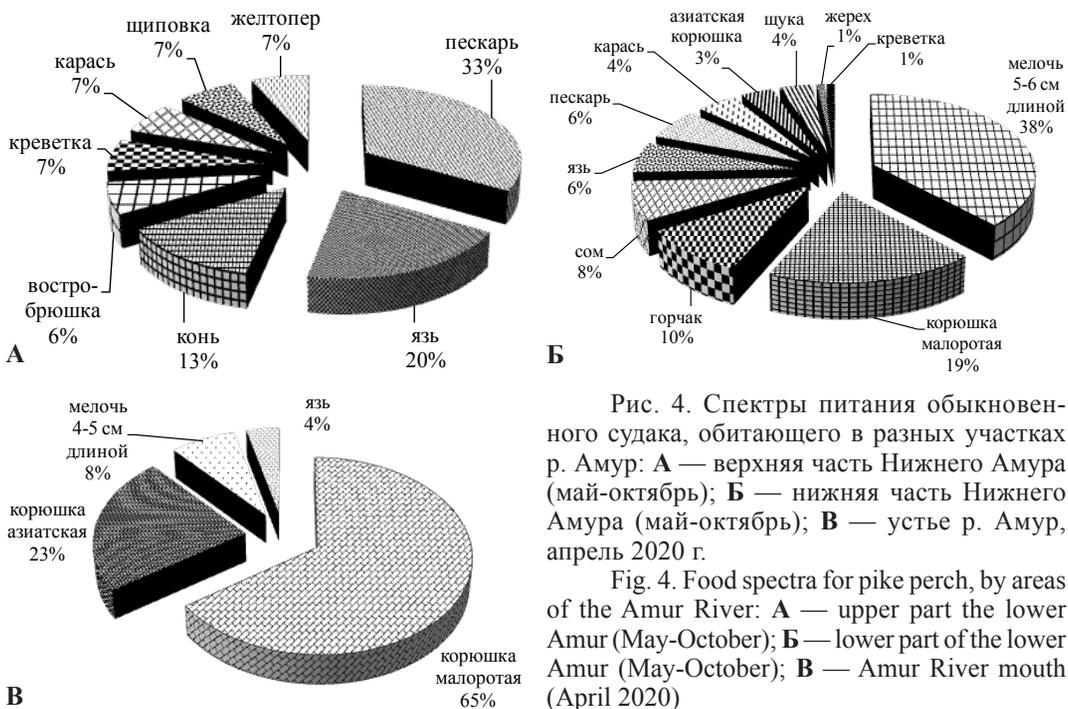


Рис. 4. Спектры питания обыкновенного судака, обитающего в разных участках р. Амур: А — верхняя часть Нижнего Амура (май-октябрь); Б — нижняя часть Нижнего Амура (май-октябрь); В — устье р. Амур, апрель 2020 г.

Fig. 4. Food spectra for pike perch, by areas of the Amur River: А — upper part the lower Amur (May-October); Б — lower part of the lower Amur (May-October); В — Amur River mouth (April 2020)

ки — малоротая и азиатская. Большое число мелких рыб в питании судака свидетельствует о том, что питается он и молодью рыб. И, возможно, молодью проходных видов, численность которых в устьевой части р. Амур высока. В 2020 г. в р. Амур был открыт промышленный лов обыкновенного судака. В январе 2020 г. на 4 рыбопромысловых участках, открытых для лова малоротой корюшки и судака, было поймано ставными неводами 3,5 т судака и 216,0 т малоротой корюшки. В районе с. Архангельского (один из районов промышленного лова корюшек) при проведении научно-исследовательского лова азиатской корюшки закидными неводами были пойманы и судаки. Проанализирован состав пищевых организмов в желудках 9 судаков (рис. 4, в). В 8 желудках были корюшки (88 %), а также в желудках было до 8 % рыб размером 4–5 см.

Успешная натурализация вселяемого хищника возможна только в водных объектах, где экологические условия соответствуют биологическим потребностям вида [Стерлигова и др., 2012]. Основным пищевым объектом судака в водоеме-доноре в Куршском заливе Балтийского моря является снеток — мелкая озерная форма европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) [Голубкова, 2003]. Питание снетком особенно важно для судака в возрасте первых двух лет жизни. От численности снетка зависит численность судака, так как чем раньше судак переходит с питания зоопланктоном на питание молодью рыб, тем крупнее вырастает годовик. Выживаемость годовиков повышается. Так, молодь, которая питается только зоопланктоном, вырастает к осени до 8,1 см, а судак, который питается рыбой, вырастает до 11,0–12,0 см [Голубкова, 2003]. Снеток очень похож по размерам и запаху на малоротую корюшку р. Амур. Таким образом, попав в нижнюю часть Амура, обыкновенный судак обеспечен привычной ему пищей. Расчетная длина годовика судака в устье Амура — 12,6 см (см. табл. 2).

Когда заканчивается нерестовая миграция корюшек, скат молоди лососей и корюшки, судак р. Амур поднимается в озера и протоки, где в июле-августе проходит нерест карповых — сазана *Cyprinus rubrofuscus* Lacépède, 1803, карася и пр. Если обычно в других водных объектах судак держится в русле рек, судак р. Амур заходит и в озера. Летом судака ловили в озерах Чля, Кизи и даже в мелководных заливах озер. Судак устьевой части Амура, видимо, не страдает от отсутствия пищи, что подтверждается его высоким весовым ростом, более высокой выживаемостью к возрасту полового созревания, более высокой продуктивностью (табл. 4, 10).

Таким образом, в устьевой части Амура проходит очередной этап акклиматизации обыкновенного судака, в результате которого в Амуре может добавиться новый высокопродуктивный промысловый вид. Однако внедрение хищника, который находится на вершине пищевой цепи, может привести к снижению общей рыбопродуктивности Амура. Так, Г.В. Никольский [1956] считал, что за счет того, что хищники в Амуре составляют свыше 30 % от всей добычи жилых рыб, это снижает полезную рыбопродуктивность Амура в 3–6 раз. В ихтиоценозе р. Амур много ценных и ресурсобразующих промысловых видов рыб, много эндемиков и неэндемиков. Встает вопрос, за счет каких рыб будет расти продуктивность судака, если основными объектами питания будут лососи, корюшки, сиви? Уже сейчас видно, что летом судак переходит на питание молодью промысловых пресноводных рыб — шуки, карася, сома, язя и пр.

В настоящее время примеров негативного влияния вселенцев на местные экосистемы множество. Самый большой вред экосистемам наносят внедренные в них хищники. Примеров этому много, в том числе и от интродукции судака. Вселяя судака в разные водные объекты, обычно делают расчет на то, что он снизит численность мелких непромысловых рыб. Однако оказалось, что во многих водных объектах эти расчеты были ошибочны. В первую очередь судак питается многочисленными видами, часто имеющими промысловое значение. Например, в Артемовском водохранилище (р. Артемовка, бассейн зал. Петра Великого, Японское море) он полностью уничтожил ленков *Brachymystax tumensis* Mori, 1930 и сформировавшуюся жилую форму симы, обитавших в водоеме [Свирский, Барабанщиков, 2009]. Вселение судака в озера Кубенское и Воже создало серьезную угрозу биоразнообразию водоемов, в которых он пре-

имущественно питается ценными исчезающими видами сиговых и корюшковых рыб. В Кубенском озере, несмотря на обилие в водоеме мелкочастиковых рыб, в питании судака доминировала молодь жилых форм нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) и сига-нельмушки, реликтовой эндемичной формы сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758). В настоящее время нельма занесена в Красные книги Российской Федерации и Вологодской области, а сиг-нельмушка включен в перечень таксонов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде. В оз. Воже за двадцатилетний период, прошедший со времени акклиматизации судака, на грани полного исчезновения оказались популяции снетка, ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 и сига-пыжьяна *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789). Два последних вида в настоящее время внесены в Красную книгу Вологодской области. Далее судак спустился вниз по течению р. Онеги, появился в местах нагула семги *Salmo salar* Linnaeus, 1758 и, питаясь ее молодь, начал наносить существенный ущерб запасам атлантического лосося [Стерлигова и др., 2012]. Вселение судака в Балхашский бассейн через короткое время привело к сокращению ареалов и уменьшению численности балхашского окуня *Perca schrenkii* Kessler, 1874, балхашской маринки *Schizothorax argentatus* Kessler, 1874, гольца Северцова *Triplophysa sewerzowi* (Nikolskii, 1938) и тибетского гольца *Triplophysa stolickai* (Steindachner, 1866) [Мамилев и др., 2010].

Судак обладает высокой способностью к саморасселению. В Куршском заливе он спокойно живет и размножается в воде с соленостью от 5 до 8 ‰, в Аральском море встречается в воде с соленостью до 20 ‰. Обыкновенный судак вышел в Амурский лиман. Существует возможность дальнейшего расселения судака в эстуарные части рек Хабаровского края и Сахалина.

Заключение

В настоящее время в эстуарной зоне р. Амур проходит третья фаза акклиматизации обыкновенного судака, фаза «взрыва». По сравнению со скоростью роста судака, обитающего в верхней части Нижнего Амура, скорость роста судака, обитающего в эстуарной зоне р. Амур, увеличилась. Увеличились размеры годовиков и максимальные расчетные значения длины и массы тела. Начиная с 2014 г. значительно выросла численность судака в эстуарной зоне реки, увеличилась его потенциальная продуктивность. В устьевой зоне р. Амур судак попал в условия, которые наиболее близки к условиям его обитания в водоеме-доноре, в опресненном Куршском заливе Балтийского моря. В эстуарной зоне р. Амур обыкновенный судак хорошо обеспечен привычной ему пищей — обыкновенной малоротой корюшкой, очень похожей по размерам и запаху на снетка (мелкая форма европейской корюшки Куршского залива). Кроме корюшки, в пищевом спектре судака много мелких рыб размерами 5–6 см. Возможно, это молодь проходных видов рыб, таких как молодь корюшек и тихоокеанских лососей, так как судак питается доминирующими в водоеме мелкими рыбами.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Е.В. Подорожнюк, О.В. Вершининой, О.В. Вилкиной и Р.А. Ершову за помощь, оказанную при сборе материала.

Финансирование работы

Исследование проведено на бюджетные средства.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Информация о всех пойманных рыбах была включена в статью.

Информация о вкладе авторов

Постановка проблемы, написание первой версии статьи, математический анализ — Н.Н. Семенченко; обработка материала по питанию судака — Е.В. Островская; сбор и обработка биологического материала, обсуждение результатов, внесение поправок и редактирование — совместно.

Список литературы

- Белый Н.Д.** О биологических группах судака *Lucioperca lucioperca* (L.) // Вопр. ихтиол. — 1965. — Т. 5, № 2(35). — С. 279–289.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах** / под. ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богуцкой. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2004. — 436 с.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Думнич Н.В.** Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области // Рос. журн. биол. инвазий. — 2010. — Т. 3, № 3. — С. 13–32.
- Винберг Г.Г.** Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биол. — 1971. — Т. 32, № 6. — С. 714–723.
- Голубкова Т.А.** Эколого-биологическая характеристика и динамика запаса судака Куршского залива Балтийского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Калининград, 2003. — 23 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** Экологические закономерности изменчивости роста рыб : моногр. — М. : Наука, 2001. — 276 с.
- Зыков Л.А.** Биоэкологические и рыбохозяйственные аспекты теории естественной смертности рыб : моногр. — Астрахань : Астрах. ун-тет, 2005. — 373 с.
- Карпевич А.Ф.** Теория и практика акклиматизации водных организмов : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1975. — 431 с.
- Кириленко Л.В.** Рыбохозяйственное использование судака (*Stizostedion lucioperca*) (L.) озер Белоруссии : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1992. — 19 с.
- Колпаков Н.В.** Структурно-функциональная организация эстуарных экосистем северо-западной части Японского моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2017. — 47 с.
- Коновалов А.Ф.** Роль судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в экосистемах крупных озер Вологодской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петрозаводск, 2004. — 27 с.
- Константинов А.С.** Вес животных как функция их линейных размеров // Журн. общ. биол. — 1969. — Т. 30, № 3. — С. 265–272.
- Кудерский Л.А.** Условия существования и перспективы расселения судака водоемов Карелии // Рыб. хоз-во Карелии. — 1964. — Вып. 8. — С. 154–209.
- Мамилов Н.Ш., Балабиева Г.К., Койшыбаева Г.С.** Распространение чужеродных видов рыб в малых водоемах Балхашского бассейна // Рос. журн. биол. инвазий. — 2010. — Т. 3, № 2. — С. 29–36.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных: анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Никольский Г.В.** Рыбы бассейна Амура : моногр. — М. : АН СССР, 1956. — 551 с.
- Никольский Г.В.** Частная ихтиология : моногр. — М. : Высш. шк., 1971. — 472 с.
- Одум Ю.** Экология : моногр. — М. : Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.; Т. 2. — 376 с.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.
- Рюкшиев А.А.** Сравнительная экологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) в естественном ареале и водоемах вселения (на примере Карелии) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петрозаводск, 2010. — 28 с.
- Сакович И.Г.** О случайной поимке судака *Stizostedion lucioperca* (L.) в Амуре // Вопр. ихтиол. — 1985. — Т. 25, вып. 5. — С. 863.
- Самойлов К.Ю.** Структура популяции и фенетическое разнообразие судака *Sander lucioperca* (L.) Волго-Ахтубинской системы нижней Волги : дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 2017. — 111 с.
- Свирский В.Г., Барабанщиков Е.И.** Биологические инвазии как элемент антропогенного давления на сообщество гидробионтов озера Ханка // Рос. журн. биол. инвазий. — 2009. — Т. 2, № 2. — С. 29–36.

Семенченко Н.Н., Подорожнюк Е.В. Обыкновенный судак *Sander lucioperca* (L.) р. Амур: результаты акклиматизации // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 611–618.

Серпунин Г.Г. Биологические основы рыбоводства : моногр. — М. : Колос, 2009. — 384 с.

Стерлигова О.П., Рюкшиев А.А., Ильмаст Н.В. Сравнительная биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) озер Онежского и Выгозера // Биология внутренних вод. — 2012. — № 2. — С. 55–60.

Таразанов В.И. Ихтиопланктон озера Ханка, рек Уссури и Сунгача: видовой состав, распределение, численность : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2006. — 192 с.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). — М. : АН СССР, 1959. — 164 с.

Шаповалов М.Е. Результаты интродукции судака *Sander lucioperca* в озеро Ханка // Изв. ТИПРО. — 2018. — Т. 192. — С. 47–63. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-192-47-63.

Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. — М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. — С. 8–60.

Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshwaters. — 2008. — Vol. 19, № 4. — P. 301–366.

References

Belyy N.D. On the biological groups of pike perch *Lucioperca lucioperca* (L.), *Vopr. Ichthyol.*, 1965, vol. 5, no. 2(35), pp. 279–289.

Biologicheskiye invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh (Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems), Alimov, A.F., Bogutsky, N.G., eds, Moscow: KMK, 2004.

Bolotova, N.L., Konovalov, A.F., Borisov, M.Ya., and Dumnich, N.V., Natural and anthropogenic factors of the appearance of non-native fishes in aquatic ecosystems of Vologda region, *Rossiiskij Zhurnal Biologicheskikh Invazij*, 2010, vol. 3, no. 3, pp. 13–32.

Vinberg, G.G., Linear dimensions and body weight of animals, *Zh. Obshch. Biol.*, 1971, vol. 32, no. 6, pp. 714–723.

Golubkova, T.A., Ecological and biological characteristics and dynamics of the zander stock of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Kaliningrad, 2003.

Dgebuadze, Yu.Yu., *Ekologicheskiye zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb* (Ecological aspects of fish growth variability), Moscow: Nauka, 2001.

Zykov, L.A., *Bioekologicheskie i rybohozyajstvennyye aspekty teorii estestvennoj smertnosti ryb* (Bioecological and fisheries aspects of the theory of natural mortality of fish), Astrahan': Astrakhan Univ, 2005.

Karpevich, A.F., *Teoriya i praktika akklimatizatsii vodnykh organizmov* (Theory and practice of acclimatization of aquatic organisms), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1975.

Kirilenko, L.V., Fisheries use of zander (*Stizostedion lucioperca*) (L.) of the lakes of Belarus, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1992.

Kolpakov, N.V., Structural and functional organization of the estuarine ecosystems of the north-western part of the Sea of Japan, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2017.

Konovalov, A.F., The role of zander (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in the ecosystems of large lakes in the Vologda Oblast, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petrozavodsk, 2004.

Konstantinov, A.S., Animal weight as a function of linear dimensions, *Zh. Obshch. Biol.*, 1969, vol. 30, no. 3, pp. 265–272.

Kudersky, L.A., The conditions of existence and prospects for the settlement of pike perch in the reservoirs of Karelia, *Rybn. Khoz. Karelii*, 1964, Iss. 8, pp. 154–209.

Mamilov, N.Sh., Balabieva, G.K., and Koishybaeva, G.S., Distribution of alien fish species in small waterbodies of Balkhash Basin, *Rossiiskij Zhurnal Biologicheskikh Invazij*, 2010, vol. 3, no. 2, pp. 29–36.

Mina, M.V. and Klevezal', G.A., *Rost zhivotnykh: analiz na urovne organizma* (Animal Growth: An Analysis on the Level of Organism), Moscow: Nauka, 1976.

Nikolsky, G.V., *Ryby bassejna Amura* (Amur basin fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1956.

Nikolsky, G.V., *Chastnaya ikhtiologiya* (Private ichthyology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1971.

Odum, E.P., *Ecology*, New York: Holt, Rinehart and Winston, 1963.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Ryukshiev, A.A., Comparative ecological characteristics of pike perch *Sander lucioperca* (L.) in the natural habitat and reservoirs of an invasion (on the example of Karelia), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petrozavodsk, 2010.

Sakovich, I.G., About the random capture of pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) in Amur, *Vopr. Ichthyol.*, 1985, vol. 25, no. 5, pp. 863.

Samoilov, K.Yu., Population structure and phenetic diversity of pike perch *Sander lucioperca* (L.) of the Volga-Akhtuba system of the lower Volga, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2017.

Svirskiy, V.G. and Barabanshchikov, E.I., Biological invasions as element of antropogenic pressure on community of hydrubionts of Khanka Lake, *Rossijskij Zhurnal Biologicheskikh Invazij*, 2009, vol. 2, no. 2, pp. 29–36.

Semenchenko, N.N. and Podorozhnyuk, E.V., Common zander *Sander lucioperca* (L.) p. Cupid: results of acclimatization, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Yakovlevich Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2014, vol. 6, pp. 611–618.

Serpunin, G.G., *Biologicheskkiye osnovy rybovodstva* (Biological basis of fish farming), Moscow: Kolos, 2009.

Sterligova, O.P., Il'mast, N.V., and Ryukshiev, A.A., comparative biological characteristics of zander *Sander lucioperca* (L.) in Lakes Onega and Vygozero, *Inland Water Biology*, 2012, vol. 5, no. 2, pp. 208–213.

Tarazanov, V.I., Ichthyoplankton of Lake Khanka, Ussuri and Sungacha Rivers: species composition, distribution, abundance, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Chugunova, N.I., *Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb (metodicheskoye posobiye po ikhtiologii)* (Guidelines for studying the age and growth of fish (a manual on ichthyology)), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1959.

Shapovalov, M.E., Results of pike perch *Sander lucioperca* introduction in Lake Khanka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 47–63. doi 10.26428/1606-9919-2017-192-47-63

Schmalhausen, I.I., Definition of basic concepts and methods of growth research, in *Rost zhivotnykh* (Animal Growth), Moscow: Biomedgiz, 1935, pp. 8–60.

Bogutskaya, N.G., Naseka, A.M., Shedko, S.V., Vasil'eva, E.D., and Chereshnev, I.A., The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography, *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 2008, vol. 19, no. 4, pp. 301–366.

Поступила в редакцию 27.05.2020 г.

После рецензии 22.06.2020 г.

Принята к публикации 20.08.2020 г.