

УДК 597.08.591.5.6.9

АККЛИМАТИЗАЦИЯ СУДАКА *STIZOSTEDION LUCIOPERCA* И ВКЛЮЧЕНИЕ ЕГО В СИСТЕМУ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ ОЗЕРА ВОЖЕ

© 1995 г. Н. Л. Болотова, О. В. Зуянова, Е. А. Зуянов, С. В. Шитова

Вологодский государственный педагогический институт,

Вологодская лаборатория ГосНИОРХ и Управление по рыболовству Департамента природных ресурсов
Вологодской области, Вологда

Поступила в редакцию 03.08.94 г.

В последние десятилетия в оз. Воже наблюдаются признаки эвтрофирования и изменения в структуре рыбной части сообщества, приводящие к доминированию карповых и окуневых рыб, преобладанию в ряде популяций тугорослых особей и, как результат, к увеличению численности мелкочастиковых рыб и тугорослого леща. Это, в свою очередь, улучшает условия откорма хищных рыб и является благоприятным обстоятельством для натурализации в озере дополнительного хищника. Подтверждением этому служит успешное вселение в оз. Воже судака, осуществленное на основе анализа пищевых взаимоотношений рыб и общих тенденций в сукцессии экосистемы. Процесс включения судака в сложившуюся систему пищевых отношений произошел без напряженной межвидовой конкуренции. Это было обусловлено как незначительным перекрытием спектров питания и разным типом динамики годового откорма, так и обитанием хищных рыб в разных биотопах и их приуроченностью к разным зонам нагула. В целом вселенный в оз. Воже судак характеризуется высоким темпом роста и хорошим физиологическим состоянием. Благодаря высокой пищевой обеспеченности и успешному воспроизводству происходит формирование стабильной популяции судака в новых условиях обитания.

Озеро Воже – крупный рыбопромысловый водоем, расположенный на севере Вологодской области. Оно относится к бассейну р. Онега, впадающей в Белое море. Площадь озера составляет 418 км², максимальная глубина – 5 м. В результате процессов эвтрофирования водоем интенсивно зарастает и заиливается. В рыбной части сообщества наблюдается отмеченная для многих озер тенденция замены длиннопериодических видов короткоцикловыми и быстрозревающими, вытеснения сиговых и корюшковых рыб карповыми и окуневыми (Решетников, 1980, 1994; Зуянова, 1994). Негативную роль в изменении структуры рыбного населения оз. Воже сыграла переориентация промысла с конца 60-х годов на вылов крупного леща *Abramis brama* и щуки *Esox lucius* и прекращение изъятия мелкого частика, что способствовало значительному увеличению численности плотвы *Rutilus rutilus*, окуня *Perca fluviatilis* и ерша *Gymnocephalus cernuus*. При высокой численности рыб происходит обострение пищевых отношений, что обусловило появление тугорослости во всех популяциях, в том числе и в популяции основного промыслового вида – леща.

В подобных условиях возрастает значение хищников для подавления численности мелких рыб в водоеме. Однако в настоящее время регуляторная роль хищных рыб (щуки, налима *Lota*

lota, окуня) в оз. Воже явно недостаточна. В первую очередь это обусловлено резким снижением численности наиболее эффективного биомелиоратора – щуки вследствие перелома ее нерестового стада. Другой крупный хищник – налим, хотя и слабо осваивается промыслом, имеет невысокую численность, так как, являясь представителем арктического пресноводного комплекса, испытывает угнетение в мелководном, хорошо прогреваемом оз. Воже. Окунь, как мелкий и факультативный хищник, не имеет определяющего значения в регуляции численности мелкочастиковых рыб.

Выявленные нежелательные тенденции в изменении структуры рыбной части сообщества оз. Воже (Зуянова, 1989, 1994; Болотова, Зуянова, 1990; Болотова и др., 1994; Зуянова, Болотова, 1994) позволили обосновать целесообразность вселения судака *Stizostedion lucioperca* как дополнительного хищника для усиления биологической мелиорации водоема. После интродукции велись наблюдения за распределением, нерестом, питанием, темпом роста и паразитами вселенца. Целью настоящей работы явилось обобщение данных по процессу натурализации судака, а также анализ его включения в сложившуюся систему пищевых отношений рыб оз. Воже.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Теоретической предпосылкой вселения судака в оз. Воже послужили широкое распространение судака в водоемах Вологодской области и его успешная интродукция в Кубенское озеро. Пробная интродукция судака на основании разрешения Ихтиологической комиссии была осуществлена в сентябре - октябре 1967 г. Исходный материал брали в Кубенском озере, отход при транспортировке вертолетом в течение 30 мин практически отсутствовал. Всего было перевезено 1550 производителей судака массой от 0,3 до 2,2 кг (в среднем 1 кг) и средней промысловой длиной 25 - 56 см (в среднем 39 см).

Сборы материала по аборигенным видам хищных рыб оз. Воже охватывают период с 1985 по 1993 г., наблюдения за судаком - с 1988 по 1993 г. Рыб исследовали как из уловов промысловых орудий лова (300-метровые мелкоячейные невода, ставные и плавные сети, мелкоячейные ловушки), так и экспериментальных (700-метровый крупноячейный невод; крупноячейные ставные ловушки, 18-метровый трал, 7-метровый мальковый трал).

Обработку ихтиологического материала проводили по традиционной схеме (Правдин, 1966). Возраст определяли по чешуе, спилам жестких лучей плавников и отолитам. Для изучения питания рыб применяли общепринятый качественновесовой метод (Фортунова, 1961; Фортунова, Попова, 1973; Методическое пособие..., 1974). Кроме того, для установления степени доминирования кормовых объектов в питании рыб использовали показатель относительной значимости (*IR*) пищевых компонентов (Lauzanne, 1975; Решетников и др., 1993). Индекс пищевой значимости определялся по формуле

$$IR = \frac{F_i P_i}{\sum_{i=1}^n F_i P_i},$$

где *F* - частота встречаемости в %, *P* - доля по массе в %, *n* - число кормовых организмов.

Для характеристики пищевых отношений применяли индекс пищевого сходства по Шорыгину (1952) и индекс перекрывания пищевых ниш (*cλ*) по Хорну (Horn, 1966).

Общее количество исследованных на питание хищных рыб составило 1416 экз., в том числе щуки - 713, налима - 62, окуня - 336 и судака - 315 экз.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОЗЕРА

Изменения в составе рыбного населения оз. Воже связаны как с историческими процессами, так и с культурным эвтрофированием водоема,

особенно ускорившимся с середины 80-х годов. Наибольшее число видов рыб (26), как показали палеонтологические исследования, обитало в озере в атлантический период (2 - 3 тыс. лет до н. э.) (Никольский, 1943). Хищная ихтиофауна в этот теплый период была представлена пятью видами из трех фаунистических комплексов: одним видом из арктического пресноводного (налим), двумя видами из бореально-равнинного (щука, окунь) и двумя из понто-каспийского (сом *Silurus glanis*, жерех *Aspius aspius*). К концу XIX века общее число хищных видов сохранилось, но из состава ихтиофауны исчезли хищные представители тепловодного понтокаспийского комплекса, а им на смену пришли виды арктического пресноводного комплекса - атлантический лосось *Salmo salar* и нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Данилевский, 1875). В начале XX века исследователи (Кучин, 1902) уже не отмечали в составе ихтиофауны лосося, а с 20-х годов зафиксировано отсутствие нельмы (Михайлович, 1922). С этого времени хищные виды рыб в оз. Воже представлены всего тремя видами (щукой, окунем и налимом), что подтверждалось сборами разных лет (Кучин, 1930; Жаков, 1973, 1975; Зуянова, 1989, 1994).

В целом аборигенная ихтиофауна оз. Воже в настоящее время включает 14 видов рыб, принадлежащих к 7 семействам и к трем упомянутым выше фаунистическим комплексам (табл. 1).

Последствия эвтрофирования оз. Воже отражаются на условиях воспроизводства рыб и выживании потомства. Так, виды арктического комплекса испытывают угнетение в результате сокращения площади нерестилищ при интенсивном заилении грунтов, неблагоприятном в отдельные периоды кислородном режиме, высокой прогреваемости воды в летний период из-за мелководности озера. Сиг *Coregonus lavaretus* теперь встречается единично, ряпушка *C. albula* стала малочисленной, а у снетка *Osmerus eperlanus* зарегистрированы случаи массовой гибели. Наряду с этим при зарастании озера значительно увеличились нерестовые площади для фитофильных рыб, и преимущество в выживании получили эврибионтные рыбы с весенним икрометанием и коротким сроком инкубации икры. Возросла численность плотвы, окуня, леща; и наблюдается тенденция превращения озера из "лещевого" в "плотвично-окуневый" водоем. Повышение численности рыб на фоне невысокого уровня развития кормовой базы и особенно снижение доступности бентосных организмов при заилении озера привело к усилению напряженности пищевых отношений и замедлению темпа роста рыб, дивергенции популяций на группы медленно- и быстро растущих особей. При замедлении линейного и весового роста наблюдаются изменения в экстерьерных признаках, растянутый период

Таблица 1. Состав ихтиофауны оз. Воже в разные годы

Семейство и вид рыб	2 - 3 тыс. лет до н. э	1875	1902	1922	1929	1978	1985 - 1992
Acipenseridae							
<i>Acipenser ruthenus</i>	+	-	-	-	-	-	-
Salmonidae							
<i>Salmo salar</i>	-	+	-	-	-	-	-
Coregonidae							
<i>Coregonus albula</i>	-	-	+	+	+	+	+
<i>C. lavaretus pidschian</i>	-	+	+	-	+	+	+
<i>Stenodus leucichthys nelma</i>	-	-	+	-	-	-	-
Thymallidae							
<i>Thymallus thymallus</i>	-	-	+	+	-	+	-
Osmeridae							
<i>Osmerus eperlanus</i>	-	+	+	+	+	+	+
Esocidae							
<i>Esox lucius</i>	+	+	+	+	+	+	+
Cyprinidae							
<i>Abramis ballerus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. brama</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alburnus alburnus</i>	-	-	-	-	+	+	+
<i>Aspius aspius</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Blicca bjoerkna</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>Carassius carassius</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gobio gobio</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Leuciscus idus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. leuciscus</i>	+	-	-	-	+	+	+
<i>Phoxinus phoxinus</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Rutilus rutilus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	+	-	-	-	-	-	-
Cobitidae							
<i>Noemacheilus barbatulus</i>	-	-	-	-	-	+	-
Siluridae							
<i>Silurus glanis</i>	+	-	-	-	-	-	-
Gadidae							
<i>Lota lota</i>	+	+	+	+	+	+	+
Gasterosteidae							
<i>Pungitius pungitius</i>	-	-	-	-	+	+	+
Percidae							
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Perca fluviatilis</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stizostedion lucioperca</i>	-	-	-	-	-	-	A
Всего видов	14	10	12	10	13	18	15

Примечание. При составлении таблицы использованы следующие данные: 2 - 3 тыс. лет до н. э. – Никольский (1943); 1875 – Данилевский (1875); 1902 – Кучин (1902); 1922 – Михайлович (1922); 1929 – Кучин (1930); 1978 – Жаков (1975); 1985 - 1992 – наши сборы за эти годы (Зуянова, 1994). Плюс – вид встречается, минус – вид данным автором не отмечен. А – акклиматизированный вид.

созревания, низкая плодовитость и снижение общей биомассы популяций.

Свою долю в усиление этих процессов вносит нерациональный промысел, когда изымается в основном только крупный лещ, тогда как в 20 - 30-е годы промыслом охватывалось 9 - 11 видов с преобладанием в уловах мелкого частика (снеток, ерш, окунь, плотва), что в значительной мере регулировало их численность.

Совместное влияние этих двух факторов (эвтрофирования и промысла) повысило неустойчивость состояния рыбной части сообщества оз. Воже при общем сокращении числа видов и доминировании в промысле одного - двух видов. Это отразилось на ряде взаимосвязанных показателей, таких как динамика уловов за 50-летний период и снижение энтропии, рассчитанной по индексу Шеннона и его производных (Сметанин и др., 1983; Зуянова, 1994).

Таким образом, в оз. Воже сложилась нежелательная с рыбохозяйственной точки зрения ситуация, когда в рыбном населении преобладают мелкочастиковые виды рыб с различным темпом роста в пределах каждого из них, а в популяции ценного промыслового вида – леща сформировались тугорослые стада. В то же время обилие мелких рыб служит хорошей кормовой базой для хищников, пресс которых на сообщество ослаблен ввиду небольшого числа их видов и низкой численности. Попытки рационализации промысла путем увеличения вылова мелкочастиковых рыб и ужесточения охранных мероприятий в отношении щуки не дали положительных результатов из-за социально-экономических условий, сложившихся в регионе. Прежде всего это удаленность озера от населенных пунктов и его расположение в труднодоступной местности, низкие цены на мелкого частика, а также слабая промысловая и перерабатывающая база.

Рассмотренные изменения в структуре рыбной части сообщества оз. Воже и практические потребности обусловили целесообразность вселения нового вида хищных рыб в этот водоем. Судак был выбран как объект интродукции по нескольким причинам. Во-первых, это связано с пригодностью многих водоемов Вологодской области, в том числе и водоемов бассейна Белого моря, для обитания судака. Этот вид отсутствует в Северной Двине и Печоре, не встречается в водоемах бассейнов Белого, Баренцева и Карского морей (Берг, 1949). Предполагается, что проникновению судака в беломорский бассейн в прошлом препятствовало отсутствие легкопроходимых путей (Кудерский, 1961).

Естественный ареал судака простирается на юг до Пиренеев, низовьев Волги и Аральского моря, на север – до северной Финляндии и средней Карелии. В Вологодской области судак обитает в

Рыбинском водохранилище и в типично судачьем, самом крупном озере области – Белом, где он, являясь аборигенным и доминирующим видом, составляет основу вылова. Именно из оз. Белое (бассейн Каспийского моря) судак был акклиматизирован в 1936 г. в оз. Кубенское (Вологодская область, бассейн Белого моря) (Титенков, 1955), где в настоящее время он является промысловым видом. Это служит одним из доказательств того, что современные климатические условия не являются лимитирующим фактором для расширения ареала судака.

Оз. Воже, как и оз. Кубенское, входит в состав одной ландшафтно-климатической зоны вместе с оз. Белое, в этой зоне судак часто встречается в водоемах Волжского и Онежского бассейнов. Все три озера имеют сходные гидрохимические и гидробиологические характеристики. При этом хищная ихтиофауна оз. Воже представлена всего двумя видами (щука, налим), в то время как в Кубенском регулицию численности мелких рыб обеспечивают популяции щуки, налима, нельмы и судака, а в Белом – судак (высокая численность), щука, налим и жерех. Обосновывая пригодность оз. Воже для акклиматизации судака, мы учитывали такое благоприятное обстоятельство как наличие в водоеме значительной площади песчано-каменистых гряд, подходящих для его нереста. Кроме того, в составе ихтиофауны имеется неиспользуемый промыслом снеток – наиболее подходящий корм для раннего перехода судака на хищное питание. В целом в оз. Воже имеется хорошая кормовая база для вселенца в виде массы мелких рыб бореально-равнинного фаунистического комплекса, являющихся основной пищей судака в естественном ареале.

Судак – наиболее выгодный объект для интродукции, так как по способу охоты в толще воды является активным хищником и может гораздо эффективнее сокращать численность мелкочастиковых рыб, чем промысловый лов (Гладкий, 1973; Фортунатова, Попова, 1973). Известно также, что в новых условиях обитания судак может быстро достигать промысловой численности (Бурмакин, 1963; Кудерский, 1964, 1982; Попова, 1979а, б). Немаловажное значение имеет и перспектива улучшения качественного состава уловов в оз. Воже за счет судака, представляющего высокую пищевую ценность.

Помимо рассмотренных выше причин, выбор судака для вселения в оз. Воже основывался на известных особенностях биологии этого вида, соответствующих абиотическим и биотическим условиям водоема (Кудерский, 1961, 1964; Иванова, 1962, 1965; Попова, 1967; Фортунатова, Попова, 1973; Перминов, 1974; Танасийчук, 1974; Попова, 1977, 1982; Bonar, 1977; Marshall, 1977; Nagiec, 1977; Popova, Sytina, 1977; Федорова, Дрожжина,

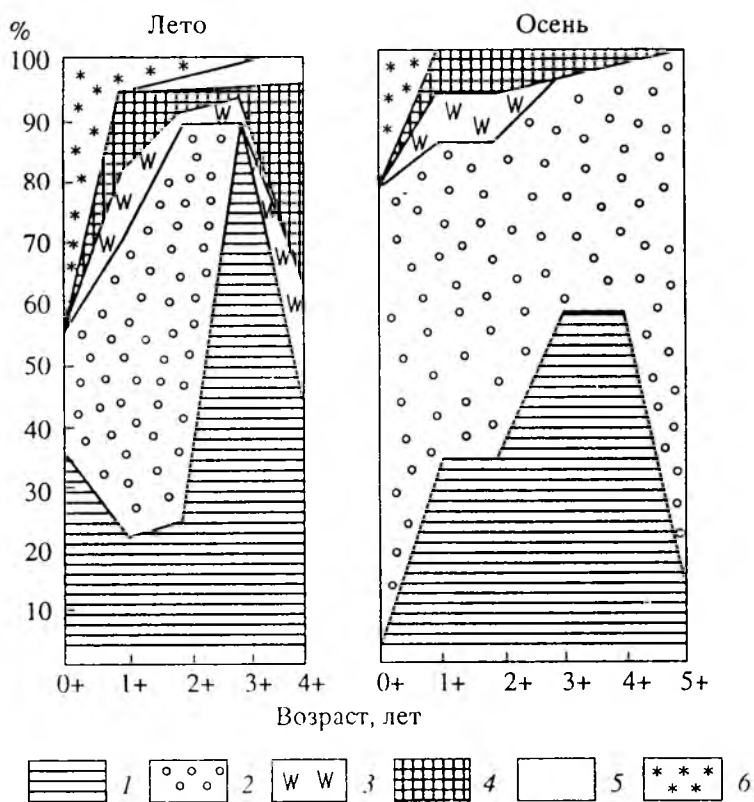


Рис. 1. Сезонная динамика питания судака разных возрастных групп в оз. Воже в 1988 - 1993 гг. (в % по массе пищевого комка). 1 - плотва; 2 - снеток; 3 - ерш; 4 - окунь; 5 - прочие рыбы; 6 - зоопланктон.

1980; Орлова, Попова, 1986). Теоретической предпосылкой служили также установленные ранее на примере других водоемов общие закономерности взаимоотношений рыб при вселении новых видов и анализ роли хищных видов рыб в экосистемах (Попова, 1977, 1979а, б, 1982; Попова, 1967; Танасийчук, 1974; Biro, 1977; Lind, 1977; Решетников, 1979, 1980).

Необходимость строгого обоснования акклиматизации судака в оз. Воже связана с большим экологическим и экономическим риском при интродукции нового вида в экосистему (Решетников, 1979, 1980), тем более, что акклиматизация судака чаще всего бывает малоэффективной на границе или за пределами его ареала (Диканский, 1974; Перминов, 1974; Танасийчук, 1974; Попова, 1979а, 1982). Особенно осторожно нужно подходить к вселению судака в водоемы на северной границе его ареала, где переход нового хищника на потребление молоди сиговых рыб создает угрозу их запасам (Попова, 1982). В этом отношении оз. Воже соответствует условиям вселения, так как в результате обмеления и усиления процессов эвтрофирования сиговые рыбы играют незначительную роль в рыбной части сообщества, а кормовая база для судака представлена многочисленными и привычными для него видами бореально-равнинного фаунистического ком-

плекса (Никольский, 1980). Поскольку вселение нового вида означает включение дополнительного звена в экосистему озера и вызывает изменения в структуре сообщества, необходимо проследить особенности экологии судака в новых условиях обитания.

ЭКОЛОГИЯ СУДАКА В НОВОМ ВОДОЕМЕ

Распределение. При вселении судака в оз. Воже в сентябре - октябре 1987 г. для места его выпуска была выбрана центральная часть акватории в районе каменисто-песчаных гряд около о-ва Спасс. За короткое время судак широко распространился по водоему, и уже в октябре того же года отдельные экземпляры попадали в орудия лова в разных частях озера. В дальнейшем, после периода активного поиска пригодных биотопов и адаптации к новым условиям обитания, судак освоил преимущественно районы с каменистыми и песчаными грунтами в центральной и северо-восточной частях водоема. По данным мальковых съемок в 1988 г., после первого нереста отмечалась наибольшая за годы наблюдений численность сеголеток судака. Второй пик повышения численности молоди вселенца зафиксирован в 1991 г. Распределение сеголеток приурочено к местам нереста. Так, в августе - сентябре они

Таблица 2. Состав пищи судака, вселенного в оз. Воже, за период 1988 - 1993 гг. (% по индексу пищевой значимости, IR)

Показатель	Год, месяц наблюдений и возраст рыб										
	1988 (n = 35)		1989 (n = 45)	1990 (n = 50)		1991 (n = 55)					
	VI	IX	VIII	VI	IX	VI		VIII		IX	
	0+	0+	1+	2+	0+	2+	3+	0+	4+	3+	
Кормовые компоненты:											
зоопланктон	100	1	-	-	1	-	-	-	-	-	
снеток	-	99	-	4	83	100	-	-	-	-	
ерш	-	-	27	-	5	-	-	-	-	-	
ряпушка	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
плотва	-	-	42	96	8	-	99	100	100	100	
окунь	-	-	31	-	3	-	1	-	-	-	
Индекс наполнения, %*	0.4 - 0.7 (0.6)	0.4 - 9 (3.9)	3 - 10 (7.6)	3 - 6 (4.8)	1 - 5 (2.8)	2 - 7 (4.2)	1 - 9 (4.3)	3 - 7 (5.0)	2 - 3 (2.6)	1 - 4 (1.8)	
Длина рыб, см	4 - 5	7 - 12	24 - 26	27 - 30	14 - 17	21 - 23	36 - 41	8 - 11	19 - 28	45 - 48	
Масса рыб, г	3 - 5	11 - 14	234 - 286	250 - 340	46 - 96	160 - 170	700 - 800	8 - 10	94 - 250	1000 - 1700	
Показатель	1992 (n = 100)						1993 (n = 30)				
	VI		VII				VIII	IX			
	3+	4+	1+	2+	3+	4+	2+	0+	1+, 2+	3+, 4+	5+
Кормовые компоненты:											
зоопланктон	-	-	5	1	-	-	-	50	-	-	-
снеток	-	-	95	97	-	-	100	50	53	78	89
ерш	11	32	-	1	1	5	-	-	8	-	-
ряпушка	2	10	-	1	1	1	-	-	-	-	-
плотва	87	9	-	-	98	20	-	-	34	16	11
окунь	-	49	-	-	-	74	-	-	5	6	-
Индекс наполнения, %*	1 - 4 (1.5)	1 - 2 (1.1)	2 - 4 (3.2)	3 - 6 (4.4)	1 - 5 (3.5)	1 - 5 (1.8)	1 - 3 (2.4)	0.1 - 0.4 (0.1)	1 - 4 (2.0)	2 - 16 (6.0)	1 - 3 (1.8)
Длина рыб, см	32 - 35	46 - 49	12 - 16	21 - 24	32 - 35	46 - 48	18 - 23	4 - 5	21 - 26	28 - 36	46 - 47
Масса рыб, г	450 - 630	1270 - 1500	32 - 35	79 - 1140	450 - 635	1270 - 1500	78 - 140	8 - 9	224 - 300	700 - 820	1400 - 1650

* Пределы и, в скобках, среднее.

встречались в уловах по 50 - 150 экз. в устьях рек Кера, Искома, а также на песчано-каменистых участках у р. Римбушка и южного побережья о-ва Спасс.

В настоящее время начинается пополнение нерестового стада за счет местных производителей судака. Так, в мае 1992 г. в районе о-ва Спасс, р. Искома и в северо-восточной части озера были отловлены судаки в возрасте 4+ лет на IV - V (самки) и V (самцы) стадии зрелости.

В период нагула в июне - июле (по данным неводных и траловых уловов) разновозрастный судак встречается в приустьевых участках рек Вожега, Укма, Искома. На этих же местах на стыке песчаных пляжей и заиленных мест наблюдается концентрация кормовых объектов для судака - молоди снетка, плотвы и окуня. Во второй половине лета и осенью судак распространяется по всему озеру и встречается в траловых уловах как в прибрежье, так и в открытых участках. В зимний период наибольшая концентрация судака

приурочена к сравнительно глубоким участкам центральной части озера. В зимние мелкоячеистые невода судак попадает вместе со снетком. При ухудшении кислородного режима в январе судак перемещается в район о-ва Спасс и в северо-восточную часть озера.

Питание. Мальки судака от естественного нереста в 1988 г. питались многочисленными в озере в начале лета веслоногими и ветвистоусыми рачками родов *Mesocyclops* и *Alona*. Кроме того, в летний период в питании присутствовали более крупные объекты: диаптомусы и циклопы рода *Macroscyclops*. В августе в пище часто встречались зарослевые формы родов *Alona* и *Polyphe-mus* (табл. 2; рис. 1).

Одним из важных моментов в онтогенезе хищных рыб является переход на питание рыбой. Переключение сеголеток судака на хищничество отмечено в конце лета, и уже в начале сентября особи судака длиной 7 - 11 см питались молодью снетка длиной 1.3 - 3.5 см. В связи с переходом на более крупную добычу накормленность молодежи резко возрастала, и средние индексы наполнения желудочно-кишечных трактов составляли около 4% массы тела, достигая у некоторых особей 9%. У сеголеток судака последующих нерестов пищевой спектр, кроме снетка, включал плотву, ерша и окуня, а интенсивность питания оставалась высокой (табл. 2). Наибольшие размеры жертв (плотва длиной 4 - 6 см), потребляемых молодью судака, отмечены у особей длиной 8 - 11 см.

На втором году жизни (август 1989 г.) основу пищи судака составляли три вида рыб: плотва, окунь и ерш. При этом максимальные размеры жертв при достижении судаком длины 24 - 26 см возрастали до 7 см. В желудках двухлеток длиной 12 - 16 см, отловленных у восточного берега озера в 1992 г., обнаружен только один вид корма - снеток. Наряду с рыбой летом в пище судака в возрасте 1+ и 2+ лет присутствовал зоо-

планктон (босмины, циклопы, диаптомусы), составляя 1 - 5% по индексу *IR* в разные годы наблюдений. Трехлетки судака питались снетком или плотвой. Наиболее крупную плотву, размером до 10 см, потребляли рыбы после достижения длины 20 см. Судак в этом возрасте потреблял чаще плотву, а дополнительными объектами питания были ерш, окунь и ряпушка. Размеры жертв у рыб длиной 45 - 48 см достигали 15 см при модальной длине 5 - 7 см. На пятом году жизни в составе пищи судака преобладал окунь, хотя значительное место в ней занимали ерш, плотва, ряпушка (табл. 2).

Различия в составе пищи судака были связаны с колебаниями численности его потенциальных жертв, их доступностью, периодом и местом откорма. Так, судак длиной более 20 см в центральной части озера чаще потреблял плотву, окуня и ерша, а в северной - в основном плотву. Более мелкие рыбы, длиной 12 - 24 см, в возрасте 1+ и 2+ лет, которые держались в приустьевых районах рек по восточному берегу, питались преимущественно снетком. В то же время в желудках крупного судака длиной 27 - 48 см в возрасте 4+ и 5+ лет в этих же районах обнаружены окунь, ряпушка и плотва.

Интенсивность питания судака была достаточно высокой в течение всего лета и несколько снижалась осенью. В целом за период наблюдений средние индексы наполнения желудков судака при хищном питании находились в пределах 1.6 - 7.6% (у отдельных особей - от 0.2 до 16.1%) (табл. 2).

Таким образом, вселенный судак освоил разные зоны озера, особенно его глубоководные участки, он активно переключался на хищное питание при обилии в озере мелких рыб и проявлял пищевую пластичность, интенсивно потребляя наиболее многочисленных представителей мелкокастиковых рыб. К доминирующим кормовым объектам судака в первую очередь относится плотва, в отдельные периоды - снеток и окунь, иногда значительная часть пищи судака приходилась на долю ерша.

Рост и паразиты. Высокая обеспеченность пищей определила достаточную интенсивность питания судака и, как следствие, высокий темп его роста во всех возрастных группах, значительно превосходящий таковой в материнских водоемах - озерах Белое и Кубенское (рис. 2). Так, уже на втором году жизни судак в оз. Воже достигал длины 26 см при массе около 300 г, на пятом - 48 см длины и массы 1.5 кг. В оз. Кубенское линейный рост рыб в этих возрастных группах гораздо медленнее, и длина их составляет 14 - 39 см, а в оз. Белое соответственно 14 - 36 см.

Специфика роста судака в этих водоемах зависит от условий откорма, кроме того, она связана с

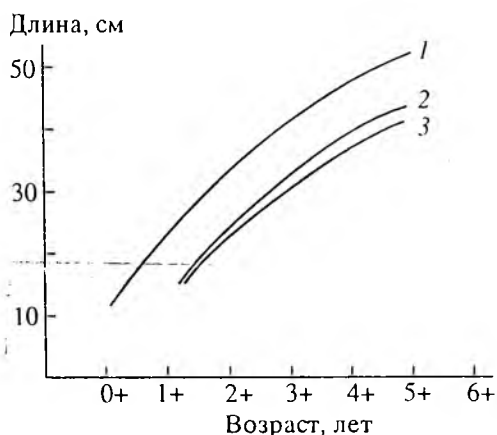


Рис. 2. Линейный рост судака в озерах Вологодской области. 1 - оз. Воже; 2 - оз. Кубенское; 3 - оз. Белое.

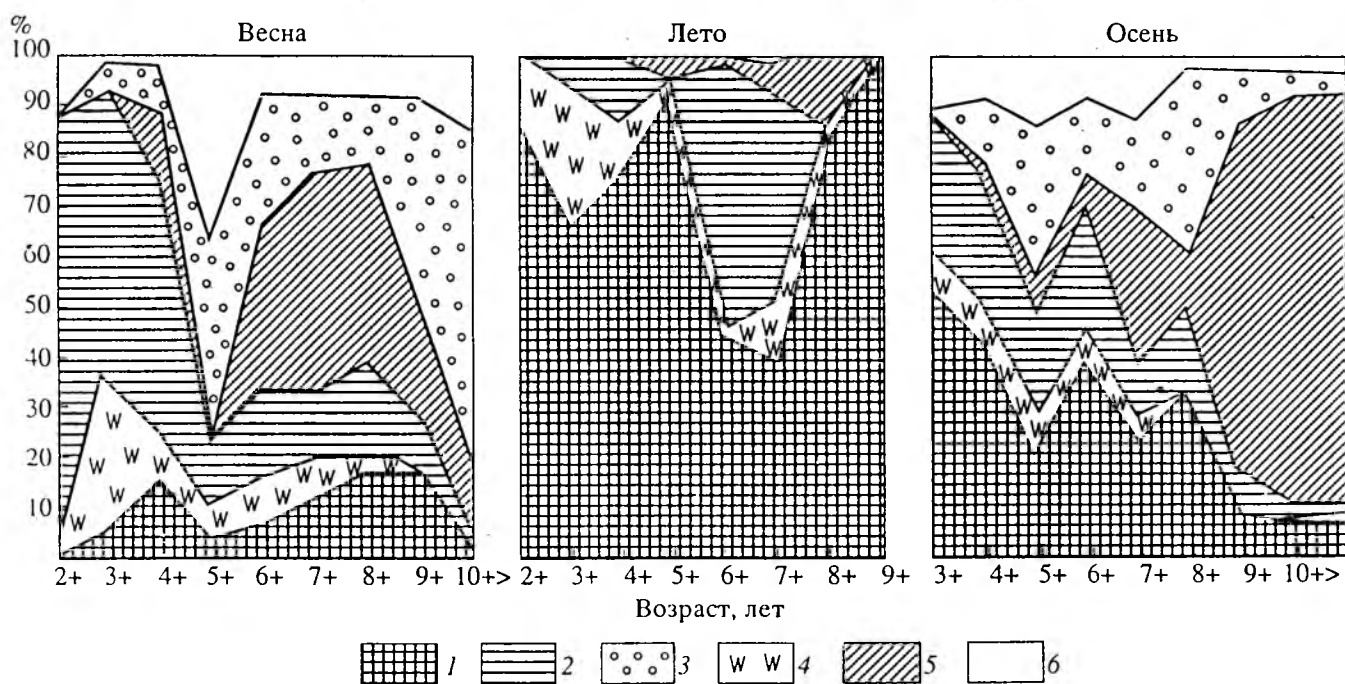


Рис. 3. Сезонная динамика питания щуки разных возрастных групп в оз. Воже в 1985 - 1993 гг. (в % по массе).
1 - окунь; 2 - плотва; 3 - снеток; 4 - ерш; 5 - лещ; 6 - прочие рыбы.

интенсивностью обмена и со степенью зараженности рыб. Для сравнения ниже приведены данные о содержании в мышцах рыб глюкозы (показатель углеводного обмена) и мочевины (показатель азотистого обмена). Материал собран в трех озерах зимой (январь - февраль) 1994 г. Данные табл. 3 показывают, что более высокому темпу роста судака в оз. Воже соответствуют и более высокие показатели обмена. Так, среднее содержание глюкозы у судака оз. Воже составляло 114 мг/%, мочевины - 13 ммоль/л, тогда как в оз. Кубенское эти величины были равны 85 мг/% и 12 ммоль/л, а в оз. Белое - 104 мг/% и 11 ммоль/л соответственно. Повышенное содержание глюкозы и мочевины отражает более высокий уровень интенсивности питания рыб. Отметим, что судак в оз. Воже характеризуется и более высокими показателями накормленности: 16% массы тела против 10% в Кубенском и 8% в Белом озере (табл. 3).

Отрицательно влияют на темп роста и общее состояние рыб также паразиты. Во всех трех озерах зараженные особи судака имели меньшее содержание глюкозы и мочевины в мышцах, чем незараженные. Среди исследованных рыб наименьшее число видов паразитов, всего два, отмечено у судака из оз. Воже: *Mixosporidia* sp. (70% общего числа паразитов) в печени и почках и *Phyllostomum* sp. (30%) в почках. Общая интенсивность заражения составляла 20 экз. на одну особь, что в два - три раза ниже, чем зараженность судака в двух других озерах. В Кубенском озере у судака зафиксировано четыре вида паразитов: *Mixosporidia* sp. (19%), *Ichthyocotylurus variegatus* (75%), *Praptidascorus afis* (5%) и *Camobanus lacustris* (1%). В Белом озере отмечено семь видов паразитов: *I. variegatus* (42%), *Mixosporidia* sp. (35%), *Bunodera* sp. (7%), *P. afis* (5%), *Phyllostomum* sp. (4%), *C. lacustris* (4%) и *Aeh* sp. (3%). Среди всех обнаруженных паразитов судака от 9 до 100%

Таблица 3. Содержание глюкозы и мочевины в мышцах судака в трех озерах в связи с интенсивностью питания и зараженностью паразитами (февраль 1994 г.)

Озеро	Длина рыб, см	Незараженные рыбы			Зараженные рыбы			
		индекс наполнения, %	глюкоза, мг/%	мочевина, ммоль/л	индекс наполнения, %	глюкоза, мг/%	мочевина, ммоль/л	средняя интенсивность заражения
Воже	26 - 36	16	114	13	1.5	97	10	15
Кубенское	16 - 23	10	85	12	4.5	81	10	61
Белое	17 - 29	8	104	11	2.5	94	10	50

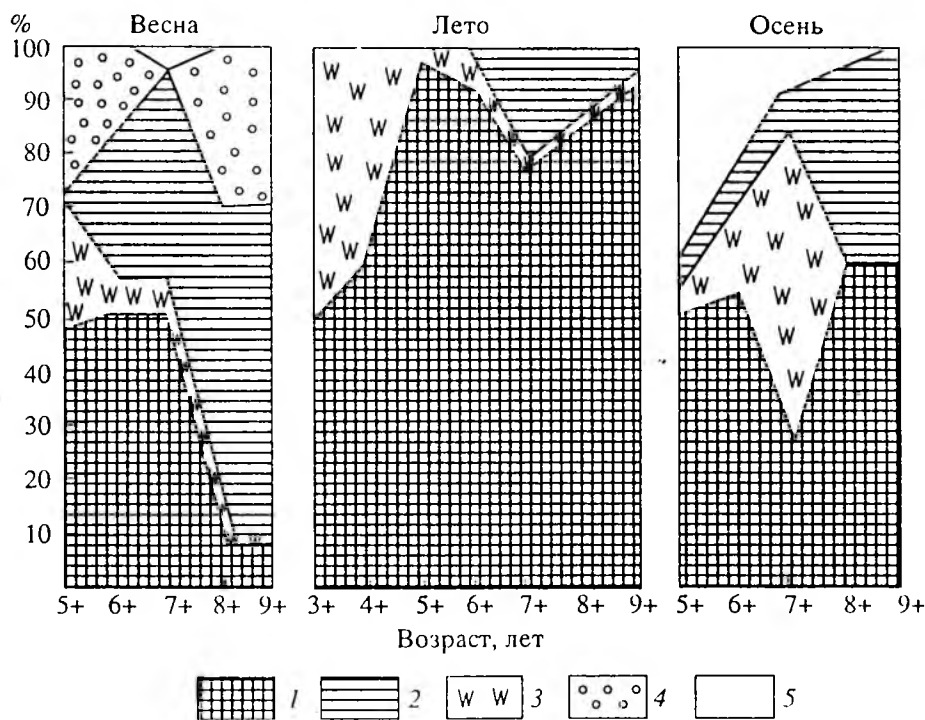


Рис. 4. Сезонная динамика питания налима разных возрастных групп в оз. Воже в 1985 - 1993 гг. (в % по массе). 1 - окунь; 2 - плотва; 3 - ерш; 4 - снеток; 5 - прочие рыбы.

общего их количества относились к видам, локализованным в органах пищеварительной и выделительной систем.

Таким образом, приведенные данные позволяют охарактеризовать состояние популяции судака в оз. Воже как вполне удовлетворительное и свидетельствуют о лучших условиях его обитания в первые годы после вселения по сравнению с материнскими водоемами.

Пищевые взаимоотношения. Особый интерес представляет анализ включения судака в систему пищевых взаимоотношений рыб. Для всех хищных рыб оз. Воже характерно потребление разнообразных объектов. Спектры питания щуки, налима и окуня по сезонам года и по возрастным группам в годы совместного обитания с судаком представлены на рис. 3, 4, 5.

В оз. Воже наиболее широкий пищевой спектр отмечен у щуки (10 видов жертв), затем следуют налим (8), окунь (6) и судак (5). В целом основу питания всех хищников составляли наиболее многочисленными и малоценными видами рыб - плотва, окунь, ерш. Все остальные рыбы имели второстепенное значение, кроме снетка, который весной в годы его высокой численности преобладал среди прочих кормовых объектов. Расширение спектров питания хищников за счет леща, ряпушки, уклей, язя и собственной молоди наблюдалось преимущественно весной, в период основных

миграций рыб в озере и интенсивного откорма хищных рыб после зимовки.

Таким образом, весной основное перекрытие пищевых спектров хищных рыб происходит за счет питания снетком и другими второстепенными объектами: СП-коэффициенты, по Шорыгину, составляли 37 - 57%, а индексы перекрытия ниш, по Хорну, - 39 - 65% (табл. 4). Однако снеток в озере не используется промыслом, и его значительные концентрации обеспечивают высокую интенсивность питания хищников, особенно при откорме на нерестовых скоплениях. Кроме того, ослаблению напряженности пищевых отношений в этот период способствуют различия в избирательности по отношению к основным видам кормовых организмов. Так, доминирующими компонентами пищи щуки являлись лещ и плотва, налима - окунь, окуня - ерш.

Летом значительное расхождение спектров питания судака с другими хищниками обеспечивается преимущественным потреблением им плотвы и снетка. У щуки и налима в пищу в это время преобладают окунь и ерш (рис. 3, 4). Взрослый окунь, сам служащий кормовым объектом, питался в основном ершом и отчасти молодью леща (рис. 5). СП-коэффициенты судака и остальных видов составляли в среднем 24 - 36%, а индексы перекрытия ниш - 22 - 39% (табл. 5). Наибольшее совпадение спектров наблюдалось у щуки с налимом (соответственно 73 и 91%) за

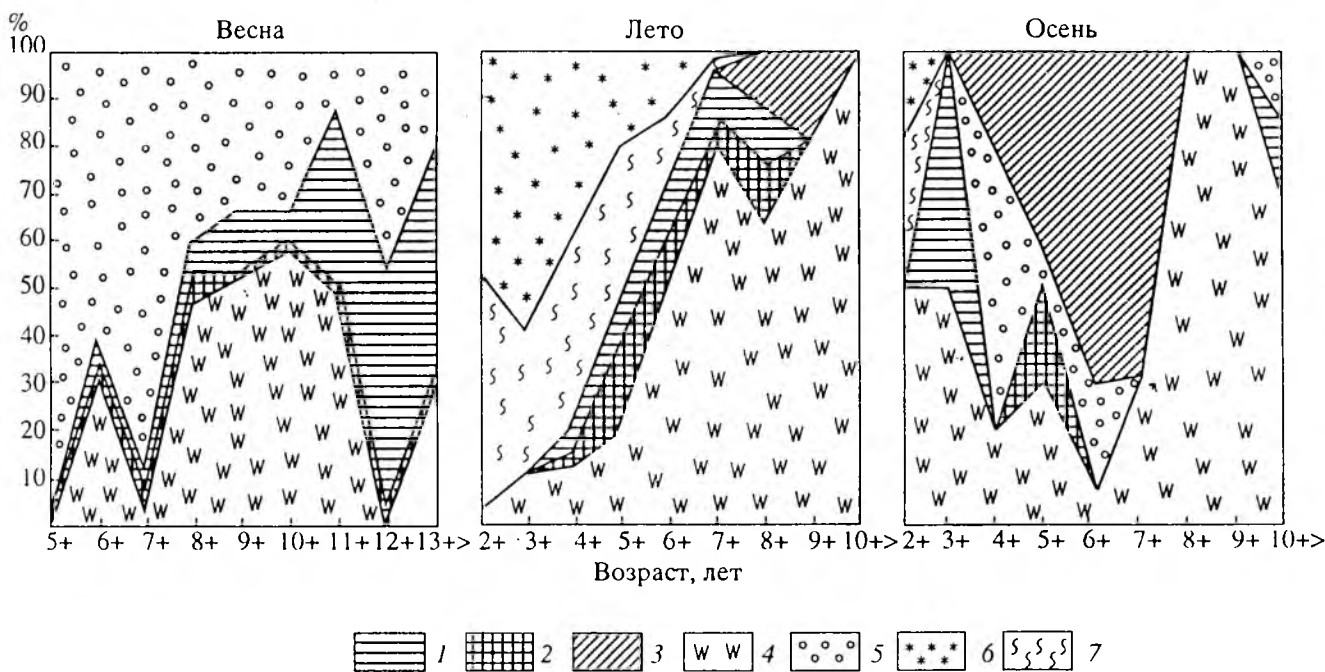


Рис. 5. Сезонная динамика питания окуня разных возрастных групп в оз. Воже в 1988 - 1993 гг. (в % по массе). 1 - плотва; 2 - окунь; 3 - лещ; 4 - ерш; 5 - снеток; 6 - зоопланктон; 7 - зообентос.

счет питания окунем, но, учитывая малочисленность налима и обилие окуня в озере, можно считать пищевые отношения между этими видами ненапряженными (табл. 4).

Осенью, когда в питании щуки доминируют лещ и окунь, у налима – окунь, ерш и плотва, а у окуня – ерш, главными объектами питания судака служат снеток и плотва. СП-коэффициенты судака и других хищных рыб составляли 22 - 35%, а значения сλ-индексов варьировали от 28 до 41% (табл. 5). Увеличение перекрытия спектров питания рыб частично обусловлено потреблением дополнительных видов-жертв (ряпушки, уклей, язя). Наиболее сходен характер питания щуки с налимом (СП = 60, сλ = 71) за счет потребления окуня и налима с окунем (СП = 52, сλ = 82) за счет ерша (табл. 4). Следует подчеркнуть, что значи-

тельное сходство в выборе основных объектов питания, таких как плотва, окунь и ерш, означает не столько напряженную конкуренцию между ихтиофагами, сколько отражает высокую численность этих мелкочастиковых рыб в водоеме.

В целом, несмотря на общность кормовых объектов, при обилии в озере трех видов жертв (плотва, окунь, ерш) пищевая пластичность и морфоэкологические особенности хищных видов рыб обуславливают специфичность спектра питания каждого из них как в видовом, так и в размерном аспектах. Система пищевых отношений хищных рыб в оз. Воже представлена на рис. 6.

Для питания каждого из рассматриваемых хищников характерна определенная доля каждого вида жертвы, что отвечает особенностям его морфологии и потребностям, а также

Таблица 4. Сходство в питании (СП) хищных видов рыб оз. Воже в разные сезоны (в среднем за 1985 - 1993 гг.), %

Виды рыб	Весна			Лето			Осень		
	СП	сλ	основные общие объекты	СП	сλ	основные общие объекты	СП	сλ	основные общие объекты
Щука – налим	57	46	снеток	73	91	окунь	60	71	окунь
Щука – окунь	53	65	снеток плотва	27	16	ерш	44	40	снеток плотва
Окунь – налим	37	39	снеток плотва	48	60	ерш	52	82	ерш

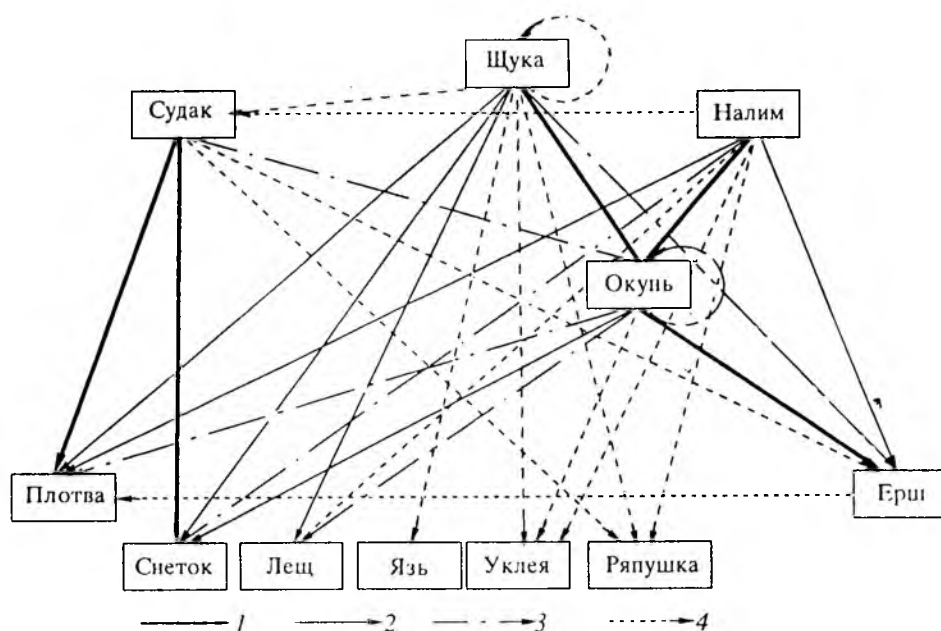


Рис. 6. Пищевые отношения рыб в оз. Воже. Стрелками помечены разные доли видов-жертв в пищевом комке. 1 – более 30%; 2 – от 15 до 30%; 3 – от 5 до 15%; 4 – от 1 до 5%.

сложившейся системе пищевых взаимоотношений. Это связано с особенностями строения ротового аппарата, длиной и объемом желудка, а также со скоростью переваривания пищи и энергетическими затратами на добычу кормовых объектов разных размеров (Фортунатова, 1961; Ророва, 1967; Фортунатова, Попова, 1973).

Суммарные данные за годы наших наблюдений показывают, что окунь, как самый мелкий из ихтиофагов, потребляет и наименьшие по размерам объекты. Модальный размер его жертв при питании ершом составлял 2 - 4 см, а максимальные размеры кормовых объектов (9 - 12 см) были отмечены для более доступных видов-жертв с прогонистым телом (плотва, уклея).

Судак способен потреблять более крупные объекты, чем окунь. При его питании плотвой значительную долю составляли особи длиной 8 - 10 см (максимальный размер жертвы – 15 см).

Судаку, как хищнику, догоняющему свою добычу и заглатывающему ее с хвоста, а также из-за его узкой глотки мало доступны крупные особи ерша и окуня с колючими плавниками, увеличивающими высоту их тела. Поэтому модальный размер жертв этих видов составляет 3 - 6 см, что ненамного больше, чем у окуня, который является скорее хищником-засадчиком и заглатывает рыбу с головы, когда шипы и колючки сложены (Фортунатова, Попова, 1973). В целом судак питался меньшими по размерам объектами, чем налим и щука; большинство видов его жертв имело прогонистое тело.

Морфологические особенности налима (широкая пасть, объемистый желудок) и способы охоты как придонного хищника позволяли ему потреблять ерша и окуня несколько более крупных размеров, чаще длиной 3 - 9 см (при той же, что у судака, максимальной длине жертв – 15 см).

Таблица 5. Сходство в питании вселенного судака и аборигенных хищных рыб в оз. Воже (в среднем за 1985 - 1993 гг.)

Виды рыб	Лето				Осень			
	СП	СП с учетом размеров объектов	сл	основные общие объекты	СП	СП с учетом размеров объектов	сл	основные общие объекты
Щука – судак	36	11	39	плотва окунь	35	2	41	плотва снеток
Налим – судак	24	10	33	плотва	22	9	39	плотва
Окунь – судак	24	13	22	окунь	23	7	28	плотва

Щука является хищником-засадчиком, особенности строения ее ротового аппарата и желудочно-кишечного тракта позволяют заглатывать крупную добычу. Соответственно в оз. Воже щука потребляет более крупных рыб, чем судак и налим, а диапазон размеров ее жертв сравнительно велик. Значительное место в питании щуки занимали рыбы длиной 8 - 10 см, крупная щука способна заглатывать высокотелых, недоступных для других хищников лещей длиной 16 - 20 см, преобладавших в ее пище весной и осенью.

Помимо установленных различий в размерах потребляемых жертв, имеет место изменение размерного состава пищевых объектов по сезонам года. Наиболее четкая зависимость размеров жертв от размера хищника наблюдается весной. В это время в озере имеется широкий выбор кормовых объектов, что связано с преднерестовыми передвижениями и нерестовыми концентрациями рыб. Летом при питании всех хищников преимущественно многочисленной в это время молодью плотвы, окуня и ерша длиной 2 - 6 см размерная избирательность проявляется слабо.

Размерная избирательность в питании способствует снижению межвидовой пищевой конкуренции хищных рыб, о чем свидетельствуют и невысокие значения индексов пищевого сходства (табл. 5). К факторам, ослабляющим конкурентные отношения ихтиофагов в озере, относится и расхождение в сроках их интенсивного откорма. У щуки повышение накормленности приходилось на май и сентябрь, у налима – на раннюю весну и октябрь, у окуня – на начало мая и конец августа - начало сентября. У вселенного судака высокая интенсивность питания сохранялась в течение всего лета, увеличиваясь в августе и снижаясь в сентябре. Снижение интенсивности питания аборигенных видов хищных рыб в летний период связано с повышением температуры воды в результате прогрева мелководного озера, тогда как на откорме вселенного судака данный фактор не отразился. Это объясняется тем, что хищные рыбы оз. Воже принадлежат к разным фаунистическим комплексам: налим – представитель холодолюбивого арктического пресноводного, щука и окунь – бореального, а судак относится к более теплолюбивому понто-каспийскому комплексу. Разное происхождение хищников накладывает отпечаток не только на динамику их откорма, но и на занятие различных биотопов и способы добывания пищи.

Известно, что налим придерживается преимущественно придонных слоев воды, судак – пелагиали, окунь – участков от побережья до открытого плеса, но на меньших глубинах, чем судак, а щука – призарослевой зоны и частично верхних слоев открытой воды (Попова, 1960; Фортунова, Попова, 1973). Данные по распределению

рыб в оз. Воже показали сходную картину и активное освоение вселенцем-судаком относительно свободного от аборигенных хищников центрального плеса озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате процессов эвтрофирования в оз. Воже наблюдаются изменения в структуре рыбной части сообщества, приводящие к доминированию карповых и окуневых рыб, преобладанию мелких особей в популяциях разных видов и, как результат, к увеличению численности мелко-частиковых рыб и тугорослого леща. Это, в свою очередь, улучшает условия откорма хищных рыб и является благоприятным обстоятельством для натурализации в озере дополнительного хищника. Подтверждением последнему служит успешное вселение в оз. Воже судака. Процесс включения судака в сложившуюся систему пищевых отношений произошел без напряженной межвидовой конкуренции. Следует подчеркнуть, что все рассмотренные факторы снижения напряженности пищевых отношений действовали на фоне невысокой численности аборигенных видов хищников и при обилии мелкочастиковых рыб – их кормовых объектов. Все это определило сравнительно свободное вхождение судака в сложившуюся экосистему и занятие им свободной экологической ниши. Несомненно, влияние вселенца сильнее всего скажется на популяциях таких видов как снеток, плотва, окунь и ерш, которые являются конкурентами в питании ценного промыслового вида – леща. Особенно активно судак потребляет плотву, окуня и ерша летом, в период интенсивного откорма леща. Это усиливает стабилизирующую роль хищников в экосистеме, важно это и с рыбохозяйственной точки зрения, так как замедляет процесс формирования тугорослого стада леща и превращения озера в окунево-плотвичный водоем.

В целом вселенный в оз. Воже судак характеризуется высоким темпом роста и хорошим физиологическим состоянием. Благодаря высокой пищевой обеспеченности и успешному воспроизводству происходит формирование стабильной популяции судака в новых условиях обитания. Уже через пять лет после вселения судака начали отмечать в промысловой статистике оз. Воже как ценный промысловый вид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 3. С. 929 - 1381.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В. 1990. Популяция сига озера Воже (питание и морфоэкологические особенности) // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Л. С. 3 - 5.

- Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Решетников Ю.С.* 1994. Новые виды сигающих в Вологодской области // Биология и биотехника разведения сигающих рыб. Материалы V Всерос. совещ. СПб. С. 24 - 28.
- Бурмакин Е.В.* 1963. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. ГосНИОРХ. Т. 53. С. 1 - 317.
- Гладкий Г.В.* 1973. Питание, пищевые взаимоотношения и влияние на экологическую систему водоема судака, акклиматизированного в оз. Мястро // Лимнология Северо-Запада СССР. Т. 1. М. С. 195 - 198.
- Данилевский Н.Я.* 1875. Исследование о состоянии рыболовства в России // Описание рыболовства в северо-западных озерах. СПб. С. 28 - 49.
- Диканский В.Я.* 1974. Роль питания в процессе акклиматизации судака в оз. Балхаш // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Вып. 8. Алма-Ата: Кайнар. С. 108 - 110.
- Жаков Л.А.* 1973. Икhtiоценоз озера Воже и его использование // Гидробиология озер Воже и Лача. Л.: Наука. С. 179 - 195. - 1975. Икhtiоценоз озера Воже и его рыбохозяйственное использование // Озера Лача и Воже. Л.: Наука. С. 29 - 31.
- Зуянова О.В.* 1989. Результаты пробной интродукции судака в оз. Воже // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 293. С. 80 - 83. - 1994. Изменения в структуре рыбной части сообщества озера Воже. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ. 18 с.
- Зуянова О.В., Болотова Н.Л.* 1994. Популяция сетка озера Воже // Биология и биотехника разведения сигающих рыб. Мат. V Всерос. совещания. СПб. С. 64 - 67.
- Иванова М.Н.* 1962. Питание и биомелиоративная роль хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Вопр. экологии. Т. 5. С. 20 - 30. - 1965. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. икhtiологии. Т. 5. Вып. 1. С. 127 - 134. - 1966. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 24 с.
- Кудерский Л.А.* 1961. О внутривидовых пищевых взаимоотношениях у судака // Вопр. икhtiологии. Т. 1. Вып. 3. С. 533 - 541. - 1964. Условия существования и перспективы расселения судака водоемов Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во. С. 154 - 209. - 1982. Результаты акклиматизации судака в Кубенском озере // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. № 182. С. 70 - 83.
- Кучин И.В.* 1902. Исследования рыболовства на озере Белом, озере Чарондском или Воже и других озерах Белозерского и Кирилловского уездов Новгородской губернии // Вестн. рыб. пром-сти. № 2. С. 385 - 457, № 6. С. 325 - 375. - 1930. Имущественная дифференциация рыбацких хозяйств Чарондского рыболовного района // Череповец. 30 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Михайлович И.В.* 1922. Наша рыбная промышленность // Вологда. Северянин, № 13 (август). С. 1.
- Никольский Г.В.* 1943. К истории икhtiофауны бассейна Белого моря // Зоол. журн. Т. 22. Вып. 1. С. 27 - 32. - 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть. 182 с.
- Орлова Э.Л., Попова О.А.* 1986. Особенности откорма хищных рыб в зависимости от концентрации кормовых организмов // Вопр. икhtiологии. Т. 26. Вып. 5. С. 757 - 764.
- Перминов Л.Г.* 1974. К биологии судака, акклиматизированного в озере Мисяш // Изв. ГосНИОРХ. Т. 92. С. 23 - 31.
- Попова О.А.* 1961. О воздействии щуки и окуня на популяции некоторых рыб в дельте Волги // Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М.: Изд-во АН СССР. С. 283 - 289. - 1965. Экология щуки и окуня дельты Волги // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука. С. 91 - 170. - 1977. Роль хищных рыб в экосистемах при акклиматизации // Симпозиум по реакции водных экосистем на вселение новых видов. М.: ВНИРО. С. 92 - 94. - 1979а. Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С. 13 - 47. - 1979б. Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Там же. С. 93 - 112. - 1982. Реакция хищных рыб на изменение условий обитания под влиянием деятельности человека // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 106 - 145.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат. 376 с.
- Решетников Ю.С.* 1979. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С. 5 - 12. - 1980. Экология и систематика сигающих рыб. М.: Наука. 301 с. - 1994. Биологическое разнообразие и изменение экосистем // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука. С. 77 - 85.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др.* 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого озера. М.: Наука. 248 с.
- Решетников Ю.С., Сабина Атенцио Л. и др.* 1993. Питание рыб в бассейне р. Укаяли // Экология и культивирование амазонских рыб. М.: Наука. С. 66 - 143.
- Сметанин М.М., Стрельников А.С., Терещенко В.Г.* 1983. О применении теории информации для анализа динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах // Вопр. икhtiологии. Т. 23. Вып. 4. С. 531 - 537.
- Танасийчук В.С.* 1974. Об адаптационных возможностях судака // Вопр. икhtiологии. Т. 14. Вып. 5. С. 806 - 813.
- Титенков И.С.* 1955. Рыбохозяйственное значение Кубенского озера // Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда. С. 11 - 140.
- Федорова Г.В., Дрожжина К.С.* 1980. Питание судака Ладожского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 158. С. 54 - 62.
- Фортунатова К.Р.* 1961. Методика изучения питания хищных рыб // Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: Изд-во АН СССР. С. 137 - 187.

- Фортунатова К.Р., Попова О.А.* 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука. 297 с.
- Шорыгин А.А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 286 с.
- Biro P.* 1977. Effects of exploitation, introductions, and eutrophication of percids in Lake Balaton // J. Fish. Res. Board Canada. V. 34. № 10. P. 1678 - 1683.
- Bonar A.* 1977. Relations between exploitation, yield and community structure in Polish pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) lakes, 1966 - 1971 // J. Fish. Res. Board Canada. V. 34. № 10. P. 1576 - 1586.
- Horn H.S.* 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies // Amer. Natur. V. 100. P. 419 - 424.
- Lauzanne L.* 1975. Regime alimentaires d'*Hydrocyon forskalii* (Pisces: Characidae) dans de Lac Tchad et ses tributaries // Cah. ORSTOM, Ser. Hydrobiol. V. 9. № 1. P. 105 - 121.
- Lind E.A.* 1977. A review of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), and ruff (*Gymnocephalus cernua*) in Finland // J. Fish. Res. Board Canada. V. 34. № 10. P. 1684 - 1695.
- Marshall T.R.* 1977. Morphological, physiological and ethological differences between walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and pikeperch (*S. lucioperca*) // J. Fish. Res. Board Canada. V. 34. № 10. P. 1515 - 1523.
- Nagiec M.* 1977. Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland // J. Fish. Res. Board Canada. V. 34. № 10. P. 1581 - 1585.
- Popova O.A.* 1967. The "predator-prey" relationship among fish // The biological basis of freshwater fish production. Oxford, Edinburg. P. 359 - 376.
- Popova O.A., Sytina L.A.* 1977. Food and feeding relations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in various waters of USSR // J. Fish. Res. Board Canada. V. 34. № 10. P. 1559 - 1570.