

EDN: MUXSVS

УДК 597.58

Biology, Stock Structure, and Fisheries of Pikeperch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Kama Reservoir (Perm Krai, Russia)

**Semyon N. Kazarinov^{*a},
Lidiya V. Komarova^{a, b}, Stanislav V. Ponosov^a,
Igor N. Merzlyakov^a, Pavel B. Mikheev^{b, c}**
*^aPerm Branch of the FSBSI “VNIRO”
Perm, Russian Federation
^bPerm State University
Perm, Russian Federation
^cKhabarovsk Branch of the FSBSI “VNIRO”
Khabarovsk, Russian Federation*

Received 19.04.2022, received in revised form 07.05.2023, accepted 15.07.2023

Abstract. The aim of the present study is to analyze biology and fisheries of pikeperch in three areas of the Kama reservoir, which is one of the largest in Russia. The age structure, length, and mass in age groups, mass–length relationship, as well as specifics of harvesting of pikeperch stock were analyzed. The materials used for the study were collected during the seven-year, 2015–2021, gillnet monitoring. For pikeperch inhabiting the Kama reservoir, the study revealed interannual dynamics of the age structure and recruitment abundance. This may indicate the interannual variability of spawning conditions and fluctuations of factors affecting the mortality of pikeperch juveniles in the reservoir. Also, differences in growth and relative condition factor of fish from different parts of the reservoir were found, suggesting the existence of spatially separated groups of pikeperch adhering to certain feeding areas within the reservoir. Comparison of the linear growth curves of pikeperch of the Kama reservoir with those for the reservoirs of the Volga-Kama cascade suggested that in the Kama reservoir the conditions for feeding of juveniles are more favorable, but the conditions for adult fish feeding are less favorable. In addition, the results indicate interannual differences in the length of fish in age classes and the character of length-weight relationships, which may also indicate the interannual dynamics of feeding conditions. We suggested the method for calculating the possible value of pikeperch harvest by unregulated and

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: kazarinov@permniro.ru
ORCID: 0000-0003-1732-7459 (Kazarinov S.); 0000-0001-8703-8594 (Komarova L.); 0000-0001-8703-8594 (Ponosov S.); 0000-0002-6372-2444 (Merzlyakov I.); 0000-0002-0934-6935 (Mikheev P.)

unreported fisheries. The approach used in the study shows that the volume of possible unaccounted catches exceeds the official data by a factor of 3 to 5. The information obtained in the current study suggests the existence of separate stocks of pikeperch within the Kama reservoir and the variability of factors determining the recruitment and feeding conditions of the species. The results are important for understanding the population structure of pikeperch within large water bodies and for managing pikeperch fisheries.

Keywords: pikeperch, growth, size and age structure, von Bertalanffy growth curve, length-weight relationships, relative condition factor, factors affecting fisheries, unreported catch, bycatch, gillnet selectivity, recruitment, population structure.

Citation: Kazarinov S. N., Komarova L. V., Ponosov S. V., Merzlyakov I. N., Mikheev P. B. Biology, stock structure, and fisheries of pikeperch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Kama reservoir (Perm Krai, Russia). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 363–385. EDN: MUXSVS



Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край)

**С. Н. Казаринов^а, Л. В. Комарова^{а, б},
С. В. Поносов^а, И. Н. Мерзляков^а, П. Б. Михеев^{б, в}**
*^аПермский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПермНИРО»)
Российская Федерация, Пермь
^бПермский государственный национальный
исследовательский университет
Российская Федерация, Пермь
^вХабаровский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ХабаровскНИРО»)
Российская Федерация, Хабаровск*

Аннотация. Приведены результаты исследований возрастного состава, длины и массы в возрастных классах, зависимости массы от длины, а также особенностей эксплуатации запасов судака в трех районах Камского водохранилища – одного из крупнейших в России. Материалом послужили результаты семилетних наблюдений 2015–2021 гг. Выявлена межгодовая динамика возрастного состава, а также динамика численности пополнения промыслового стада судака, что может указывать на нестабильность условий воспроизводства и флуктуации факторов, влияющих на смертность молоди вида. Выявлены различия в линейном росте, характере зависимости массы от длины и коэффициенте относительной упитанности рыб из разных районов водохранилища, свидетельствующие о сосуществовании пространственно-разобщенных группировок судака, придерживающихся определенных мест нагула в пределах водохранилища. Полученные результаты межгодовых различий длины рыб в возрастных классах могут указывать на межгодовую

динамику условий нагула. Сравнение кривых линейного роста судака Камского водохранилища с таковыми для водохранилищ Волжско-Камского каскада показало, что в Камском водохранилище наблюдаются более благоприятные условия нагула молоди судака, но менее благоприятные условия для нагула взрослых рыб. Полученная информация свидетельствует о пространственной неоднородности судака, обитающего в пределах такого крупного водохранилища, как Камское, а также о непостоянстве факторов, определяющих пополнение и условия нагула вида. Нами предложена методика расчета возможного неучтенного изъятия рыбы на промысле, на основании которой установлено, что объемы возможного неучтенного вылова превосходят официальные данные в 3–5 раз. Полученные сведения важны для понимания популяционной структуры судака в пределах крупных водных объектов, а также разработки мер по регулированию промысла вида.

Ключевые слова: судак, рост, размерно-возрастная структура уловов, уравнение Бергаланфи, зависимость длина-масса, относительная упитанность, промысел и факторы, на него влияющие, неучтенный вылов, прилов, селективность орудий лова, пополнение, структура запасов.

Цитирование: Казаринов С. Н. Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край) / С. Н. Казаринов, Л. В. Комарова, С. В. Поносов, И. Н. Мерзляков, П. Б. Михеев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 363–385. EDN: MUXSVS

Введение

Судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) является одним из важнейших объектов промышленного и любительского рыболовства, а также перспективным видом рыб для использования в аквакультуре ввиду высоких темпов роста. Судак широко распространен в водоемах Европы, являясь основным хищником открытых озерных систем (van Densen, Grimm, 1988; Wysujack et al., 2002). Также судак населяет солоноватые воды, образуя полупроходные формы в Балтийском, Каспийском, Черном и Азовском морях (Lehtonen et al., 1996; Денисенко, 2017; Рабазанов и др., 2017). Типичные места обитания судака – это мезо- и эвтрофные водоемы с невысокой прозрачностью воды и отсутствием термической стратификации (Nagies, 1977). Благодаря особой структуре сетчатки, судак хорошо адаптирован к низкой освещенности, характерной для таких водоемов (Ali et al., 1977). Как правило, объектами питания судака являются массовые пелагические виды рыб, на которые он предпочитает охотиться

в сумерки (Collette et al., 1977; Костицын, 2005). В ряде случаев особенности экологии судака способствовали его успешной акклиматизации и саморасселению. По данным FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), наибольшие объемы вылова судака приходится на Россию и Казахстан. Так, в 1999 году суммарный вылов вида в пределах его ареала составил 17 892 тонн, из которых доля вылова в РФ и Казахстане составила 3 644 и 3 250 тонн соответственно. В целом объемы вылова судака имеют тенденцию к сокращению с 48,8 тыс. тонн в 1950 до 23,1 тыс. тонн в 2019 г. (<https://www.fao.org/home/en>). Отметим, что управление эксплуатацией запасов судака является сложной задачей ввиду значительной межгодовой вариабельности пополнения, что в целом характерно для вида (Buijse, Houthuijzen, 1992; Lappalainen, 2001).

В Камском водохранилище (Пермский край) судак является одним из наиболее массовых хищников, а также важным объектом промышленного и любительского рыболов-

ства. До зарегулирования стока р. Камы роль судака в промысле была незначительна – в период 1946–1952 гг. уловы составляли от 0,13 до 0,99 т или от 0,14 до 1,20 % всего вылова рыбы. Создание Камского водохранилища в 1954 г., по всей видимости, благоприятно отразилось на условиях нереста и нагула молоди судака, что отмечалось при заполнении ложа многих водохранилищ (Попов, 2010). В последующие 1955–1957 гг. в Камском водохранилище отмечалась высокая численность пополнения вида, что привело к росту его уловов: в период 1961–1962 гг. на контрольных участках водохранилища численность судака составляла от 23,6 % (1961 г.) до 26,5 % (1962 г.) от массы рыб в улове. Далее, до 1969 г. объемы вылова вида составили в среднем 36,5 т (17,5–49,6 т), или 6,6 % (3,5–10,9 %) от биомассы улова (Пушкин, 1965; Бривкальн, 1975; Зиновьев, Соловьева, 1975). После первоначальной вспышки численности и биомассы наблюдались спады промысловых уловов судака. Первый спад уловов судака относится к периоду 1970–1981 гг., когда его вылов составлял от 0,6 до 13,5 т, а доля вида в общем вылове варьировала от 0,4 до 3,8 %. Снижение промысловых уловов судака в этот период было характерно и для других водохранилищ Волго-Камского каскада (Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015), что, по-видимому, может быть связано не столько с воздействием промысла, сколько с общей депрессией численности промысловых видов рыб. Следующий спад промысловых уловов судака наблюдался в период 1997–2009 гг. и был связан с социально-экономическими причинами, прежде всего с разрушением устоявшейся структуры промысла, наблюдающейся и на других водоемах. Промысловые уловы судака в этот период на Камском водохранилище составляли от 5,8 до 20,9 т, а доля в общем вылове варьировала от 5,5 до 13,9 %.

В период 2010–2020 гг. уловы судака стабилизировались, среднегодовой вылов находился на уровне 33,5 т, средняя доля в общем вылове составляла 10,5 %.

Промысел судака происходит преимущественно в Камском плёсе Камского водохранилища (рис. 1), площадь которого составляет 83 % (1479 км²) от площади всего водоема (Михалев, Мацкевич, 2010). Именно с Камского плеса поступают основные данные промысловой статистики. Кроме того, судак является одним из ключевых элементов ихтиофауны краевого Сылвенско-Чусовского плёса, где осваивается официальным промыслом в незначительных объемах, при этом зачастую составляя основу любительских уловов. Отметим, что существенным фактором, влияющим на формирование запасов рыб Камского водохранилища, является значительная сработка его объема воды в подледный период, приводящая к осушению значительных площадей мелководий (Михалев, Мацкевич, 2010). Глубокая сработка уровня приводит к значительным вынужденным перемещениям рыб из мелководных биотопов в глубоководные станции, в которых происходит основной вылов рыбы в зимний период.

Литературные сведения по биологии вида в Камском водохранилище представлены работами, большая часть которых приходится на первые десятилетия существования водохранилища (Усольцев, 1969; Зиновьев, Соловьева, 1975; Пушкин, Зиновьев, 1975; Пушкин, 1980, 1985; Родионова, 1986; Коняев, Костицын, 2001; Мельникова и др., 2007). Современные сведения о размерно-возрастном составе и пространственной структуре запасов судака в пределах Камского водохранилища отсутствуют.

Вместе с тем основой рационального управления промысла является объективная оценка пространственной структуры экс-

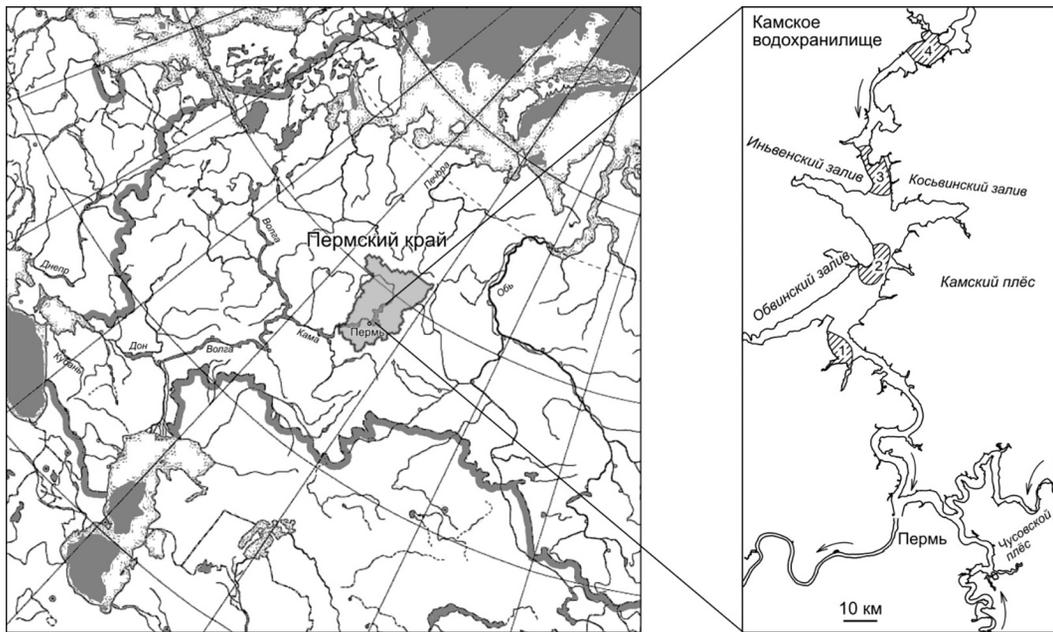


Рис. 1. Места сбора ихтиологического материала на Камском водохранилище в 2015–2021 гг.: 1 – нижний район; 2,3 – центральный район; 4 – верхний район

Fig. 1. Map of sampling sites at the Kama reservoir in 2015–2021: 1 – lower area; 2,3 – central area; 4 – upper area

платируемого запаса, анализ селективности орудий лова, в том числе особенностей прилова молоди. Немаловажны данные по изменчивости роста как важнейшего фактора, влияющего на формирование продукции. Ретроспективные исследования темпов линейного роста судака охватывали периоды 1963–1968 гг. (Зиновьев, Соловьева, 1975) и 1976–1980 гг. (Пушкин, 1985), при этом сведения, представленные в работах, отражали данные по росту судака в целом по Камскому водохранилищу. В то же время значительная протяженность водоема и особенности его морфометрии (Михалев, Мацкевич, 2010) позволяют предположить существование пространственно-разграниченных локальных группировок судака, различия условий нагула которых должны отражаться на линейном росте рыб.

Цель работы – определить современное состояние размерно-возрастной структуры

промысловых уловов судака, проанализировать различия в линейном росте рыб в разных районах водохранилища и в разные годы, определить наличие полового диморфизма в линейном росте, а также провести сравнение параметров линейного роста судака Камского водохранилища с другими популяциями и ретроспективными данными. Также нами проводился анализ зависимости длина-масса и относительной упитанности рыб в разных районах водохранилища, что в совокупности с результатами изучения роста необходимо для исследований условий нагула судака в пределах такого крупного водохранилища, как Камское. Важным элементом работы стала оценка объемов прилова молоди различными орудиями лова и их соответствие допустимым нормам вылова, а также определение влияния такого фактора, как уровень режим на уловы судака. Также нами проводилась оценка объемов возможного не-

учтенного вылова судака в Камском водохранилище. Полученная информация важна для понимания популяционной структуры судака в пределах крупных водных объектов и выявления динамики биологических показателей, что является ключевым элементом для разработки мер по регулированию промысла в соответствии с предосторожным подходом к рациональной эксплуатации объектов промысла (Бабаян, 2000).

Материал и методы

Ихтиологический материал для анализа возрастной структуры судака и оценки селективности орудий лова был собран в нижнем, центральном и верхнем районах Камского плёса Камского водохранилища (рис. 1) в период 2015–2021 гг. на рыболовных участках, на которых ведется промысел судака. Основной объем материала был собран в период ледостава. Для анализа линейного роста, а также сравнения линейного роста рыб между тремя районами Камского плёса и выявления межгодовых различий в линейном росте использовали материал, собранный в преднерестовый и нерестовый периоды в мае 2019 и 2021 гг.

Оценку коэффициентов зависимости длина-масса и относительной упитанности осуществляли на материале, собранном в центральном и верхнем районах Камского плеса в декабре 2020 г. (локации 3 и 4, рис. 1), а также в нижнем и центральном районах в марте 2021 г. (локации 1 и 2, рис. 1).

Отлов рыбы осуществлялся ставными сетями сечением ячеи 30, 35, 40, 45, 50, 60 и 70 мм. Измерения рыб проводили в полевых условиях сразу после поимки рыб. Биологический анализ рыб осуществляли по общепринятым методикам (Чугунова, 1959). Возраст рыб определяли по чешуе. Длину тела измеряли до конца чешуйного покрова (SL)

с точностью до 1 мм. Массу рыб определяли на электронных весах с точностью до 1 г. Количество особей, у которых был определен возраст, а также результаты измерения длины и массы тела представлены в табл. 1–5.

Линейный рост рыб описывали с помощью уравнения Берталанфи:

$$L_t = L_{\infty} \times (1 - \exp^{-K(t-t_0)}),$$

где L_t – длина рыб в возрасте t ; L_{∞} – предельная (асимптотическая) длина тела; K – коэффициент роста; t_0 – теоретический возраст, в котором длина тела рыбы равна нулю (Мина, Клевезаль, 1976).

Соотношение длины и массы описывали степенной функцией:

$$W = a \times L^b,$$

где W – масса рыбы; L – длина рыбы; a и b – параметры уравнения; оценку параметров a и b нелинейной регрессии длина-масса осуществляли с использованием функции `nlm` в среде R.

Коэффициент относительной упитанности Kn (Froese, 2006) определяли по формуле:

$$Kn = 100 \times \frac{W}{aL^b}$$

где W – масса рыб (г), L – длина рыб (см), a и b – параметры уравнения зависимости длина-масса для объединенной выборки судака Камского водохранилища.

Нормальность распределения выборок оценивали с помощью критерия Шапиро-Уилка. Данные, используемые для сравнения линейного роста, имели ненормальное распределение, поэтому сравнение показателей линейного роста судака проводили с использованием критерия Краскела-Уоллеса. Данные, используемые для анализа массы рыб и коэффициента относительной упитанности, имели нормальное распределение, в связи

с чем сравнение выборок проводили с использованием критерия Тьюки.

Сопоставление данных о линейном росте судака Камского водохранилища с популяциями других водохранилищ Волжско-Камского каскада проводили на основе литературных сведений, представленных в работе В. А. Кузнецова (2010).

Для определения селективности ставных сетей, особи судака, отловленные каждым классом орудий лова, были разбиты на размерные группы с шагом длины 50 мм. Затем рассчитывали относительную численность рыб (%) в каждой размерной группе как количество рыб в данной размерной группе к общему количеству рыб для каждого класса орудий лова.

Для оценки связи между уровнем режимом водоема и величиной уловов судака, выраженной через единицу промыслового усилия (кг/стандартную сеть), за период 2015–2021 гг. на Камском водохранилище было обработано 20926 стандартных сетепостановок (минимальное усилие – 89,8, максимальное – 1888 стандартных сетепостановок; средняя величина усилия – 775 стандартных сетепостановок). Всего в уловах было обработано 5697 экземпляров судака. За единицу промыслового усилия принята стандартная сетепостановка – сеть длиной 37,5 м, высотой 2,0 м, стоявшая сутки. Анализ зависимости официальных зарегистрированных уловов судака от уровня водохранилища проводили с помощью линейного регрессионного анализа.

Оценка неучтенного изъятия осуществлялась на данных 2015–2017 гг., собранных в верхнем районе водохранилища и основанных на поштучном пересчете рыбы в промысловых уловах в осенние месяцы (сентябрь–ноябрь) и период ледостава (декабрь–март). Поштучно был проанализирован состав уло-

вов с величиной суммарного усилия 4368 стандартных сетепостановок. Количество обследованных для этой цели рыб составило 11 829 экз. Полученные данные соотносили с официальными данными рыбопромысловой статистики в верхнем районе за этот период.

Для расчета возможного неучтенного вылова авторами предложен метод, основанный на сопоставлении величины уловов рыбы относительно наименее изымаемого на промысле вида. Соотношение в видовом составе рыб в рассмотренных нами уловах было принято как таковое в фактическом промысловом вылове. В качестве исходного объекта для перерасчета уловов нами был выбран лещ – массовый и коммерчески малоценный вид. За основу расчета неучтенного изъятия было принято условие, что соотношение ежегодной величины официального вылова леща к ежегодной величине научно-исследовательского лова, проведенного нами, будет являться константой. Путем умножения полученной константы на величину улова судака, полученного по нашим данным (данные поштучного пересчета рыб в промысловых уловах), был восстановлен возможный реальный объем вылова вида с учетом возможного неучтенного изъятия.

Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам (Ивантер, Коросов, 2013) с использованием пакетов статистического анализа R (Core Team, 2022) FSA, nlstools. При определении нормальности выборок и оценке достоверности различий по использованным статистическим критериям применяли стандартный уровень значимости $p=0,05$.

Результаты и обсуждение

Возрастная структура

В 2015–2021 гг. в сетных промысловых уловах на Камском плесе судак харак-

Таблица 1. Возрастной состав судака в сетных промысловых уловах на Камском водохранилище в 2015–2021 годах, % численности.

Table 1. The age composition of pikeperch in commercial catches at the Kama reservoir in 2015–2021, %.

Возраст	Годы						
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
0+	—	—	—	0,08	0,22	0,28	—
1–1+	0,51	0,63	1,14	0,26	1,57	1,45	0,68
2–2+	9,37	6,62	3,06	4,38	2,24	3,18	2,18
3–3+	28,61	18,62	3,97	4,29	6,85	4,77	10,61
4–4+	39,67	34,24	28,04	16,48	14,48	9,16	15,10
5–5+	15,17	28,49	33,82	28,23	16,39	11,17	19,32
6–6+	2,56	8,13	18,84	27,72	26,04	20,79	16,87
7–7+	3,08	2,13	8,29	10,22	17,62	28,04	12,25
8–8+	1,03	0,63	1,82	4,46	10,89	15,65	11,70
9–9+	—	0,25	—	2,15	2,81	3,92	5,99
10–10+	—	—	0,57	0,17	0,45	0,98	3,54
11–11+	—	0,13	0,23	0,69	—	0,28	0,68
12–12+	—	—	0,11	0,09	0,22	0,19	0,54
13–13+	—	0,13	0,11	0,34	—	0,09	0,27
14–14+	—	—	—	0,26	0,11	0,05	0,27
15 и старше	—	—	—	0,18	0,11	—	—
N, экз.	195	785	883	1165	889	2017	1207

теризовался растянутым возрастным рядом и был представлен особями в возрастах от 0+ до 16+ лет (табл. 1). Основу промысловых уловов создавали особи возрастов 4–7+, доля которых в общем вылове судака в среднем составляла более 70 %. В связи с тем что основной промысел на Камском водохранилище всегда осуществляется только ставными сетями, структура возрастного состава судака в уловах, аналогичная современной, была характерна и для более ранних периодов промысла (Коняев, Костицын, 2001; Мельникова и др., 2007). Начиная с четырехлетнего возраста, относительная численность судака в промысловых уловах позволяет судить об урожайности поколений рыб и возможной динамике промыслового запаса судака. Межгодовые отличия в возрастном составе

судака во многом определяются межгодовой динамикой относительной численности пополнения судака, которая варьировала от 2,2 до 9,4 % для рыб в возрасте 2+ лет, и от 4,0 до 28,6 % для особей в возрасте 3+ лет. Это может свидетельствовать о нестабильности условий воспроизводства и флуктуации факторов, приводящих к различной смертности молоди судака Камского водохранилища, что характерно в целом для вида (Buijse, Houthuijzen, 1992; Lappalainen, 2001).

Линейный рост

Сравнение длины в возрастных классах рыб в разных районах водохранилища за 2019 и 2021 гг. выявило значимую разницу в ряде случаев. В 2019 г., при сравнении нижнего и центрального районов,

Таблица 2. Длина тела в возрастных классах судака в Камском плёсе Камского водохранилища в 2019 и 2021 гг., а также результаты сравнения длины судака из разных районов Камского плёса в 2019 и 2021 гг.

Table 2. Linear growth of pikeperch in the Kama reach of the Kama reservoir in 2019 and 2021. The results of statistical comparison of the length of pikeperch in age classes of pikeperch from different areas of the Kama reach in 2019 and 2021.

Возраст, годы	Нижний (1)		Центральный (2)		Верхний (3)	
	2019 г.	2021 г.	2019 г.	2021 г.	2019 г.	2021 г.
2	235±6,9 (5) ^a 210–250	234	229±14,7 (3) ^a 201–251	234±12,3 (3) ^a 210–250	–	–
3	279±3,3 (18) ^a 255–307	298±6,4 (7) ^b 277–330	281±1,4 (4) ^a 278–285	278±3,8 (12) ^c 257–297	–	–
4	327±2,5 (25) ^a 297–345	363±4,4 (9) ^b 332–375	342±2,1 (11) ^c 330–350	332±2,7 (28) ^d 302–357	–	–
5	372±3,0 (14) ^a 355–395	396±2,9 (17) ^b 380–415	372±2,3 (21) ^a 350–398	371±3,1 (12) ^a 358–394	360	359±2,1 (3) ^c 355–362
6	428±3,9 (21) ^a 400–465	441±3,8 (9) ^a 422–455	415±1,1 (87) ^b 397–440	434±4,1 (19) ^a 394–458	386±2,5 (11) ^c 370–400	391±10,5 (2) ^d 380–401
7	458±1,2 (8) ^a 455–462	468±5,5 (3) ^b 461–479	448±1,7 (46) ^c 425–473	472±3,4 (19) ^a 450–500	418±3,8 (9) ^d 400–435	438±7,6 (3) ^d 424–450
8	491±1,6 (9) ^a 485–499	490	480±2,7 (38) ^a 460–510	519±2,9 (16) ^b 496–541	453±10,9 (3) ^a 440–475	463±8,6 (7) ^a 436–501
9	542±9,2 (4) ^a 517–558	545	530±3,7 (16) ^a 505–555	560±4,6 (6) ^b 550–581	490±5,5 (2) ^c 484–495	489±6,6 (5) ^c 471–510
10	–	584	567±1,2 (4) ^a 565–570	588±2,5 (5) ^b 582–597	524	522±7,0 (2) ^c 515–529

Примечание: статистически отличающиеся средние значения между районами водохранилища отмечены разными буквами. Над чертой $M \pm SE$, под чертой – минимальное и максимальное значения, в скобках – число экз.

различия обнаружены в трех возрастных классах из восьми – рыбы в возрасте 4 лет были крупнее в центральном районе Камского плеса, тогда как для 6–7-годовалых рыб было выявлено обратное. В 2021 г. значимые отличия наблюдались у 3–5-годовалых особей в нижнем и центральном районах, причем рыбы из центрального района характеризовались меньшими значениями длины в этих возрастных классах. Рыбы из верхнего района значимо отличались меньшими размерами от рыб других районов по всем рассматриваемым возрастным группам (табл. 2).

Выявленные различия в линейном росте рыб из разных районов могут свидетельствовать о том, что в условиях Камского водохранилища сосуществуют пространственно-разграниченные группировки судака, придерживающиеся определенных мест нагула, что подтверждается исследованиями миграции судака, показавшими, что в пределах крупных озер значительным перемещениям подвержена лишь небольшая часть особей (Andersson et al., 2015).

Сравнение линейного роста судака в пределах каждого из районов за 2019 и 2021 гг. также выявило значимую разницу в боль-

шинстве возрастных классов в нижнем и центральном районах (табл. 2). В нижнем районе в 2021 г. во всех сравниваемых возрастных группах рыбы имели большие размеры. В центральном районе молодь судака значимо не отличалась по длине вплоть до 5-годовалого возраста (за исключением трех- и четырехгодовалых рыб, имевших меньшие размеры в 2021 г.), тогда как рыбы возраста 6–9 лет в 2021 г. характеризовались в среднем большими размерами. Следует отметить, что в 2019 г. в пределах центральной части водохранилища материал преимущественно был собран около пос. Чермоз (локация 2 на рис. 1), в то время как в 2021 г. большей частью около пос. Пожва (локация 3 на рис. 1). Локация 3 находится у границы с верхним районом, группировка судака которого, как было показано выше, характеризуется наиболее низкими темпами линейного роста. В верхнем районе межгодовые различия в линейном росте рыб обнаружены не были. Полученные результаты свидетельствуют не только о пространственной изменчивости линейного роста судака и его оседлости, но и о том, что исследования межгодовой динамики роста вида необходимо проводить с использованием материалов, собранных в пределах одной локации.

Анализ межполовой изменчивости в линейном росте судака был проведен за 2019 г. на четырех возрастных группах (6–9-годовики), за 2021 г. – на трех возрастных группах (6–8-годовики), пойманных в центральном районе водохранилища. Самцы старше 11-годовалого возраста в уловах отсутствовали. Значимые различия в линейном росте самцов и самок как в 2019 г., так и в 2021 г. не были выявлены. Отсутствие существенных различий между линейным ростом самцов и самок характерно и для других популяций судака, в частности Волжского плёса Куйбышев-

ского водохранилища (Кузнецов и др., 2012). В связи с отсутствием значимых межполовых различий линейный рост судака в центральном районе водохранилища (в котором собрано больше всего материала) можно описать единым уравнением роста Берталанфи, коэффициенты которого за 2019 г. и 2021 г. соответственно равны: $L_{\infty}=1364\pm 282,20$, $K=0,041\pm 0,012$, $t_0=-2,843\pm 0,45$ ($n=231$ экз., $SD=13,09$) и $L_{\infty}=1131\pm 93,66$, $K=0,065\pm 0,009$, $t_0=-1,35\pm 0,22$ ($n=124$ экз., $SD=14,46$).

Для нижнего района водохранилища получены следующие коэффициенты уравнения линейного роста Берталанфи, которые за 2019 и 2021 гг. соответственно равны: $L_{\infty}=1072\pm 160,1$, $K=0,065\pm 0,015$, $t_0=-1,66\pm 0,28$ ($n=106$ экз., $SD=14,2$) и $L_{\infty}=804,6\pm 98,6$, $K=0,107\pm 0,027$, $t_0=-1,41\pm 0,47$ ($n=49$ экз., $SD=13,9$).

Высокий темп линейного роста судака в 2021 г. в нижнем и центральном районах (табл. 2) может быть связан с более благоприятными условиями нагула в летне-осенний период 2020 г. Одним из основных объектов питания судака в водохранилищах является черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), массовый нерест которой происходит при температуре воды 22 °С (Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015). Летом 2020 г. такие условия прогрева воды сложились уже 5 июня, тогда как в 2018 г. на месяц позже. С учетом скорости вегетационного периода в условиях Пермского края более ранний массовый нерест тюльки 2020 г. мог привести к большей выживаемости и, соответственно, численности поколения этого года, что могло благотворно сказаться на условиях нагула хищных рыб Камского водохранилища во второй половине 2020 г. и 2021 г. Интересно, что для судака верхнего района водохранилища межгодовой динамики роста не выявлено, что мо-

жет быть связано с тем, что основные запасы тюльки сосредоточены в нижней части Камского плёса. В верхней части Камского плёса тюлька не является многочисленным видом, поскольку в этом участке водохранилища условия обитания рыб ближе к речным. Незначительная зависимость условий нагула судака верхнего района от флуктуаций численности тюльки в водоеме является наиболее вероятной причиной отсутствия значимой разницы в линейных размерах рыб в 2019 и 2021 гг. Неравномерное распределение запасов тюльки в разрезе районов Камского плеса также может являться основной причиной тенденции увеличения размерно-возрастных характеристик рыб от верхнего района к нижнему.

По характеру линейного роста судак Камского водохранилища отличен от рыб из других популяций бассейна Волги. Сопоставление длины судака центрального района Камского плеса за 2019 г. в возрастных классах с популяциями вида других водохрани-

лищ Волжско-Камского каскада может свидетельствовать о современном замедлении линейного роста созревающих и взрослых особей судака в Камском водохранилище, что может указывать на различия в условиях нагула взрослых рыб по сравнению с другими популяциями бассейна р. Волги (рис. 2). При этом молодь судака Камского водохранилища характеризуется большими линейными размерами по сравнению с молодь судака Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ (Зиновьев, Соловьева, 1975; Бартош, 2006; Кузнецов, 2010).

Аналогичная закономерность отмечена и при сопоставлении наших данных с ретроспективными материалами по росту судака Камского водохранилища в 1965–1975 гг. (Зиновьев, Соловьева, 1975). В прошлом молодь судака характеризовалась меньшими размерами, тогда как взрослые рыбы, очевидно, имели более благоприятные условия нагула, что отразилось в траектории кривых роста.

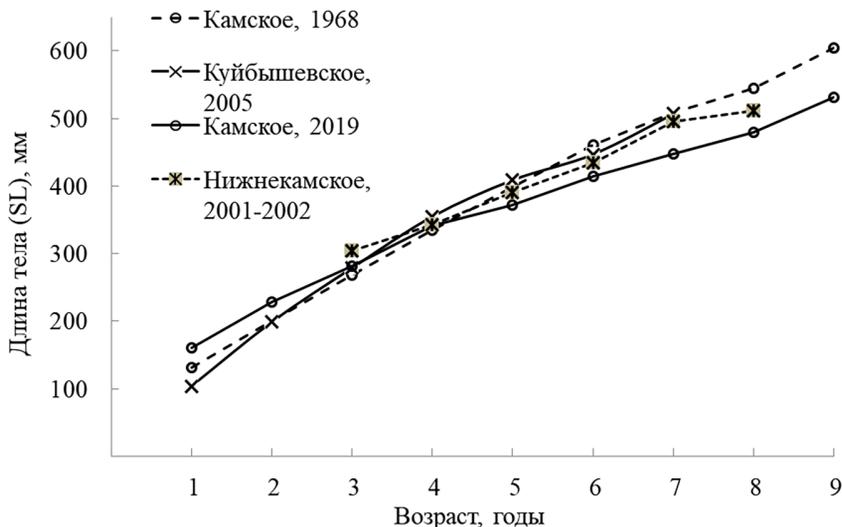


Рис. 2. Средняя длина возрастных групп судака в Камском водохранилище в 1968 г. (Зиновьев, Соловьева, 1975) и 2019 г. (использованы данные для рыб центрального района) и других популяций водохранилищ Волжско-Камского каскада (по Кузнецову (2010))

Fig. 2. The average length (SL) in age groups of pikeperch from different reservoirs of the Volga-Kama cascade (according to Kuznetsov (2010))

Наиболее вероятным объяснением может служить изменение условий нагула судака с проникновением тюльки в Камское водохранилище в 1970-е годы (Пушкин, Антонова, 1977). Вполне вероятно, что тюлька представляет собой массовый доступный корм для молоди судака, что положительно сказывается на ее росте, но ввиду своих размеров не может в полной мере удовлетворить энергетические потребности в росте взрослых рыб, что требует более детального изучения.

Зависимость длина-масса и относительная упитанность

Формирование промысловой биомассы судака напрямую определяется темпами его роста. В весовом росте судака Камского водохранилища, как и в линейном, наблюдается увеличение массы рыб в возрастных группах от верхнего района к нижнему. Парный анализ сравнения массы рыб в одинаковых возрастных классах между районами водохранилища показал, что между нижним и центральным районами значимая разница в весе рыб выявлена в пяти возрастных классах из восьми рассматриваемых. Наименьшие отличия выявлены при сравнении судака верхнего и центрального районов, где значимая разница в массе тела наблюдалась только в двух возрастных классах – семи и девятилетних особей (табл. 3). Полученная незначительная разница позволяет описать зависимость длины от массы для судака центрального и верхнего районов в декабре 2020 г. единым уравнением степенной функции. Коэффициенты уравнения зависимости длины от массы судака Камского плеса Камского водохранилища представлены в табл. 4.

Для сравнения условий нагула рыб в рассматриваемых выборках мы использовали коэффициент относительной упитанности (*Kn*).

Проведенный анализ свидетельствует о более благоприятных условиях нагула судака в нижнем и центральном районах водохранилища (табл. 5). Значимая разница ($p < 0,05$) при сравнении *Kn* рыб между районами водохранилища была получена для всех сравниваемых выборок за исключением рыб из верхнего и центрального (2021 г.) районов. Минимальные значения *Kn* наблюдались в верхнем районе. В нижнем районе рыбы характеризуются не только большими значениями массы в возрастных группах, но и максимальными показателями *Kn*, что является следствием более благоприятных условий нагула судака в этой части Камского плеса.

Сезонная динамика уловов и влияние уровня режима водоема на промысел судака

Промысел судака, как и прочих видов, в условиях Камского водохранилища имеет ярко выраженный сезонный характер. По данным официальной промысловой статистики, на период ледостава (ноябрь-апрель) в среднем за 2016–2018 гг. приходилось 82,6 % годового вылова рыбы на водоеме. Максимальные уловы судака на водохранилище наблюдались в декабре (29,6 % среднегодового вылова), в период с января по март уловы находились на стабильном уровне, составляя от 15,1 до 16,8 % среднегодового вылова вида по водоему. Минимальные уловы судака на водоеме наблюдались в летний период (0,7–1,4 % среднегодового вылова). За период 2016–2018 гг. среднегодовые уловы по районам Камского плеса были достаточно стабильными, составляя 8,8 т в верхнем районе (7,3–11,4 т), 11,4 т в центральном районе (6,5–16,1 т) и 9,6 т в нижнем районе (6,3–17,7 т). Сезонная динамика уловов судака в разрезе районов Камского водохранилища не обнаруживает существенных различий. В период

Таблица 3. Весовой рост судака (г) в Камском водохранилище в подледный период 2020–2021 гг.

Table 3. Mass growth of pikeperch (g) in the Kama reservoir during the under-ice period of 2020–2021

Возраст, лет	Декабрь 2020 г.			Март 2021 г.		
	Центральный	Верхний	<i>p</i>	Нижний	Центральный	<i>p</i>
2+	–	<u>154 ± 7,9 (4)</u> 142–176	–	<u>235 ± 12,4 (19)</u> 143–314	<u>184 ± 22,7 (6)</u> 129–275	0,06
3+	<u>331 ± 6,5 (38)</u> 262–394	<u>360 ± 14,0 (10)</u> 308–440	0,05	<u>502 ± 14,3 (66)</u> 257–791	<u>444 ± 12,4 (25)</u> 281–565	0,02
4+	<u>527 ± 8,3 (25)</u> 456–604	<u>522 ± 11,2 (35)</u> 415–690	0,77	<u>860 ± 9,8 (139)</u> 477–1169	<u>668 ± 10,1 (54)</u> 517–858	2E-16
5+	<u>678 ± 9,5 (37)</u> 564–782	<u>698 ± 11,2 (30)</u> 577–822	0,18	<u>1201 ± 19,7 (47)</u> 938–1552	<u>977 ± 16,1 (39)</u> 740–1180	5E-11
6+	<u>929 ± 7,2 (205)</u> 710–1205	<u>888 ± 8,0 (74)</u> 739–1031	2E-03	<u>1549 ± 25,9 (14)</u> 1368–1700	<u>1250 ± 25,4 (18)</u> 1056–1430	3E-06
7+	<u>1239 ± 8,3 (258)</u> 957–1663	<u>1223 ± 7,8 (209)</u> 992–1610	0,15	<u>2048 ± 72,4 (11)</u> 1677–2403	<u>1627 ± 61,8 (12)</u> 1350–1960	2E-04
8+	<u>1744 ± 25,8 (49)</u> 1342–2084	<u>1644 ± 11,3 (212)</u> 1295–2050	2E-04	<u>2505 ± 103,4 (7)</u> 2006–2925	<u>2366 ± 124,1 (4)</u> 2040–2590	0,43
9+	<u>2252 ± 37,6 (24)</u> 1941–2599	<u>2163 ± 34,1 (39)</u> 1641–2664	0,10	<u>3000 ± 266,0 (2)</u> 2734–3266	<u>2922 ± 70,0 (6)</u> 2690–3123	0,68
10+	<u>3010 ± 93,1 (5)</u> 2793–3340	<u>3236 ± 115,3 (10)</u> 2848–4092	0,23	3438	–	–
11+	<u>3726 ± 159,7 (4)</u> 3473–4170	<u>3937 ± 532,4 (3)</u> 3094–4922	0,68	4310	<u>3685 ± 175,0 (2)</u> 3510–3860	–

Примечание: над чертой $M \pm SE$, под чертой – минимальное и максимальное значение, в скобках – число экз.; жирным шрифтом выделены значения уровня значимости (*p*), при котором сравниваемые выборки значительно отличались друг от друга

Таблица 4. Коэффициенты уравнения степенной функции соотношения длины и массы судака в Камском плесе Камского водохранилища в 2020 и 2021 гг.

Table 4. Coefficients of the power function used for description of the length–weight relationships of pikeperch of the Kama reservoir in 2020 and 2021.

Район Камского плеса	<i>n</i> , шт	SL (см), min–max	W (г), min–max	Параметры уравнения				
				<i>a</i>	Дов. Интервалы	<i>b</i>	Дов. Интервалы	R^2
Центральный и верхний, 2020 г.	1419	22,5– 71,5	142–5445	0,00841	0,008–0,009	3,120	3,093–3,147	0,98
Нижний, 2021 г.	377	21,2– 66,7	121–4310	0,00950	0,008–0,011	3,101	3,068–3,134	0,99
Центральный, 2021 г.	197	19,7–67,5	85–3985	0,01006	0,008–0,012	3,068	3,022–3,113	0,99
В целом по водоему	1993	19,7–71,5	85–5445	0,00943	0,009–0,010	3,092	3,071–3,112	0,98

Таблица 5. Показатели коэффициента относительной упитанности (Кп) судака в Камском плесе Камского водохранилища в 2020 и 2021 гг.

Table 5. Relative condition factor (K_n) of pikeperch of the Kama reservoir in 2020 and 2021

Район	Месяц, год	n, экз.	Mean	SE	min-max
Верхний	декабрь, 2020	717	96,76 ^a	0,24	76,57–114,46
Центральный	декабрь, 2020	702	102,04 ^b	0,25	84,44–127,29
Центральный	март, 2021	197	97,33 ^a	0,52	80,33–121,22
Нижний	март, 2021	377	103,88 ^d	0,34	85,11–130,08
В целом по водоему		1993	100,02	0,16	76,57–130,08

Примечание: статистически отличающиеся средние значения для каждого района отмечены разными буквами.

максимального охвата водохранилища промыслом (декабрь-март), за исключением пиковых значений декабря, уловы варьируют незначительно. Так, в период с января по март доля вылова судака в верхнем районе изменялась от 17,5 % в марте до 23,1 % в феврале. В нижнем районе уловы снижались с января по март (с 17,8 % до 15,7 % всего вылова вида). Последовательный рост уловов наблюдался только в центральном районе – доля вылова судака увеличилась с 11,1 % в январе до 12,3 % в марте.

Учитывая значительную сработку уровня Камского водохранилища в подледный период и связанное с этим осушение значительных площадей мелководий, можно предположить, что снижение уровня водоема должно в той или иной степени отражаться на величине уловов. Проведенный анализ возможной зависимости ежемесячных уловов судака на Камском водохранилище, по данным официальной статистики за период 2016–2021 гг., от уровня водоема, для расчета которого был взят среднемесячный уровень водоема за каждый отчетный период, не выявил какой-либо закономерности ($R^2=0,06$) (рис. 3).

В то же время результаты наших исследований, основанных на поштучном пересчете рыб в промысловых уловах, показывают

наличие связи между уровнем режимом водоема и величиной уловов судака, выраженной через единицу промыслового усилия (кг/стандартную сеть) (рис. 4). Наибольшие разбросы относительной биомассы судака в уловах (от 0,07 до 0,99 кг/стандартную сеть) наблюдались при уровнях воды более 107,5 м БСВ (Балтийская система высот), что, по-видимому, свидетельствует о случайном характере распределения рыб в водоеме в период максимальной водности. С понижением уровня водоема ниже 107,5 метров БСВ наблюдается снижение уловов. Темпы падения эффективности промысла судака с уровнем воды наиболее точно аппроксимируются уравнением степенной функции $y=1E-125x^{61,374}$. Связь величины относительного вылова (кг/сеть) от уровня режима статистически достоверная ($R^2=0,70$). Выявленное снижение уловов на сеть, соответствующее подледному периоду с января по март, может быть связано со спецификой промысла, осуществляющегося ставными сетями. Принцип уловистости пассивных орудий напрямую зависит от двигательной активности рыбы. Зимой, в период наименее низкого уровня воды, наблюдается наименьшая активность рыб, что может приводить к низким значениям уловов на усилие, поэтому полученные нами результаты противоречат ранее

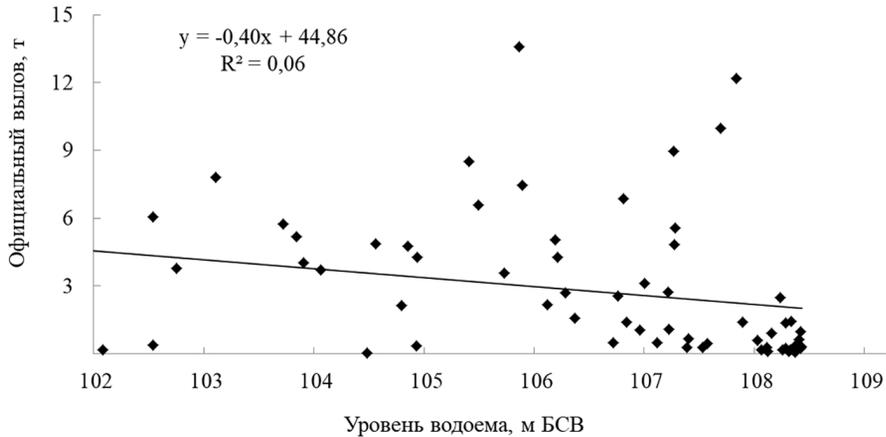


Рис. 3. Динамика официального вылова судака в зависимости от уровня водоема за 2016–2021 гг. Отслеживание хода уровня воды осуществлено по верхнему бьефу Камской ГЭС с использованием сайта <http://www.rushydro.ru>

Fig. 3. The relationships between commercial catches of pikeperch and water level of the Kama reservoir during 2016–2021. The data on the water level obtained from the website <http://www.rushydro.ru>

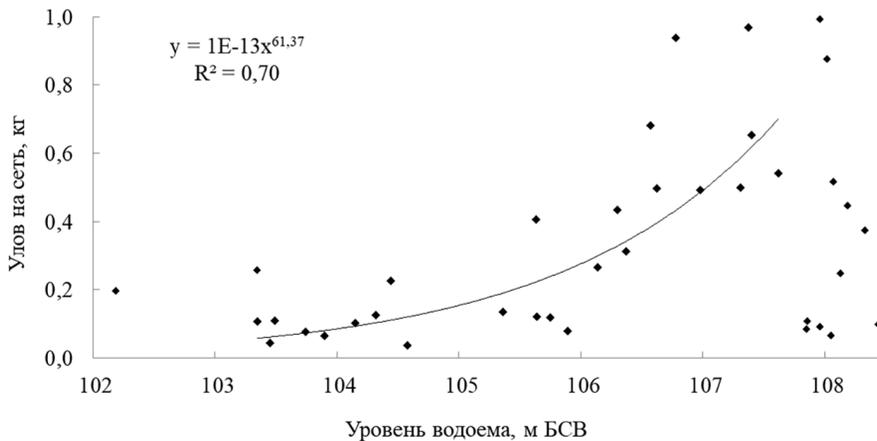


Рис. 4. Динамика относительных уловов судака (кг/стандартную сетепостановку) от уровня водоема по данным проведенных съемок в 2015–2021 гг. Отслеживание хода уровня воды осуществлено по верхнему бьефу Камской ГЭС с использованием сайта <http://www.rushydro.ru>

Fig. 4. Relationships between the dynamics of pikeperch CPUE (kg / standard netting) and water level of the Kama reservoir in 2015–2021. The data on the water level obtained from the website <http://www.rushydro.ru>

опубликованным данным об обратной связи объемов вылова судака от уровня водохранилища (Зиновьев, Соловьева, 1975).

Селективность орудий лова

В Камском водохранилище судак достигает промыслового размера в 40 см в возраст

те 4+ лет. Наши результаты свидетельствуют о значительном изъятии особей не промыслового размера, доля которых в промысловых уловах составила 43,8 % для всех классов орудий лова (табл. 6). Наиболее высокая доля молоди – более 90 % численности от улова судака, наблюдается в сетях с ячейей от 30

Таблица 6. Размерная структура судака в промысловых сетных уловах по данным поштучного пересчета на Камском водохранилище в 2015–2021 гг. (% численности)

Table 6. The size structure of pikeperch in commercial catches based on the individual counting at the Kama reservoir in 2015–2021 (%)

Размерный класс, мм	Размер ячеи в ставных сетях, мм									Всего, %
	30–32	35–36	40	45	50	55	60	65	70	
50–100	1,2	—	—	—	—	—	—	0,1	—	0,1
100–150	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
150–200	0,6	—	0,7	—	—	—	0,2	0,6	4,3	0,3
200–250	9,1	—	1,5	2,3	2,1	0,6	1,2	5,0	12,8	2,4
250–300	40,0	34,1	9,6	4,7	4,1	2,1	2,1	3,8	3,4	5,5
300–350	27,3	46,9	43,4	16,8	15,1	5,8	5,9	10,4	15,4	12,7
350–400	12,7	11,9	32,4	45,9	37,9	24,2	9,8	19,0	13,7	22,9
400–450	9,1	4,0	6,6	24,1	28,5	48,3	34,2	22,9	12,0	29,5
450–500		0,9	3,7	5,4	8,9	15,1	30,4	18,1	19,7	17,0
500–550		0,4		0,6	2,1	3,4	11,8	13,2	10,3	6,8
550–600						0,4	3,3	4,3	5,1	2,0
600–650						0,1	1,0	1,1	0,9	0,5
650–700							0,2	0,8	1,7	0,2
700–800								0,6	0,9	0,1
Количество экземпляров, шт.	165	226	136	684	936	822	1825	786	117	5697
Усилие, стандарт. сетепостановок	940	1033	491	1761	3831	3902	8996	4412	587	25953

до 40 мм (мелкочастиковые сети). Доля молодежи в сетях с ячеей 45 и 50 мм составила 69,7 % и 59,2 %, соответственно. В сетях с ячеей 55–70 мм (крупночастиковые сети) доля судака непромыслового размера варьировала от 19,1 до 49,6 %.

Допустимый прилов рыб длиной менее промысловой меры при использовании крупночастиковых сетей должен составлять не более 40 % по численности прилова от общего улова видов рыб и не более 20 % численности прилова от общего улова видов рыб для мелкочастиковых орудий лова (Приказ..., 2022).

Анализ соответствия объемов изъятия молодежи судака установленным нормам показал, что доля вылова судака в общем объеме уловов всей рыбы для сетей с ячеей от 30 до 40 мм в среднем составляла 4,3 % чис-

ленности, для сетей с ячеей 45 и 50 мм – 8,4 и 29,4 % численности соответственно. В крупночастиковых сетях доля судака в общем объеме вылова рыбы в среднем по численности составляла 25 % (17,2–35 %). Таким образом, высокие значения прилова молодежи в уловах ставных сетей не превышают допустимые нормы изъятия.

Отметим, что в рамках настоящей работы не затрагивается любительский вылов судака на Камском водохранилище, который сопоставим по объему с промышленным выловом (Михеев, Лесникова, 2014). Так, по нашим оценкам, в 2013 году на Камском водохранилище любителями было отловлено порядка 25–30 тонн судака, что близко объему промышленного вылова вида, по данным официальной статистики. При этом значительная

доля любительских уловов приходится именно на особей непромыслового размера.

*Обоснование и расчет
неучтенного вылова
промышленным рыболовством*

Неучтенный вылов на водоеме, прежде всего по наиболее востребованным и ценным видам рыб, достигает значительных размеров. По устным опросам рыбаков, участвующих в промысле, в рыбоприемные пункты не поступает до половины уловов хищников – судака, щуки, налима и жереха. Проблема соответствия статистических данных действительному вылову рыбы была характерна как для промысла на р. Каме до зарегулирования стока, так и на разных этапах существования промысла на Камском водохранилище (Букирев и др., 1959; Соловьева, Зиновьев, 1971; Паздерин, 1975; Пушкин, 1980; Костицын, 2001). Моделирование возможного вылова, основанное на пересчете величины уловов через показатели уловов на усилие, осуществленные на других пресноводных водоемах России (Шашуловский, Мосияш, 2003; Барбанов и др., 2017), также показывают, что возможное неучтенное изъятие рыбы на промысле может достигать значительных объемов. Таким образом, использование промысловой

статистики, которая базируется на предоставляемых субъектами промысла сведениях, может привести к существенному искажению оценки запасов промысловых видов рыб. Основной причиной неучтенного изъятия в настоящее время является рыночная стоимость рыбы, и судак в данном случае – один из самых востребованных и коммерчески ценных видов рыб.

Путем сопоставления данных, основанных на поштучном пересчете рыбы в промысловых уловах в осенние месяцы и период ледостава (сентябрь–март) за 2015–2017 гг., с данными рыбопромысловой статистики нами были получены результаты, подтверждающие значительные объемы неучтенного изъятия судака в верхнем районе Камского водохранилища. Сопоставление результатов расчетов с данными официальной статистики показало, что объем восстановленного промышленного вылова вида превышает официальные значения вылова судака промыслом в 2,3–4 раза (табл. 7). Полученные нами величины близки данным о величине нелегального промысла судака в дельте Волги и Северном Каспии, которая с 2012 по 2016 гг. в среднем в 2 раза превышала фактический вылов (Левашина, 2018). Близкая ситуация складывается в Южном Каспии (Иран), где также развит нерегулируемый

Таблица 7. Восстановленный возможный вылов судака в верхнем районе Камского плеса за период 2015–2017 гг.

Table 7. Recalculated possible catch of pikeperch in the upper area of the Kama reach for the period of 2015–2017.

Год	Вылов судака, т		Константа пересчета по лещу	Восстановленный вылов судака, т
	По данным официальной статистики	Наши данные		
2015	7,44	0,176	95,79	16,86
2016	8,14	0,214	126,25	27,02
2017	8,22	0,492	66,95	32,93
В среднем за 2015–2017 гг.	7,93	0,29	96,33	25,60

промысел судака, и официальная статистика не отражает объемы его реального изъятия (Abdolmalaki, Psuty, 2007).

Отметим, что с учетом любительского вылова, объем которого предположительно эквивалентен официальному вылову промыслом, фактический вылов судака в верхнем районе Камского водохранилища может превосходить данные официальной статистики в 3–5 раз. Кроме того, эта оценка не включает вылов судака браконьерским промыслом, оценка объемов вылова которым в пределах Камского водохранилища требует проведения специализированных работ.

Заключение

Результаты свидетельствуют о межгодовой динамике относительной численности пополнения судака Камского водохранилища, что может указывать на нестабильность условий воспроизводства и флуктуации факторов, приводящую к дифференцированной смертности молоди судака этого водоема. Выявлены различия в росте и относительной упитанности рыб из разных районов водохранилища, свидетельствующие о сосуще-

ствовании пространственно-разобценных группировок судака, придерживающихся определенных мест нагула в пределах Камского водохранилища. Отмечены отличия судака Камского водохранилища от рыб других водохранилищ Волжско-Камского каскада, а также выявлена межгодовая динамика в линейном росте и массе рыб, по всей вероятности, определяемая динамикой численности ключевого кормового объекта вида – черноморско-каспийской тюльки. Установлено, что значения вылова молоди в уловах промысловых ставных сетей не превышают допустимые нормы изъятия. При этом объемы прилова молоди в вылове судака на Камском водохранилище могут быть существенно выше, что объяснимо высокой коммерческой ценностью судака и согласуется с тем, что объемы возможного неучтенного вылова промысловиками и любителями превосходят официальные данные в 3–5 раз. Полученная информация является ключевым элементом для разработки мер по регулированию промысла в соответствии с предосторожным подходом к рациональной эксплуатации объектов промысла.

Список литературы / References

Бабаян В.К. (2000) *Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ)*. Москва, 192 с. [Babayan V.K. (2000) *A precautionary approach to the assessment of the total allowable catch (TAC)*. Moscow, 192 p. (in Russian)]

Бривкальн М.А. (1975) К эклективности питания судака Камского водохранилища. *Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Вып. 1*. Пермь, ПГУ, с. 27–34 [Brivkain M. A. (1975) On the electivity of feeding the pikeperch of the Kama reservoir. *Biological resources of the Kama reservoirs. Issue 1*. Perm, Perm State University, p. 27–34 (in Russian)]

Барабанов В.В., Ткач В.Н., Шипулин С.В. (2017) Опыт оценки неучтенного изъятия полупроходных и речных видов рыб в Астраханской области. *Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство*, 2: 18–25 [Barabanov V.V., Tkach V.N., Shipulin S. V. (2017) Experience in evaluating un accounted fluvial anadromous and river fish species in the Astrakhan region. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry* [Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo], 2: 18–25 (in Russian)]

Бартош Н. А. (2006) *Состояние рыбных ресурсов в Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах в начале XXI столетия*. Казань, Отечество, 181 с. [Bartosh N. A. (2006) *State of fish resources in the Nizhnekamsk and Kuibyshev Reservoirs in the early 21st century*. Kazan, Otechestvo, 181 p. (in Russian)]

Букирев А. И., Козьмин Ю. А., Соловьева Н. С. (1959) Рыбы и рыбный промысел Средней Камы. *Известия Естественно-научного института при Пермском государственном университете им. А. М. Горького*, 14(3): 17–53 [Bukirev A. I., Kozmin Yu. A., Solovyova N. S. (1959) Fish and fishery of the Middle Kama. *News of the Natural Science Institute at A. M. Gorky Perm State University* [Izvestiya Estestvenno-nauchnogo instituta pri Permskom gosudarstvennom universitete im. A. M. Gor'kogo], 14(3): 17–54 (in Russian)]

Денисенко О. С. (2017) Ретроспективный анализ и современное состояние запасов и промысла судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в Азовских лиманах Краснодарского края. *Научный журнал КубГАУ*, 130: 335–347 [Denisenko O. S. (2017) Retrospective analysis and the present state of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) stock and fishing in the Azov limans of the Krasnodar region. *Scientific Journal of KubSAU* [Nauchnyi zhurnal KubGAU], 130: 335–347 (in Russian)]

Зиновьев Е. А., Соловьева Н. С. (1975) О формировании стада и биологии судака Камского водохранилища. *Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Вып. 1*. Пермь, ПГУ, с. 27–34 [Zinoviev E. A., Solovyova N. S. (1975) On the formation of the herd and biology of the pikeperch of the Kama reservoir. *Biological resources of the Kama reservoirs. Issue 1*. Perm, Perm State University, p. 27–34 (in Russian)]

Ивантер Э. В., Коросов А. В. (2013) *Введение в количественную биологию*. Петрозаводск, Издательство ПетрГУ, 302 с. [Ivanter E. V., Korosov A. V. (2013) *Introduction to quantitative biology*. Petrozavodsk, PetrSU, 302 p. (in Russian)]

Коняев В. П., Костицын В. Г. (2001) К биологии хищных рыб Камского водохранилища. *Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование: Материалы научно-практической конференции*. Пермь, с. 67–71 [Konyaev V. P., Kostitsyn V. G. (2001) On the biology of predatory fish of the Kama reservoir. *Fish resources of the Kama-Ural region and their rational use: Proceedings of the scientific and practical conference*. Perm, p. 67–71 (in Russian)]

Костицын В. Г. (2005) Исследование трофической структуры ихтиоценоза Камского водохранилища. *Вестник Пермского университета. Серия Биология*, 6: 137–144 [Kostitsyn V. G. (2005) Investigation of trophic pattern fish part of community the Kama-reservoir. *Bulletin of Perm University. Biology* [Vestnik Permskogo universiteta. Seriya Biologiya], 6: 137–144 (in Russian)]

Костицын В. Г. (2001) Влияние плавного лова на рыбные запасы и его регламентирование в фазе снижения популяционной численности. *Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование: Материалы научно-практической конференции*. Пермь, с. 73–77 [Kostitsyn V. G. (2001) The effect of smooth fishing on fish stocks and its regulation in the phase of population decline. *Fish resources of the Kama-Ural region and their rational use: Proceedings of the scientific and practical conference*. Perm, p. 73–77 (in Russian)]

Кузнецов В. А. (2010) Эффективность размножения, размерно-возрастная структура и рост судака *Stizostedion lucioperca* в Волжском плёсе Куйбышевского водохранилища за время его существования. *Вопросы рыболовства*, 11(1): 89–99 [Kuznetsov V. A. (2010) Efficiency of reproduction, size-age structure and growth pike perch *Stizostedion lucioperca* in Volzhsk stretch of

Kuibyshev water reservoir during its existence. *Problems of Fisheries* [Voprosy rybolovstva], 11(1): 89–99 (in Russian)]

Кузнецов В.А., Григорьев В.Н., Галанин И.Ф., Кузнецов В.В. (2012) Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* в верхней части Волжского плёса Куйбышевского водохранилища. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*, 14(1–8): 1894–1897 [Kuznetsov V.A., Grigoriev V.N., Galanin I.F., Kuznetsov V.V. (2012) Trade and biological characteristic of pike perch *Sander lucioperca* in the top part of Volga reach at Kuibyshev water basin. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences* [Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk], 14(1–8): 1894–1897 (in Russian)]

Левашина Н.В. (2018) Промыслово-биологическая характеристика популяции судака *Sander lucioperca* дельты Волги в современный период. *Вопросы рыболовства*, 19(3): 343–353 [Levashina N.V. (2018) Fishery and biological characteristics of the zander population *Sander lucioperca* delta of river Volga in the present period. *Problems of Fisheries* [Voprosy rybolovstva], 19(3): 343–353 (in Russian)]

Мельникова А.Г., Костицын В.Г., Коняев В.П., Истомин С.Г., Поносов С.В. (2007) Современное состояние ихтиофауны Камского и Воткинского водохранилищ и особенности ее промысловой эксплуатации. *Современное состояние, проблемы охраны и рациональное использование биоресурсов пресноводных водоемов. Том IV*. Пермь, ФГНУ «ГосНИОРХ» Пермское отделение, с. 3–37 [Melnikova A.G., Kostitsyn V.G., Konyaev V.P., Istomin S.G., Ponomov S.V. (2007) The current state of the ichthyofauna of the Kama and Votkinsk reservoirs and the peculiarities of its commercial harvesting. *The current state, problems of protection and rational use of biological resources of freshwater reservoirs. Volume IV*. Perm, FSSI “GosNIORKh” Perm Branch, p. 3–37 (in Russian)]

Мина М.В., Клевезаль Г.А. (1976) *Рост животных*. Москва, Наука, 291 с. [Mina M.V., Klevezal G.A. (1976) *The growth of animals*. Moscow, Nauka, 291 p. (in Russian)]

Михалев В.В., Мацкевич И.К. (2010) Современная морфометрия Камского водохранилища. *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*, 3: 4–18 [Mikhalev V.V., Matskevich I.K. (2010) Contemporary morphometry of the Kama reservoir. *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management* [Vodnoe khozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie], 3: 4–18 (in Russian)]

Михеев П.Б., Лесникова Т.В. (2014) Любительское рыболовство на Камском водохранилище (Пермский край). *Современное состояние водных биоресурсов. Материалы 3-й международной конференции*. Пищенко Е.В., Барсукова М.А., Морузи И.В. (ред.) Пермь, с. 127–128 [Mikheev P.B., Lesnikova T.V. (2014) Amateur fishing at the Kama reservoir (Perm Krai). *The current state of aquatic bioresources. Proceedings of the 3rd International Conference*. Pishchenko E.V., Barsukova M.A., Moruzi I.V. (eds.) Perm, p. 127–128 (in Russian)]

Паздерин В.П. (1975) К рыбохозяйственному освоению Камского и Воткинского водохранилищ. *Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Ученые записки № 338, Вып. I*. Пермь, с. 9–15 [Pazderin V.P. (1975) On the fishery development of the Kama and Votkinsk reservoirs. *Biological resources of the Kama reservoirs. Scientific Notes No. 338, Issue I*. Perm, p. 9–15 (in Russian)]

Попов П.А. (2010) *Формирование ихтиоценозов и экология промысловых рыб водохранилищ Сибири*. Малолетко А.М. (ред.) Новосибирск, Академическое издательство «Гео», 216 с.

[Popov P. A. (2010) *Formation of ichthyocenoses and ecology of commercial fish reservoirs in Siberia*. Maloletko A. M. (ed.) Novosibirsk, Geo, 216 p. (in Russian)]

Приказ Министерства сельского хозяйства РФ (Минсельхоз России) от 13.10.2022 г. № 695 «Об утверждении правил рыболовства для Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна» с изменениями и дополнениями [Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation (Ministry of Agriculture of Russia) of 13.10.2022 No. 695 “On approval of fishing rules for the Volga-Caspian fishery basin” with amendments and additions]

Пушкин Ю. А. (1965) К вопросу о численности и росте молоди рыб в Камском водохранилище. *Ихтиологическая и гидробиологическая характеристика Камских водохранилищ. Ученые записки № 125*. Пермь, с. 79–84 [Pushkin Yu. A. (1965) On the number and growth of juvenile fish in the Kama reservoir. *Ichthyological and hydrobiological characteristics of the Kama reservoirs. Scientific notes No. 125*. Perm, p. 79–84 (in Russian)]

Пушкин Ю. А. (1980) Характеристика современного состояния ихтиофауны и промысла в водоемах Пермской области и перспективы развития рыбного хозяйства. *Биологические ресурсы водоемов Западного Урала: Межвузовский сборник научных трудов*. Пермь, с. 91–103 [Pushkin Yu. A. (1980) Characteristics of the current state of ichthyofauna and fishing in the reservoirs of the Perm region and prospects for the development of fisheries. *Biological resources of reservoirs of the Western Urals: Interuniversity collection of scientific papers*. Perm, p. 91–103 (in Russian)]

Пушкин Ю. А. (1985) Обзор исследований по росту рыб Камских водохранилищ. *Биология водоемов Западного Урала: Межвузовский сборник научных трудов*. Пермь, с. 86–107 [Pushkin Yu. A. (1985) Review of studies on the growth of fish in the Kama reservoirs. *Biology of reservoirs of the Western Urals: Interuniversity collection of scientific papers*. Perm, p. 86–107 (in Russian)]

Пушкин Ю. А., Зиновьев Е. А. (1975) Размерно-возрастная изменчивость внешнеморфологических признаков хищных рыб камских водохранилищ. *Основы рационального использования рыбных ресурсов Камских водохранилищ: Межвузовский сборник научных трудов*. Пермь, с. 35–52 [Pushkin Yu. A., Zinoviev E. A. (1975) Size and age variability of external morphological features of predatory fish of the Kama reservoirs. *Fundamentals of rational use of fish resources of the Kama reservoirs: Interuniversity collection of scientific papers*. Perm, p. 35–52 (in Russian)]

Пушкин Ю. А., Антонова Е. Л. (1977) Тюлька *Clupeonella delicatula caspia morpha tscharchalensis* (Borodin) как новый компонент ихтиофауны Камских водохранилищ. *Труды Пермской Лаборатории ГосНИОРХ. Вып. 1*. Пермь, с. 30–47 [Pushkin Yu. A., Antonova E. L. (1977) Sprat *Clupeonella delicatula caspia morpha tscharchalensis* (Borodin) as a new component of the ichthyofauna of the Kama reservoirs. *Proceedings of the Perm Laboratory GosNIORH. Issue 1*. Perm, p. 30–47 (in Russian)]

Рабазанов Н. И., Бархалов Р. М., Бутаева А. К., Ашумова С. Г. (2017) Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander (Stizostedion) lucioperca* (Linnaeus, 1758) в Терско-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне с учетом внутренних водоемов Дагестана. *Вестник Дагестанского государственного университета. Серия 1: Естественные науки*, 32(2): 75–81 [Rabazanov N. I., Barkalov R. M., Butaeva A. K., Ashumova S. G. (2017) Fishing – biological characteristics of pikeperch *Sander (Stizostedion) lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Terek-Caspian fishery subdistrict considering inland waters of Dagestan. *Herald of Dagestan State University. Series*

I. *Natural Sciences* [Vestnik Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya I: Estestvennyye nauki], 32(2): 75–81 (in Russian)]

Родионова Л. А. (1986) Питание основных видов рыб Камского водохранилища. *Биологические ресурсы водоемов Западного Урала*. Пермь, с. 63–69 [Rodionova L. A. (1986) Feeding of the main fish species of the Kama reservoir. *Biological resources of reservoirs of the Western Urals*. Perm, p. 63–69 (in Russian)]

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология (2015) Герасимов Ю. В. (ред.) Ярославль, Филигрань, 418 с. [*Fish of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology* (2015) Gerasimov Yu. V. (ed.) Yaroslavl, Filigran, 418 p. (in Russian)]

Соловьева Н. С., Зиновьев Е. А. (1971) Изменение ихтиофауны Средней Камы после регулирования стока. *Биология рыб бассейна средней Камы: Ученые Записки Пермского Университета № 261, Выпуск 2*. Пермь, с. 3–16 [Solovyova N. S., Zinoviev E. A. (1971) The change in the ichthyofauna of the Middle Kama after the regulation of the flow. *Biology of fish of the Middle Kama basin: Scientific Notes of Perm University No. 261, Issue 2*. Perm, p. 3–16 (in Russian)]

Усольцев Э. А. (1969) Материалы по морфометрии и возрастной изменчивости судака Камского водохранилища. *Биология рыб бассейна средней Камы: Ученые записки ПГУ № 195*. Пермь, с. 31–40 [Usoltsev E. A. (1969) Materials on morphometry and age variability of pikeperch of the Kama reservoir. *Biology of fish of the Middle Kama basin: Scientific notes of PSU No. 195*. Perm, p. 31–40 (in Russian)]

Чугунова Н. И. (1959) *Руководство по изучению возраста и роста рыб*. Москва, Издательство Академии наук СССР, 164 с. [Chugunova N. I. (1959) *Guide to the study of the age and growth of fish*. Moscow, USSR Academy of Sciences, 164 p. (in Russian)]

Шашуловский В. А., Мосияш С. С. (2003) Опыт оценки неучтенного промыслового вылова рыбы (на примере Волгоградского водохранилища). *Рыбное хозяйство*, 4: 44–46 [Shashulovskiy V. A., Mosiyash S. S. (2003) An experience of estimating the unaccounted commercial fishing (by the example of Volgograd reservoir). *Fisheries* [Rybnoe khozyaistvo], 4: 44–46 (in Russian)]

Abdolmalaki S., Psuty I. (2007) The effects of stock enhancement of pikeperch (*Sander lucioperca*) in Iranian coastal waters of the Caspian Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 64(5): 973–980

Ali M. A., Ryder R. A., Anctil M. (1977) Photoreceptors and visual pigments as related to behavioral responses and preferred habitats of perches (*Perca* spp.) and pikeperches (*Stizostedion* spp.). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34(10): 1475–1480

Andersson M., Degerman E., Persson J., Ragnarsson-Stabo H. (2015) Movements, recapture rate and length increment of tagged pikeperch (*Sander lucioperca*) – a basis for management in large lakes. *Fisheries Management and Ecology*, 22(6): 450–457

Buijse A. D., Houthuijzen R. P. (1992) Piscivory, growth, and size-selective mortality of age 0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(5): 894–902

Collette B. B., Ali M. A., Hokanson K. E. F., Nagiec M., Smirnov S. A., Thorpe J. E., Weatherley A. H., Willemsen J. (1977) Biology of the percids. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34(10): 1890–1899

R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>

- Froese R. (2006) Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4): 241–253
- Lappalainen J. (2001) *Effects of environmental factors, especially temperature, on population dynamics of pikeperch (Stizostedion lucioperca (L.))*. PhD Thesis. University of Helsinki, 28 p.
- Lehtonen H., Hansson S., Winkler H. (1996) Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area. *Annales Zoologici Fennici*, 33(3–4): 525–535
- Nagiec M. (1977) Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34(10): 1581–1585
- van Densen W.L. T., Grimm M.P. (1988) Possibilities for stock enhancement of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in order to increase predation on planktivores. *Limnologica*, 19(1): 45–49
- Wysujack K., Kasprzak P., Laude U., Mehner T. (2002) Management of a pikeperch stock in a long-term biomanipulated stratified lake: efficient predation vs. low recruitment. *Hydrobiologia*, 479(1–3): 169–180