

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»
Пермский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ПермНИРО»)

На правах рукописи



Казаринов Семен Николаевич

**ПРОМЫСЛОВО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СУДАКА *SANDER
LUCIOPERCA* L. КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

1.5.13. Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Быков Андрей Дмитриевич,
кандидат биологических наук

Пермь, 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	10
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	17
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ СУДАКА	26
3.1. Физико-географическая характеристика	26
3.2. Особенности гидрологического режима	27
3.3. Химический состав воды.....	28
3.4. Гидробиологическая характеристика	30
3.5. Ихтиофауна.....	32
ГЛАВА 4. БИОЛОГИЯ СУДАКА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....	34
4.1. Возрастной состав	34
4.2. Особенности роста судака.....	36
4.3. Половой состав.....	49
4.4. Сроки полового созревания	51
4.5. Плодовитость и ГСИ.....	53
4.6. Сроки протекания нереста в условиях температурного режима Камского водохранилища	59
4.7. Питание	61
ГЛАВА 5. РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ СУДАКА И МЕРЫ ПО РАЦИОНАЛЬНОМУ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ ЗАПАСА ВИДА.....	75
5.1. Промышленное рыболовство.....	75
5.2. Динамика численности популяции и состояние запаса	86
5.3. Оценка неучтенного изъятия рыбы на промысле.....	88
5.4. Оценка обоснования установленной промысловой меры	91
5.5. Любительское рыболовство	94
5.6. Рекомендации по рациональному использованию запаса	99
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	101

ВЫВОДЫ	104
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	106
ПРИЛОЖЕНИЯ	129

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) является одним из наиболее высоколиквидных объектов промышленного рыболовства (Леваншина, 2018; Jakubavičiūtė et al., 2022; Бархалов и др., 2024; Vayghan A., Ghanbarzadeh M., 2025). В Российской Федерации судак относится к ценным видам водных биологических ресурсов (Об утверждении..., 2019). Во внутренних водоемах России ежегодный промышленный вылов судака за период 2014–2023 гг. колебался в пределах от 2,16 до 4,14 тыс. т. Среди российских водохранилищ наибольший объем вылова судака наблюдается в Цимлянском водохранилище, расположенном в Азово-Черноморском рыбохозяйственном бассейне. Уловы судака в этом водоеме за период 2014–2023 гг. колебались от 125 до 332 т, что составляло от 8,1 до 20,9% суммарного вылова судака в такой группе водных объектов как водохранилища (Быков и др., 2024).

В водохранилищах Волжско-Камского каскада, в том числе Камском водохранилище, судак является одним из важнейших объектов промышленного и любительского рыболовства (Коваленко, 2015; Анохина и др., 2023; Катаев и др., 2023; Коновалов и др., 2023; Быков и др., 2024). Помимо этого, судак также интенсивно вылавливается как объект ННН (незаконного, несообщаемого и нерегулируемого) промысла (Казаринов и др., 2023г; Леонтьев и др., 2023). В Камском водохранилище судак в настоящее время является одним из ведущих объектов промысла, в последние десятилетия доля этого вида составляет в среднем около 10% от общего промыслового вылова рыбы. В последние два десятилетия, промышленный вылов судака в данном водоеме увеличивался, достигнув в 2024 г. максимального за весь период наблюдений объема – 61 т. Ранее, максимальные уловы были зафиксированы в 1968 г. – 49,6 т и 1988 г. – 31,7 т. Увеличение объемов промышленного вылова судака в Камском водохранилище в последние годы связано с рядом факторов, наиболее значимыми из которых являются: рост промысловой нагрузки на запасы крупночастиковых видов рыб, улучшения достоверности рыбопромысловой статистической отчетности, а также рост численности популяции судака в данном водоеме.

Являясь широко распространённым видом, судак, характеризуется различиями в скорости линейного и весового роста (Argillier et al., 2003; Коваленко и др., 2012; Bouamra et al., 2017; Семенченко, Островская, 2020), сроков наступления половой

зрелости (Сахаров, 1985; Весер, 1999; Рюкшиев, 2010; Коваленко и др., 2012; Ozyurt et al., 2012) и репродуктивных показателей (Сахаров, 1985; Кравцов, Таразанов, 1999; Весер, 1999; Биоресурсы ..., 2008), что во многом определяет специфику формирования промыслового запаса вида в водоемах различного типа (Малкин, 1999; Яржомбек, 2006). Поэтому изучение биологии вида в границах одного водоема является важным элементом наблюдений за изменчивостью вида в целом по ареалу, а также понимания закономерности динамики промыслового запаса с целью ведения рационального промысла.

Большая часть ихтиологических исследований, посвященных изучению отдельных аспектов биологии судака Камского водохранилища, осуществлялась в 1960–1990-е годы XX века. В последние два десятилетия результаты таких работ носили единичный характер (Кузьмина и др., 2011).

Таким образом, в целях рационального использования промыслового запаса судака Камского водохранилища в условиях интенсивной рыболовной нагрузки возникла необходимость изучения отдельных аспектов биологии этого вида, проведения оценки состояния его запасов в водохранилище и актуализации мер регулирования добычи (вылова) данного вида на современном этапе существования экосистемы Камского водохранилища.

Цели и задачи. Целью работы является – оценить биологические показатели, динамику состояния запаса и влияние промысловой нагрузки на судака Камского водохранилища, а также разработать рекомендации по рациональной эксплуатации судака в Камском водохранилище.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Выявить особенности размерно-возрастного состава, роста, плодовитости и питания судака на современном этапе существования Камского водохранилища.
2. Охарактеризовать многолетнюю динамику численности и биомассы промыслового запаса судака в первой четверти XXI века.
3. Дать оценку влияния различных видов рыболовства, в том числе незаконного, несообщаемого и нерегулируемого промысла на состояние популяции судака Камского водохранилища в первой четверти XXI века.

4. На основании биологических показателей и возрастной динамики биомассы запаса оценить обоснованность установленного Правилами рыболовства промыслового размера судака Камского водохранилища.

5. На основе анализа полученных данных по биологическим показателям, динамике запаса и мер регулирования промысла разработать рекомендации по рациональной эксплуатации судака Камского водохранилища.

Научная новизна.

За весь период существования экосистемы Камского водохранилища впервые приводится комплексная оценка биологических показателей судака, с учетом географической изменчивости отдельных аспектов его биологии в границах данного водоема.

Впервые для Волжско-Камского бассейна выполнена оценка объемов неучтенного вылова на водоеме с использованием нового методического подхода, основанного на соотношении видового состава рыб в обследованных промысловых уловах и сведений по вылову, отраженных в официальной промысловой статистике.

Впервые была выполнена комплексная оценка влияния различных видов рыболовства, в том числе незаконного, несообщаемого и нерегулируемого промысла (ННН-промысел), на состояние популяции судака Камского водохранилища в первой четверти XXI века.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Результаты данной работы позволяют оценить современное состояние популяции судака Камского водохранилища и расширяют сведения по отдельным аспектам его биологии в данном водоеме.

Полученные результаты исследования репродуктивной биологии судака Камского водохранилища важны при планировании рыбоводных мероприятий, связанных с искусственным воспроизводством вида в условиях Пермского края.

На основе изложенных в работе положений по оценке неучтенного изъятия и объемов любительского вылова судака в водоеме была проведена корректировка промыслового запаса и прогноза ОДУ для этого вида, что привело к росту официально регистрируемых промысловых уловов судака в Камском водохранилище.

Разработанные меры по регулированию добычи (вылова) этого вида могут быть использованы для ведения устойчивого и рационального промысла судака в Камском водохранилище.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Размерно-возрастная структура, темп линейного роста, сроки полового созревания судака различаются по районам Камского водохранилища. Выраженные отличия судака из разных участков Камского водохранилища по линейному росту и половому созреванию являются проявлением индивидуальной изменчивости отдельных биологических признаков вида, отражающих различия среды его обитания в обследованных районах данного водоема.

2. Рост биомассы промыслового запаса судака в Камском водохранилище в настоящее время обусловлен улучшениями условий его нагула и изменением спектра питания, связанного с распространением тюльки *Clupeonella cultriventris* в водоеме.

3. Предложенная методика по расчету неучтенного изъятия рыбы показала значительное расхождение полученных данных с данными официальной статистики по наиболее ценным промысловым видам рыб в Камском водохранилище, что в дальнейшем позволяет использовать этот метод для определения возможного неучтенного изъятия рыбы на других водных объектах.

4. Предложенные рекомендации по регулированию промысла будут способствовать сохранению и увеличению промыслового запаса судака в водохранилище.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов работы обеспечена большим объемом исследованного материала, собранного и обработанного с применением современных методов ихтиологических исследований и статистической обработки данных. Результаты исследования прошли независимое рецензирование в ряде публикаций в научных журналах перечня ВАК.

Отдельные разделы диссертации были изложены на II Международной научно-практической конференции «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность» (Севастополь, 2022), IX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» (Пермь, 2023), материалах Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию создания Санкт-Петербургского филиала ГНЦ

РФ ФГБНУ «ВНИРО» "ГосНИОРХ" им. Л.С. Берга») «Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы» (Москва, 2024), а также в материалах X Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» (Пермь, 2025).

Публикации. Результаты исследований, изложенных в диссертации, опубликованы в шести статьях, включенных в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий ВАК при Министерстве образования и науки Российской Федерации. Из них три статьи, переводные версии которых включены в российские научные журналы, рецензируемые в международных аналитических базах Scopus и Web of Science.

Личный вклад автора. Сбор ихтиологического материала на Камском водохранилище осуществлялся в период с 2015 по 2025 гг. лично автором и при непосредственном участии автора. В этот период автор определял направления исследований на водоеме, непосредственно участвовал в сборе ихтиологического материала, последующей обработке данных в полевых условиях и в лаборатории Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО». На основе полученных результатов автором были подготовлены 6 публикаций, опубликованных в рецензируемых научных журналах рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы.

Диссертационная работа изложена на 136 страницах и содержит 27 таблиц и 22 рисунка. Рукопись состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 228 цитируемых источника, и шести приложений.

Благодарности

Автор выражает глубокую и искреннюю благодарность своему научному руководителю – ведущему научному сотруднику отдела пресноводных рыб Департамента водных биоресурсов и среды их обитания ФГБНУ «ВНИРО», кандидату биологических наук Андрею Дмитриевичу Быкову за оказанную помощь и поддержку в период написания диссертации.

Автор глубоко благодарит сотрудников Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО» И.Н. Мерзлякова, Л.В. Мерзлякову, С.В. Поносова, А.А. Каралаш, Е.Ю. Крайнева за предоставленные первичные данные, за оказанную помощь в сборе и последующей обработке первичного ихтиологического материала и подготовку публикаций по темам

исследований. Вклад коллектива специалистов, осуществлявших помощь на всех этапах работ, отражен в совместных публикациях.

Автор выражает благодарность сотрудникам Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО» С.П. Огородову, А.В. Токареву, а также главному специалисту Камско-Волжского филиала ФГБУ Главрыбвод В.Н. Шилову за помощь в сборе первичного ихтиологического материала; начальнику отдела государственного контроля, надзора и охраны водных биологических ресурсов по Пермскому краю О.Н. Ельченковой за предоставление архивных материалов и современных данных по промышленному рыболовству на Камском водохранилище; заведующему кафедрой зоологии позвоночных и экологии ПГНИУ М.А. Бакланову за помощь, оказанную в процессе написания диссертационной работы. Отдельную сердечную признательность автор выражает доценту кафедры зоологии позвоночных и экологии ПГНИУ, кандидату биологических наук П.Б. Михееву за всестороннюю помощь, оказываемую в процессе работы.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Нативный ареал обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) охватывает бассейны Аральского, Черного и Каспийского и Балтийского морей (Берг, 1949; Никольский, 1974; Svärdson, Molin, 1973; van Densen, Grimm, 1988; Wyszjack et al., 2002). Также судак населяет солоноватые воды, образуя полупроходные формы в Балтийском, Каспийском, Черном и Азовском морях (Берг, 1949; Lehtonen et al., 1996; Денисенко, 2017; Рабазанов и др., 2017). Судак обитает преимущественно в мезотрофных водоемах большой площади с благоприятным кислородным режимом (Nagies, 1977). В настоящее время, в результате направленной интродукции, ареал вида простирается от Западного Китая до Западной Европы и Азорских островов. Южная граница расселения охватывает Северную Африку. Помимо этого, обыкновенный судак был вселен в ряд озер Северной Америки (Lappalainen et al., 2003; M'Hetli et al., 2011; Bouamra et al., 2017).

Судак является важным объектом промышленного рыболовства. В Российской Федерации основной объем промышленного вылова судака осуществляется в больших озерах (таблица 1.1). На три озера Западного рыбохозяйственного бассейна – Ильмень, Ладожское и Псковско-Чудское, за период 2014–2023 гг. приходилось 32,8–84,4% всего вылова судака в данной группе водоемов (Быков и др., 2024).

Таблица 1.1 – Динамика промышленных уловов (тыс. т) судака во внутренних пресноводных водных объектах Российской Федерации в 2014–2023 гг. (Бражник и др., 2025).

Категория водоемов	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
Водохранилища	0,88	0,97	1,10	1,04	1,13	1,27	1,36	1,55	1,51	1,64
Озера	1,20	1,27	1,11	1,38	1,50	1,53	1,96	1,73	2,06	2,15
Реки	0,09	0,09	0,12	0,12	0,18	0,15	0,21	0,22	0,28	0,35
Всего:	2,16	2,33	2,33	2,54	2,80	2,94	3,54	3,51	3,86	4,14

В водохранилищах Волжско-Камского бассейна в последнее десятилетие наблюдается рост объемов промышленного освоения судака. В Воткинском водохранилище промышленный вылов судака в 2024 г. достиг 76,3 т (Материалы..., 2025). В Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах начиная с 2000-х гг. также

наблюдалась тенденция увеличения промысловых запасов судака, в результате чего уловы данного вида в Нижнекамском водохранилище выросли с 3,7 до 46,5 т (Анохина и др., 2023), в Куйбышевском водохранилище с 83,6 до 390,4 т (Шакирова и др., 2023). В Горьковском и Чебоксарском водохранилищах уловы судака выросли до 40 т (Минин и др., 2023), в Чебоксарском до 47,1 т (Катаев и др., 2023). В Камском водохранилище в последние годы промышленный вылов судака является максимальным за все время существования промысла, составив в 2023 г. 57 т, а в 2024 г. – 61 т (Материалы..., 2025).

Являясь традиционным объектом промышленного рыболовства, биология судака хорошо изучена на примере многих водоемов России и за рубежом. Исследован рост судака в разнотипных водоемах (Becer, 1999; Hahlbeck, Müller, 2003; Argillier et al., 2003; Коновалов, 2004; Balik et al., 2004; Abdolmalaki, Psuty, 2007; Кузнецов, 2010; Коваленко и др., 2012; Kamilov et al., 2017; Семенченко, Островская, 2020; Интересова и др., 2024).

В границах нативного и нового ареала питание взрослых рыб и молоди судака подробно изучено (Лапицкий, 1970; Негоновская, 1972; Закора, 1974; Collette et al., 1977; Гостев, Козловский, 1986; Антонова, 1988; Болотова и др., 1995; Коновалов, 2004; Keskinen, Marjomäki, 2004; Степанов, Кияшко, 2008; Подойницын, 2010; Коваленко, 2015; Рыбы..., 2015; Визер, Дорогин, 2016; Gerasimov, Strel'nikova, 2016; Шакирова и др., 2017; Bousseba et al., 2020; Иванова и др., 2020; Семенченко, Островская, 2020; Быков, 2023). Судак является биомелиоратором, целенаправленное вселение которого в водоемы способствует уменьшению количества малоценных и сорных видов рыб, создающих пищевую конкуренцию ценным промысловым видам (Lappalainen et al., 2003; M'Hetli et al., 2011; Семенченко, Подорожнюк, 2014; Шаповалов, 2018). В спектр питания судака бóльших размеров в крупных озерах Северо-Запада и верхневолжских водохранилищах в центральной части России входят, как правило, массовые мелкие виды рыбы, большей частью являющихся обитателями пелагиали – корюшка (снеток), ряпушка и тюлька. В южных регионах России – это уклейка, чехонь, плотва, серебряный карась и бычки (Лапицкий, 1970; Негоновская, 1972; Keskinen, Marjomäki, 2004; Подойницын, 2010; Коваленко, 2015; Рыбы..., 2015; Шакирова и др., 2017). В тоже же время, сведения по питанию судака в бассейне Верхней и Средней Волги немногочисленны (Gerasimov, Strel'nikova, 2016; Шакирова и др., 2017), а современные данные о питании судака бассейна Камы, к которому относится Камское водохранилище, и где проходит северо-восточная граница нативного

ареала вида, в литературе отсутствуют. Следует отметить, что в последние десятилетия в структуре ихтиофауны водохранилищ Волжско-Камского каскада произошли изменения, которые отразились на характере пищевых предпочтений судака. Прежде всего, это связано с вселением, либо более широким распространением в водоемах вселенца – черноморско-каспийской тюльки (Шакирова и др., 2013; Рыбы..., 2015; Шакирова, и др., 2015). В Куйбышевском и Рыбинском водохранилищах тюлька стала играть важную роль в питании судака (Рыбы ..., 2015; Шакирова и др., 2017; Иванова и др., 2020). Трансформации в ихтиоценозах и цепях питания могут являться следствием климатических изменений, наблюдающихся в последние десятилетия. В исследованиях по питанию судака Камского водохранилища за 70–80 годы XX века тюлька отсутствовала (Бривкальн, 1975; Родионова, 1986), и появилась только в 90-х годах (Костицын, 2005).

Исследования по репродуктивной биологии судака представлены в работах Г.Г. Перминова (1975), В.А. Сахарова (1985), М.В. Кравцова и В.И. Таразанова (1999) и других авторов (Весер, 1999; Ислам, 2004; Биоресурсы..., 2008; Зыков, Иванов, 2008; Рюкшиев, 2010; M'Hetli et al., 2011; Коваленко и др., 2012; Павлов, Габаев, 2012; Ozyurt et al., 2012; Герасимов и др., 2013; Семенченко, Подорожнюк, 2014; Trip et al., 2014; Рыбы..., 2015; Самойлов, 2017; Шаповалов, 2018; Álvarez-Noriega et al., 2023; Dekhkonova, 2023). Сроки наступления половозрелости судака в пределах ареала варьируют от одного до трех лет у южных популяций вида (Сахаров, 1985; Весер, 1999; Коваленко и др., 2012; Ozyurt et al., 2012) и до 7 лет у северных популяций (Биоресурсы..., 2008). В зависимости от географического положения водоема индивидуальная плодовитость судака варьирует от 151,7 тыс. (Весер, 1999), до 1500 тыс. икринок у судака Онежского озера (Биоресурсы ..., 2008), относительная плодовитость – от 31 (Сахаров, 1985) до 467 шт./г тела (Lappalainen et al., 2003).

В границах нативного и нового ареала судак по отношению к условиям естественного воспроизводства характеризуется высокой степенью адаптации к диапазону глубин, температурному режиму, и характеру нерестового субстрата (Королев, 1999; Весер, 1999; Самойлов, 2017; Биоресурсы ..., 2008; M'Hetli et al., 2011; Коваленко и др., 2012; Шаповалов, 2018; Шакирова и др., 2022). Описанный в литературе диапазон температур прохождения нереста судака колеблется от 8–10°C в его начале и до 24°C в завершении (Lappalainen et al., 2003). В то же время большинство

авторов указывают на прохождение пика нереста при температуре от 12 до 17°C. Этот интервал температур совпадает с экспериментальными данными, полученными при исследовании ранних этапов онтогенеза судака (Королев, 1999), которые показали, что оптимальная температура развития икры судака лежит в пределах 12–15°C. Пороговые значения температуры воды для развития икры составляют от 8 до 18°C, выход за пределы этого диапазона приводит к нарушению нормального хода эмбриогенеза, возникновению уродств и способствует повышенному отходу икры рыб.

Для описания географической изменчивости сроков протекания нереста Lappalainen et al. (2003) была предложена формула расчета теоретических возможных сроков для популяций судака средних широт. Уравнение имеет следующий вид:

$$O = 0,0107 \times L^{2,32},$$

где O – начало нереста в количестве дней от начала года; L — это широта (градусы северной широты).

Интервал глубин, на которых происходит нерест, согласно литературным данным, варьирует от 0,5 до 12 м. Субстратом для икры может служить песчаное, каменисто-песчаное, галечное дно с растительным и древесным субстратом. В водохранилищах России нерест судака протекает как в затопленных участках русла с глубинами до 10 м, так и в верховьях притоков. Возможность откладывать икру в пределах широкого диапазона глубин позволяет нивелировать степень негативного влияния сезонных колебаний уровенного режима на выживаемость икры (Рыбы ..., 2015; Кузнецов, 2010;).

В Камском водохранилище, образованном в 1954 г., исследования по динамике промысловых уловов рыбы и отдельных аспектов биологии судака, как составляющего элемента ихтиофауны водоема осуществлялись с первых лет существования водоема (Остроумов, Костарев, 1959; Букирев, Соловьева, 1959; Троицкая, 1961; Дубова, Соловьева, 1965; Пушкина, 1965). Большая часть публикаций была посвящена, прежде всего, промысловой составляющей и объектами исследования, помимо судака, являлись 10–12 основных промысловых видов рыб. Анализ динамики вылова рыбы осуществлялся по данным официальной рыбопромысловой статистики в целом по водохранилищу, а также в разрезе промышленного вылова рыбы по районам водоема, с учетом оценки промысловой нагрузки на рыбные ресурсы в целом (Остроумов, Костарев, 1959; Дубова, Соловьева, 1965; Пушкина, 1965; 1980; Соловьева, Зиновьев,

1971; 1975; Зиновьев, Соловьева, 1975а; 1975б; Паздерин, 1975; Пушкин, 1978; 1980; 1985; 1988; Костицын, 2013).

Ретроспективные данные по линейному росту судака приводятся в работах, охватывающих период с 1957 по 2001 гг. (Букирев, Соловьева, 1959; Троицкая, 1961; Зиновьев, Соловьева, 1975а; Пушкин, 1985; Коняев, Костицын, 2001; Мельникова и др., 2007). Ретроспективные данные по линейному росту судака представлены работами, охватывающими исследование роста судака за период 1957–2001 гг. В публикациях отражены данные по линейному росту судака как в целом по Камскому водохранилищу (Букирев, Соловьева, 1959; Зиновьев, Соловьева, 1975а; Мельникова и др., 2007), так и по линейному росту судака на разных участках водоема (Троицкая, 1961; Пушкин, 1980; Коняев, Костицын (2001). Ю.А. Пушкиным (1985) приведен осредненный рост судака по районам водоема за период 1976–1980 гг., размеры выборок составляли от 10 до 52 рыб. Осредненные данные по росту судака Камского водохранилища в целом за период 1985–2001 гг. (16 лет) также приведены в работе А.Г. Мельниковой с соавторами (2007). П.В. Коняевым и В.Г. Костицыным (2001) представлены данные по росту судака в различных районах водохранилища с 1986 по 1999 г., полученные методом обратного расчисления. Исследование питания судака в первые десятилетия существования водоема приведены в публикациях М.А. Бривкальна (1975), Л.А. Родионовой (1986) и Е.Л. Антоновой (1988). Последнее исследование по питанию судака Камского водохранилища относится к периоду 1989–1998 гг. (Костицын, 2005). Сведения о плодовитости судака представлены в работах Н.С. Соловьевой (1965), И.А. Семченко (1972), Е.А. Зиновьева и Н.С. Соловьевой (1975а) и Ю.А. Пушкина (1988). За исключением работы Е.А. Зиновьева и Н.С. Соловьевой (1975а), посвященной изучению биологии судака Камского водохранилища, репродуктивные характеристики судака в публикациях представлены в виде диапазона показателей индивидуальной и относительной плодовитости. Сроки нереста и температурный режим его протекания, соотношение производителей приведены в публикациях С.Н. Зиновьевой (1985), Г.М. Шилоносова с соавт. (1986), О.Н. Ельченковой (2008а), Ю.В. Кузьминой с соавт. (2011). Исследованиям по миграциям рыб Камского водохранилища, в том числе судака, посвящена публикация Т.А. Поповой и Г.Ф. Костарева (1975). На водоеме осуществлялись исследования по изучению влияния стоков промышленных предприятий на ихтиофауну водоема (Пушкина, 1971; Пушкин, Зиновьев, 1978;

Гольдин, Соловьева, 1978; Гольдин, 1980; Костицын, 2001) и на условия воспроизводства рыб (Пушкина, 1971). Рекомендации по ведению промысла рыбы на Камском водохранилище опубликованы в работах В.Г. Костицына (2001) и О.Н. Ельченковой, (2008б). В.Г. Костицыным (2001) предлагалось установить на водоемах Камско-Уральского региона за пользователями количество рыбаков и допустимое количество орудий лова с указанием их размеров, шага ячеи, с расчетом для каждого участка лова по сезонам. О.Н. Ельченковой, (2008б) был проведен анализ уловов ставных сетей с шагом ячеи 60 мм и выданы рекомендации по возможности использования этих орудий лова на водоеме в дальнейшем. Информация по возможным объемам неучтенного изъятия рыбы на разных этапах существования Камского водохранилища представлена в публикациях А. И. Букирева с соавт. (1959), Н.С. Соловьёвой и Е.А. Зиновьева (1971), В.П. Паздерина (1975), Ю.А. Пушкина (1980), А.Г. Мельниковой с соавт. (2007), В.Г. Костицына (2001; 2013). Представленные в этих публикациях сведения по объемам неучтенного изъятия рыбы имеют оценочный характер, неподтвержденный какими либо фактическими исследованиями. Оценки объемов вылова рыбы рыбаками-любителями на Камском водохранилище представлены в работах Ю.А. Пушкина и Е.А. Зиновьева (1978), Ю.А. Пушкина (1980), П.Б. Михеева и Т.В. Лесниковой (2014).

Таким образом, анализ литературных источников показал, что ретроспективная изученность промысла и биологии судака в Камском водохранилище представлена большей частью публикациями, охватывающими первые десятилетия существования водоема. Имеющиеся сведения по биологии судака, как правило, базируются на ограниченном количестве фактического материала и имеют разрозненный, фрагментарный характер, что не позволяет провести комплексную объективную оценку биологических параметров судака на разных этапах существования Камского водохранилища в целом. Оценка влияния промысловой нагрузки на популяцию судака проводилась только на анализе динамики официальных данных промысловой статистики. Прикладных исследований по оценке изъятия рыбы ННН-промыслом и любительским рыболовством на Камском водохранилище не проводилось. При этом, учитывая значительную площадь Камского водохранилища, отдельные районы которого значительно отличаются по морфометрическим (Матарзин, Мацкевич, 1970) и климатическими особенностями, вследствие выраженной географической ориентации

водохранилища с юга на север, исследования биологии судака и влияния эксплуатации его популяции различными видами рыболовства являются актуальными в настоящее время.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ихтиологический материал был собран автором и другими сотрудниками Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО» в период с 2015 по 2024 гг. на пяти учетных станциях, расположенных на разных участках Камского водохранилища (рисунок 2.1). Станция 1 находится в нижнем районе водохранилища, станции 2–4 в центральном районе и станция 5 – в верхнем районе. Для выделения границ районов проведения исследований использована схема районирования водохранилища, предложенная Ю.В. Матарзиным и И.К. Мацкевичем (1970) и использованная в дальнейшем В.В. Михалевым и И.К. Мацкевичем (2010) (Приложение А).

Автор непосредственно участвовал в 62 экспедиционных выездах, количество собранного с участием автора материала по судаку составило более 4.5 тысяч рыб. Автором определен возраст у 7.5 тыс. экз. судака, отловлено и отобраны пробы для исследования плодовитости – 85 экз. судака, непосредственно обработана в лаборатории 131 проба. С участием автора было отобрано и обработано для исследования питания 432 судака. Автор участвовал в 34 съемках по исследованию любительского рыболовства на водохранилище.

Объем собранного и обработанного материала за период полевых работ на Камском водохранилище по судаку представлен в таблице 2.1.

Таблица 2.1 – Объем собранного и обработанного ихтиологического материала за период 2015–2024 гг. на Камском водохранилище, экз.

Биологические показатели	Количество, экз.
Стадии созревания и половой состав	673
Плодовитость	156
Питание	573
Определение возраста	8 022
Размерно-весовые промеры	10 627

Сбор и обработку ихтиологического материала проводили согласно общепринятым ихтиологическим методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966). Длину рыб измеряли на измерительной доске до конца чешуйного покрова (SL) с точностью до 0,1 см, массу

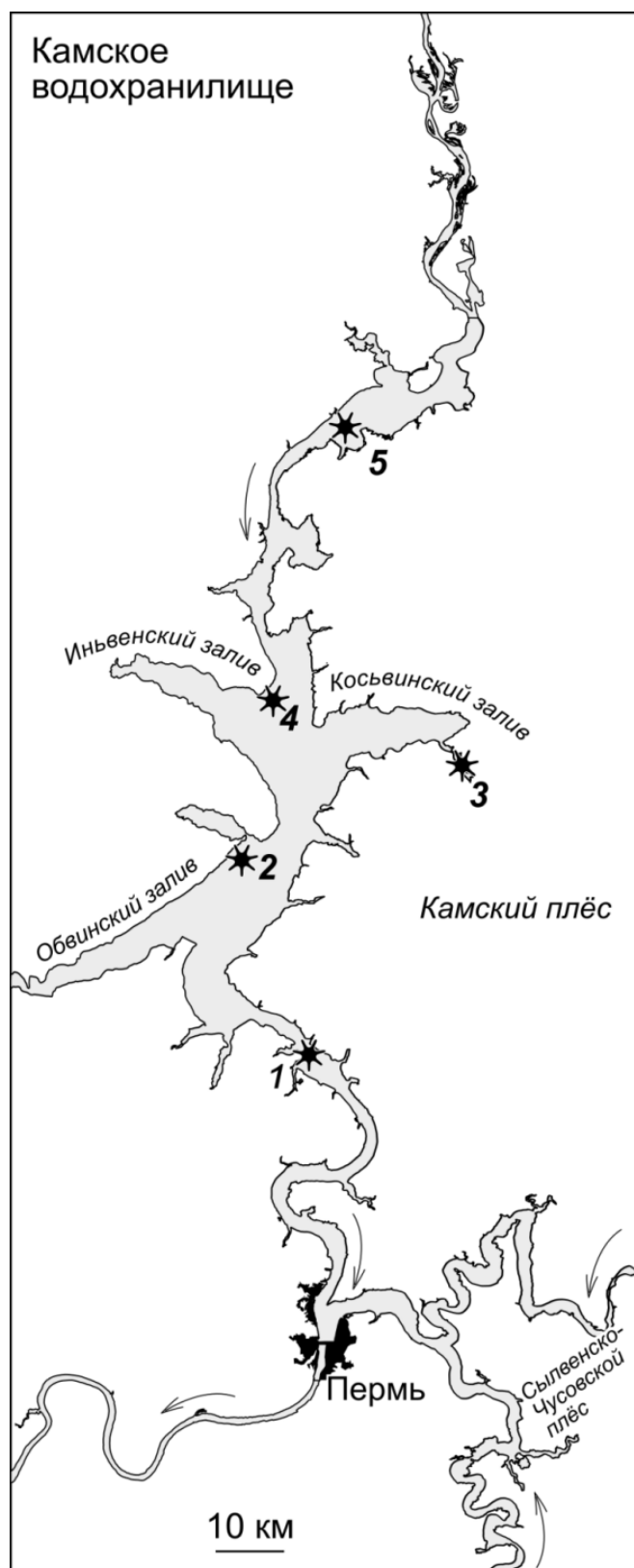


Рисунок 2.1 – Карта-схема расположения учетных станций по сбору ихтиологического материала на Камском водохранилище в 2015–2024 гг.: 1–5 – номера станций: 1 – станция №1 (г. Добрянка); №2 – станция 2 (г. Чермоз); №3 – станция 3 (устье р. Косьва); №4 – станция 4 (о. Бор); №5 – станция 5 (с. Таман).

рыб взвешивали на весах с точностью до 1 г. Возраст рыб определяли по чешуе с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10.

В расчетах численности рыб за единицу промыслового усилия принимали стандартную сетепостановку (ст./сеть) – стандартизированный улов на одностенную ставную сеть с определенным шагом ячеи (от 30 до 70 мм), площадью сетеполотна равного 75 м², длиной 37,5 м, высотой 2,0 м, с периодом застоя сети равного одним суткам (24 ч).

Линейный рост рыб описывался с помощью уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1957):

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

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.

Для определения соотношения длины и массы применяли степенную функцию:

$$W = a \times L^b, \quad (2)$$

где W – масса рыбы; L – длина рыбы; a и b – параметры уравнения.

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

$$Kn = 100 \times \frac{W}{aL^b}, \quad (3)$$

где W – масса рыб (г), L – длина рыб (см), a и b – параметры уравнения зависимости длина-масса.

Стадии зрелости гонад судака определяли по методике В.А. Мейена (1938). Пробы на плодовитость собирали у самок судака на IV стадии зрелости гонад в полевых условиях. Обработку проб проводили в лабораторных условиях. Массу гонад взвешивали с точностью до 0,1 г. Навеску икры для расчета индивидуальной плодовитости отбирали из передней, средней и задней частей обеих гонад и взвешивали с точностью до 0,01 г с последующей фиксацией в 4%-ном растворе формалина.

Индивидуальную абсолютную плодовитость ($ИАП$) рассчитывали по формуле:

$$ИАП = \frac{q_{гон} \times n}{q_{нав}}, \quad (4)$$

где $q_{гон}$ – масса гонад, $q_{нав}$ – масса навески, n – число икринок в навеске.

Относительную плодовитость ($ОП$) определяли как количество икринок в 1 г массы тела самок без внутренностей (Правдин, 1966), по формуле:

$$ОП = \frac{ИАП}{q}, \quad (5)$$

где q – масса рыбы без внутренностей.

Гонадосоматический индекс ($ГСИ$) определяли только для самок на IV стадии зрелости гонад по формуле:

$$ГСИ = \frac{q_{гон} \times 100}{q}, \quad (6)$$

где $q_{гон}$ – масса гонад, q – масса рыбы без внутренностей.

Сбор материала для исследования питания судака осуществляли в различные сезоны года в станциях 2 (г. Чермоз), 4 (о. Бор) и 5 (с. Таман) (рис. 1). Массу пойманных рыб определяли с точностью до 1 г, при массе рыб менее 20 г, измерения проводили с точностью до 0,1 г. Извлекали желудочно-кишечный тракт, содержимое ЖКТ просматривали в полевых условиях на свежем материале. В пищевом комке определяли состав кормовых объектов, подсчитывали количество рыб и их видовой состав, измеряли длину жертв (SL) с точностью до 0,1 см, массу жертв с точностью до 0,1 г (Методическое ..., 1974; Фортунатова, Попова, 1973).

Массу жертв, находящихся на II–III стадиях переваренности (Чучукало, Напазаков, 1999) восстанавливали с использованием уравнения «длина-масса», определенного для конкретного вида рыб в период сбора материала.

Значение отдельных видов рыб в питании судака на каждой станции и сезоне сбора материала оценивали по доле их встречаемости, выраженной в процентах от общего числа жертв по формуле:

$$N_o = \left(\frac{N}{N_a} \right) \times 100\%, \quad (7)$$

где N – количество особей анализируемого вида рыб в выборке; N_a – общее количество рыб в выборке.

При определении N_o использовали данные по всем объектам питания, в отношении которых удалось установить видовую принадлежность в желудках судака, общее количество таких рыб в желудках судака составило 692 экз.

Для оценки значимости отдельных компонентов питания в разные сезоны года рассчитывали индекс относительной важности или IRI (Pinkas et al., 1971) по формуле:

$$IRI = (\%N_i + \%W_i) \times \%F \quad (8)$$

где N_i – доля анализируемого вида i от общего числа рыб в пробе, %; W_i – доля анализируемого вида i от массы рыб в пробе, %; F – частота встречаемости вида i , рассчитанная как доля рыб, в желудках которых был отмечен вид, к общему количеству исследованных желудков (Pinkas et al., 1971). При определении индекса IRI учитывали желудки с жертвами на I–III стадиях переваренности (Чучукало, Напазаков, 1999), то есть степень сохранности которых позволяла восстановить видовую принадлежность, а также длину жертв. Количество таких рыб в желудках судака составило 645 экз. К основным объектам питания относили кормовые объекты со значением индекса $IRI \geq 500$, объекты со значением $100 \leq IRI < 500$ относили к важным, для второстепенных объектов – $10 \leq IRI < 100$, для случайных объектов – $IRI < 10$ (Pinkas et al., 1971).

Для каждой особи судака рассчитывался индекс потребления пищи ($ИП$, ‰) по формуле:

$$ИП_i = \left(\frac{m}{M} \right) \times 10\,000 \quad (9)$$

где m – восстановленная масса всех рыб в желудке (г); M – общая масса тела судака (г). При определении индекса потребления учитывали желудки с проглоченными рыбами на I–III стадиях переваренности (Чучукало, Напазаков, 1999), степень сохранности которых позволяла восстановить видовую принадлежность и длину этих рыб.

Для изучения размерно-возрастной изменчивости питания судака, его выборки разделяли по размерным группам с интервалом длины 10 см. Рыб длиной более 60 см объединяли в общую группу в виду их малочисленности.

Для определения селективности ставных сетей в отношении прилова рыб длиной менее промысловой меры, судаки, пойманные в ставные сети с определенным шагом ячеи, были разделены на размерные группы с интервалом длины 5 см. Относительную встречаемость рыб (%) в каждой размерной группе рассчитывали как долю рыб в этой размерной группе к общему количеству рыб в сетях с определённым шагом ячеи.

Работы по исследованию неучтенного вылова рыбы проводили в период с 2015 по 2017 гг. в верхнем районе водохранилища на рыбопромысловых участках от пос. Орел до пос. Пожва путем поштучного пересчета и измерения всех пойманных рыб из промысловых уловов ставных сетей с шагом ячеи 30, 32, 34, 36, 38, 40, 45, 50, 55, 60, 65 и 70 мм. Величина суммарно проанализированных промысловых усилий составила

4368 ст./сет. Для оценки объемов ННН-вылова применяли методику расчёта фактического вылова, основанную на восстановлении величины фактических уловов рыбы на водоеме субъектами промысловства на примере леща – наиболее массового промыслового вида на Камском водохранилище, имеющего низкую коммерческую ценность и, по нашим данным, практически не подверженному неучтенному изъятию на промысле (Казаринов и др., 2023). За основу расчёта фактического вылова рыбы было принято условие, что соотношение ежегодной величины официального промыслового вылова леща ($Соф$) к аналогичным показателям объемов вылова леща субъектами промысловства, наблюдаемого на водоеме в рамках специального учета ($Снаб$), будет являться константой (K):

$$K = Соф / Снаб \quad (10)$$

Так, официально зарегистрированный промышленный вылов леща в верхнем районе водохранилища в 2015 г. составил 50,96 т, а наблюдаемый промышленный вылов леща субъектами промысловства в том же году составил 0,532 т, значение константы пересчета (K), для леща в 2015 г. составило 95,79. В 2016 г. промышленный вылов леща составил 43,81 т, а наблюдаемый промышленный вылов леща в том же году составил 0,347 т, значение константы пересчета (K), для леща в 2016 г. составило 126,25. В 2017 г. промышленный вылов леща составил 37,82 т, а наблюдаемый промышленный вылов леща в том же году составил 0,565 т, значение константы пересчета (K), для леща в 2017 г. составило 66,94.

Величину возможного фактического вылова рыбы по каждому из промысловых видов рыб рассчитывали по следующей формуле:

$$С_{вв} = K \times С_{ни} \quad (11)$$

где $С_{вв}$ – масса фактического вылова вида, кг; K – константа пересчета уловов, рассчитанная для каждого года, $С_{ни}$ – наблюдаемые на промысле уловы вида субъектами промысловства в рассматриваемом году.

Результаты расчетов ННН-вылова по апробированной на Камском водохранилище методике приводятся в соответствующей главе диссертации и были опубликованы ранее (Казаринов и др., 2023).

Для анализа вылова судака любительским рыболовством на Камском водохранилище, сбор сведений по количеству рыболовов-любителей и составу их уловов на Камском водохранилище проходил в 2023–2025 гг. в ходе ресурсных

исследований в летне-осенний период (август-октябрь) и подледный период (ноябрь–март). Основной объем материала по видовому составу уловов рыболовов-любителей и их распределению на водоеме был получен в период 2024–2025 гг. Проводили подсчет рыболовов-любителей на местах лова и промеры уловов. Данные зафиксированных уловов экстраполировали на всех участников лова в обследованном районе водохранилища.

Дополнительно для анализа любительского рыболовства использовался подход «citizen science», основанный на материалах, предоставленных представителями общественности. Осуществлялся анализ информации специализированных форумов в социальных сетях, в которых в общей сложности зарегистрировано более 100 тысяч рыболовов – любителей Пермского края. Помимо этого проводился опрос рыболовов-любителей с разных районов Камского водохранилища. По полученным сведениям фиксировалось количество рыболовов-любителей на том или ином участке и видовой состав уловов, затем средний улов умножался на общее количество рыбаков методом экстраполяции (Северов, 2017; Chandler et al., 2017; McKinley et al., 2017; <https://vk.com/berfishing59>; <https://vk.com/bandarpk>).

Общее количество наблюдений, полученных по местам скоплений рыболовов-любителей за период 2024–2025 гг., составило 68, из них более 60% данных получено при прямом учете за период экспедиционных выездов.

Масса среднего суточного улова по каждому виду рыб на учетной станции за один день проведения учета рассчитывали по формуле:

$$W_{cpi} = \frac{W_i \times n_i}{n}, \quad (12)$$

где W_{cpi} – средний суточный вылов i вида рыбы, кг; W_i – средний вылов i вида рыбы на одного рыбака занятого ловом данного вида, кг; n_i – количество рыболовов-любителей, участвующих в добыче i вида рыбы; n – общее количество рыболовов-любителей на водоеме.

В подледный период суммарное количество рыбаков для каждой станции рассчитывали путем умножения среднего количества рыболовов-любителей на данной учетной станции на количество дней в сезоне, с учетом дней недели и за исключением дней с неблагоприятными для любительского лова погодными условиями.

В летне-осенний период фиксировали среднее количество рыболовов-любителей на 1 км судового хода. Протяженность Камского водохранилища (Камский и Сылвенско-Чусовской плесы) по речному фарватеру принимали равной 497 км (Михалев, Мацкевич, 2010).

Летне-осенний сезон принимался нами продолжительностью 173 дня (с 26 апреля по 31 октября), из которых 54 дня были выходные, а 119 – рабочие дни. В период с 5 мая по 15 июня согласно Правилам рыболовства (Об утверждении..., 2022) (далее – Правила рыболовства) на Камском водохранилище возможно осуществление любительского рыболовства одной поплавочной или донной удочкой с берега с общим количеством крючков не более двух штук на орудиях добычи (вылова) у одного гражданина вне мест нереста, в связи с чем другие способы лова рыбы для этого периода времени не учитываются. Периоды с 1 по 24 ноября и с 11 по 25 апреля приняты как межсезонье, когда на водоемах края наблюдается неустойчивая ледовая обстановка и в расчетах не учитывались.

Длительность подледного сезона принята продолжительностью 137 дней (с 25 ноября по 10 апреля) из них дней 12 дней не учитывались как дни с возможными неблагоприятными метеоусловиями. При определении вылова рыболовов-любителей и их количества на водоеме учитывались особенности распределения рыболовов-любителей на водохранилище вследствие сработки уровня водоема, для чего подледный сезон на водоеме разделялся на два периода: 25 ноября – 31 января и 1 февраля – 10 апреля. В период с 25 ноября по 31 января количество учитываемых дней составило 60, из них 22 выходных и 38 рабочих дней, 8 дней были отнесены как дни с неблагоприятными метеоусловиями. В период с 1 февраля по 10 апреля количество учитываемых дней составило 60, из них 18 выходных и 46 рабочих дней, 9 дней не учитывались как дни с неблагоприятными метеоусловиями.

Для анализа динамики запаса судака Камского водохранилища и его освоения использованы отчеты НИР по ресурсной тематике Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО» за 2006–2024 гг. (Оценить..., 2010; Оценить..., 2014; Материалы ..., 2018; Материалы ..., 2025).

При обработке данных использовались методы математической статистики (Лакин, 1980; Ивантер, Коросов, 2013). Статистическую обработку проводили с использованием пакетов статистического анализа R (R Core Team, 2024) FSA, psych,

nlstools, kruskal.test, dunnTest, а также программы Past 4.12. Использовали уровень значимости $p = 0,05$. При работе с первичными данными и при расчете количества промысловых усилий использовали программное обеспечение Fish Reader (Свидетельство..., 2015) и Fish Explorer (Свидетельство..., 2021).

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ СУДАКА

3.1. Физико-географическая характеристика

Камское водохранилище образовано в 1954 г. в результате перекрытия р. Камы плотиной Камского гидроузла в районе г. Перми и расположено в центральной части Пермского края. Территория водосбора Камского водохранилища большей частью совпадает с границами Пермского края (Двинских, Китаев, 2008). Наполнение водоема до проектной отметки нормального подпорного уровня (НПУ) 108,0 м БСВ (Балтийская система высот) произошло в 1956 г., а в 1961 г. НПУ был поднят еще на 0,5 м до отметки 108,5 м БСВ. Уровень сработки (УС) водохранилища составляет 101,0 м, уровень мертвого объема (УМО) – 100,0 м (Матарзин, Мацкевич, 2004).

Площадь акватории, объем водных масс и глубины по плесам Камского водохранилища при разных уровнях режимов, представлены в таблице 3.1.

Таблица 3.1 – Основные характеристики Камского водохранилища (по Михалеву, Мацкевич, 2010).

Параметр водоема		Плес		В целом по водоему
		Камский	Сылвенско-Чусовской	
Длина при НПУ, км		394,0	239,9	633,9
Площадь водного зеркала, км ² :	при НПУ	1416,5	337,6	1754,1
	при УС	472,6	130,5	603,1
Ширина при НПУ, км:	наибольшая	14,0	5,1	14,0
	средняя	3,5	1,8	2,6
Объем водной массы, км ³	при НПУ	8,6	2,2	10,8
	при УС	1,8	0,5	2,3
Глубина при НПУ, м:	наибольшая	22,0	28,9	28,9
	средняя	14,5	21,4	6,6

Примечание: НПУ – нормальный подпорный уровень; УС – уровень сработки

Водохранилище является первой ступенью каскада водохранилищ на р. Каме. На Камском водохранилище выделяют два наиболее крупных по площади плеса: главный – Камский плес и крупный краевой – Сылвенско-Чусовской плес (Михалев, Мацкевич, 2010). Камский плес протянулся к северу от г. Перми, подпор водохранилища при НПУ на Камском плесе распространяется до пос. Керчевский, протяженность плеса при НПУ

394 км. Краевой Сылвенско-Чусовской примыкает к Камскому плесу в приплотинной части водохранилища и географически вытянут к юго-востоку и востоку. Подпор краевого плеса на востоке по р. Чусовой распространяется до Верхнечусовских городков, на юго-востоке по р. Сылва до н.п. Кинделино. В главном плесе выделяется три гидрографических района: I – верхний, II – центральный, III – нижний, подразделяющихся на девять участков. Сылвенско-Чусовской плес, входящий в III и IV гидрографические районы, включает три участка (Матарзин, Мацкевич, 2004; Михалев, Мацкевич, 2010) (Приложение А).

3.2. Особенности гидрологического режима

Камское водохранилище представляет собой сравнительно узкий со значительной извилистостью береговой линии водоем долинного типа с сезонным регулированием стока (Михалев, Мацкевич, 2010). Чередование озеровидных расширений с обширными по площади плесами и сужениями русла обуславливает резкое изменение морфометрических показателей по длине водохранилища и оказывает большое влияние на особенности гидрологического режима (Матарзин, Мацкевич, 1970).

Основным приходным компонентом водного баланса является поступление вод по основной реке (р. Кама) и боковой приточности. На долю этой составляющей водного баланса приходится 95–97% всего объема притока вод в водохранилище, из которых боковая приточность обеспечивает до 40–45% суммарного годового притока вод в водоем. Вторым по значимости компонентом приходной части водного баланса водохранилища являются осадки, выпадающие на зеркало водоема. Их доля невелика и составляет около 1–2% доли прихода по водохранилищу. Наименьшее значение в приходной части баланса имеет осевший на мелководьях и затопленный лед, составляющий менее 1% годовой доли общего прихода. Основу расходной части годового водного баланса Камского водохранилища, составляет сброс вод в нижний бьеф Камской ГЭС. Аналогично притоку вод в водоем он характеризуется примерно равномерным изменением величин внутри года с заметным возрастанием в период весеннего половодья. Значение осадков и испарения в приходно-расходных частях месячных водных балансов невелико. Максимальные величины отмечаются в летне-осенний период. Их доля в это время может возрасти до 3–4% приходной и расходной частей баланса (1–2% в годовом балансе) (Двинских, Китаев, 2008).

На Камском водохранилище наблюдается четко выраженное внутригодовое изменение величин аккумуляции вод, определяемое сезонным регулированием стока. В период зимней сработки водохранилища (ноябрь–март) величина аккумуляции стока отрицательна – в этот период расход воды из водоема превышает приток. С формированием ледостава на реках, питающих водоем, начинается фаза зимней сработки воды. Подъем уровня в водоеме приурочен ко второй декаде апреля, как правило, минимальные уровни сработки воды не превышают 101,0 м БСВ. Следует отметить, что при сработке объема воды в водохранилище до отметок 101,0–102,0 м БСВ его верхняя половина на участке от Березников до Усть-Пожвы выходит из зоны подпора и представляет собой речной участок реки Камы (Шайдулина, 2016).

3.3. Химический состав воды

Характерной особенностью водохранилища является большая неоднородность химического состава вод в различные фазы водного режима на разных участках его акватории вследствие не только природных условий, но и хозяйственной деятельности человека. В Камском плесе водохранилища общая минерализация в зависимости от района варьирует от 70 до 480 мг/л (таблица 3.2). Наибольшая минерализация характерна для Сылвенско-Чусовского плеса, воды которого относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы с большим количеством сульфатов. В р. Сылве средние значения минерализации в зимний период достигают 0,8–0,9 г/л, в р. Чусовой – 0,2–0,3 г/л (Лепихин и др., 2016).

Во внутригодовом цикле минерализации вод отмечаются четко выраженные периоды, соответствующие сезонным фазам гидрологического режима. Максимальные значения общей минерализации наблюдаются в период зимней сработки водохранилища. Во время прохождения весеннего половодья показатели минерализации воды резко снижаются, а в летне-осенний период они заметно возрастают по сравнению с весенним периодом, но остаются ниже, чем зимой. В период прохождения осенних дождевых паводков происходит некоторое снижение суммы ионов (Китаев, Рочев, 2008; Китаев, 2012; Китаев, Двинских, 2016) (таблица 3.2).

Высокое содержание в природных водах железа, меди, марганца и цинка обусловлено сочетанием техногенного загрязнения и естественных условий формирования, которые связаны, прежде всего, с литологическим и петрографическим

составом слагающих водосбор пород, а также климатическими особенностями территории (Двинских, Китаев, 2011).

Таблица 3.2 – Химический состав воды Камского плеса водохранилища (по Китаеву, Рочеву, 2008; Китаеву, 2012; Лаптевой и др., 2014; Китаеву, Двинских, 2016), (мг/л)

Показатель	Район водохранилища		
	Нижний	Центральный	Верхний
Общая минерализация	70 – 450	130 – 480	150 – 160
Гидрокарбонаты (HCO_3^-)	60 – 70	52 – 110	55 – 120
Сульфаты (SO_4^{2-})	20 – 100	10 – 60	11 – 35
Хлориды (Cl^-)	40 – 60	27 – 130	2 – 170
Кальций (Ca^{2+})	18,2 – 102,2	15 – 30	–
Магний (Mg^{2+})	1,2 – 20,67	2 – 15	1 – 15
Железо (общее)	0,1 – 0,61	0,37 – 0,60	0,3 – 0,73
Медь (Cu^{2+})	0,001 – 0,011	0,001 – 0,005	0,003 – 0,004
Кислород (O_2)	8,2 – 9,6	6,0 – 8,9	3,8 – 9,4
Биогенные вещества, в т.ч.:			
Аммонийный азот (NH_4^+)	0,11 – 0,28	0,22 – 1,0	0,24 – 1,5
Нитриты (NO_2^-)	0,09	0,01 – 0,02	0,01 – 0,05
Нитраты (NO_3^-)	0,13	0,14 – 0,60	0,15 – 0,97

Наиболее распространёнными загрязняющими веществами являются соединения марганца, меди, железа, трудноокисляемые органические вещества (по ХПК), концентрации которых в поверхностных водах на протяжении многих лет превышали предельно допустимые концентрации для водоемов рыбохозяйственного пользования, чаще всего в пределах от 1 до 5 ПДК р/х (Двинских, Китаев, 2011; Китаев, 2012). Высокие концентрации соединений железа и марганца обусловлены местным гидрохимическим фоном в сочетании с рядом антропогенных факторов, прежде всего влиянием крупных промышленных предприятий, расположенных на Камском водохранилище.

Для основных притоков водохранилища (рек Камы, Вишеры, Чусовой, Сылвы) характерно превышение ПДК по марганцу в 3–9 раз, по железу – 3–14 ПДК, меди до 2-х ПДК. Качество воды в Камском водохранилище как правило, соответствуют 3 классу

качества и варьирует от разряда «а» – вода «загрязненная», имеющего значения УКИЗВ (Удельный комбинаторный индекс загрязненности воды) без учета числа критических показателей загрязненности (КПЗ) от 2 до 3, до разряда «б» – вода «очень загрязненная», характеризующуюся значениями УКИЗВ без учета КПЗ от 3 до 4 (Китаев, Рочев, 2008; Костицын, 2013; Доклад...2013; 2014; 2015; 2019; 2020; 2021; 2022а; 2022б; 2023; 2024) (рисунок 3.1).

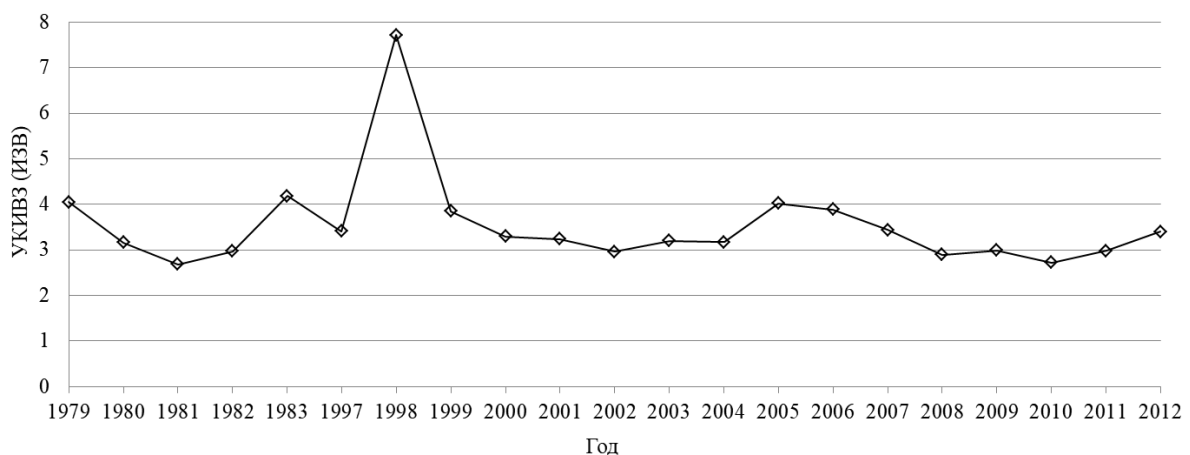


Рисунок 3.1 – Динамика показателей УКИЗВ Камского водохранилища в 1979–2012 гг. (по Китаеву, Рочеву, 2008; Костицыну, 2013).

В период 2013–2023 гг. качество воды Камского водохранилища в створе г. Добрянки за исключением 2013 и 2015 гг. соответствовало 3 классу качества разряду «б» – вода «очень загрязненная». В 2013 и 2015 гг. качество воды улучшалось с переходом в разряд «а» – вода загрязненная.

Таким образом, за последние десятилетия качество воды в Камском водохранилище не претерпело существенных изменений и не отвечает нормам для рыбохозяйственных водоёмов.

3.4. Гидробиологическая характеристика

Для Камского водохранилища за последние десятилетия наблюдается рост продуктивности и расширения видового состава планктонных и бентосных сообществ (Тарасова, Беляева, 2022; Целищева, Лазарева, 2021).

Фитопланктон Камского водохранилища в 2004–2014 гг. был представлен 331 видами водорослей. По численности и биомассе в фитопланктоне водохранилища

преобладают преимущественно диатомовые и синезеленые водоросли. Наибольшие количественные показатели развития фитопланктона наблюдаются в течение всего вегетационного периода в центральном районе Камского плеса, что, объясняется морфологическими и гидрологическими особенностями данной части акватории водохранилища. Численность фитопланктона на мелководных станциях в 1,5 раза выше, а биомассы – в 2 раза выше, чем на более глубоких русловых станциях (Беляева, 2015). В формировании альгофлоры планктона Камского водохранилища в летний период ведущую роль играют диатомовые водоросли, роль которых снижается от верховьев водоема к верхнему бьефу, при этом роль синезеленых водорослей возрастает (Тарасова, Беляева, 2022).

За период 2012–2023 гг. в водохранилище зарегистрировано 144 таксона зоопланктеров (73 – Rotifera, 49 – Cladocera, 22 – Copepoda). Наибольшим видовым разнообразием отличается зоопланктон верхнего района водохранилища, где за период 2014–2023 гг. зафиксировано 132 вида зоопланктеров, в центральном районе водохранилища видовой состав зоопланктона в 2014–2023 гг. был представлен 82 видами зоопланктеров. В нижнем районе было зафиксировано 76 видов зоопланктеров (Целищева, Безматерных, 2025). Сезонная динамика биомассы зоопланктона Камского водохранилища характеризуется выраженным летним максимумом, характерным для всех участков водохранилища. Многолетняя динамика летней биомассы зоопланктона Камского водохранилища показывает, что по уровню показателей биомассы за период 2014–2019 гг. характеризовался 2,5–3,0 кратным превышением показателей 1950–1960-х гг. прошлого века. Наибольшая численность зоопланктона (>150 тыс. экз./м³) в период 2014–2019 гг. наблюдалась в прибрежье, в пелагиали она была ниже в 1,7–2,0 раза. Биомасса прибрежного и пелагического зоопланктона фактически не различалась и варьировала в пределах 1,1–1,7 г/м³ (Целищева, 2018; Целищева, Лазарева, 2021).

По данным А. М. Истоминой (2017; 2024) в бентофауне Камского водохранилища за период 2000–2023 гг. зарегистрировано 259 таксонов. Массовыми видами в Камском водохранилище являются личинки хирономид родов *Procladius* и *Cryptochironomus*, а также олигохеты родов *Limnodrilus* и *Potamothrix*. Из моллюсков по всей акватории водоемов наиболее распространены *Dreissena polymorpha* и *Viviparus viviparus*. В летний период 2021–2023 гг. моллюски *V. viviparus* формировали в среднем более 65 % общей биомассы макрозообентоса Камского плеса, при этом средняя общая биомасса

макрозообентоса Камского плеса варьировала от 9,2 до 11,5 г/м². Наиболее благоприятные условия для развития гидробионтов были приурочены к приплотинному участку, характеризовавшемуся наибольшей биомассой зообентоса во всем водохранилище. В верхнем и центральном районах биомасса кормовых организмов была примерно одинакова. По величине биомассы кормового макрозообентоса летом 2021–2023 гг. Камское водохранилище в целом по шкале трофности, предложенной С.П. Китаевым (2007), относилось к водоемам α -мезотрофного типа.

3.5. Ихтиофауна

С момента образования Камского водохранилища, созданного в 1954 г., опубликовано большое количество работ, посвященных описанию видового состава рыбного населения, особенностям распределения рыб и структуре ихтиоценозов данного водоема. Основными объектами исследования являлись преимущественно промысловые рыбы (10–12 видов), доминирующие в уловах (Зиновьев, Соловьева 1975а; Пушкин, Зиновьев, 1978; Пушкин, 1992; Ельченкова, Светлакова, 2001; Коняев, Костицын, 2001; Костицын, 2001; Колегова, 2001; Костицын, 2013). Количество публикаций по анализу видового состава рыб в промысловых уловах, в том числе особенностям распределения ихтиофауны по районам водоема, невелико и большей частью относятся к первым десятилетиям существования водохранилища (Дубова, Соловьева, 1965; Соловьева, Зиновьев, 1971; 1975; Пушкин, Зиновьева, 1986).

Камское водохранилище является первым по году образования и наиболее северным среди водохранилищ, расположенных на реке Каме. Среди водохранилищ Волго-Камского каскада, ихтиофауна Камского водохранилища имеет самое низкое видовое разнообразие, что может быть обусловлено гидрологической изоляцией этого водоема от основных путей миграции рыб по руслам рек Волга и Кама. Непосредственно в водоеме в настоящее время обитает 31 вид рыб из 11 семейств (Казаринов и др., 2021). В расположенном ниже по течению Воткинском водохранилище ихтиофауна представлена 33 видами рыб из 12 семейств, в Нижнекамском водохранилище – 42 видами из 14 семейств (Шакирова и др., 2013). В водохранилищах, расположенных на реке Волге, видовое разнообразие варьирует от 41 вида из 14 семейств в Рыбинском водохранилище до 59 видов рыб из 21 семейства в Куйбышевском водохранилище (Шашуловский, Ермолин, 2005; Минин, 2012; Постнов,

2013; Шакирова и др., 2015; Рыбы ..., 2015). Увеличение видового и таксономического разнообразия фауны рыб в водоеме, по мере продвижения от верховий к устью и с севера на юг, является общей закономерностью, характерной для каскада волго-камских водохранилищ, как и для рек в целом.

Современный видовой состав ихтиофауны Камского водохранилища и его бассейна, по литературным данным (Зиновьев и др., 2004; Артаев и др., 2021; Казаринов и др., 2021) и результатам ресурсных исследований Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО», представлен 39 видами рыб, относящимися к 13 семействам (Приложение Б). Из них непосредственно в водохранилище встречается 31 вид рыб из 11 семейств, относящихся к пяти фаунистическим комплексам (Казаринов и др., 2021). Ихтиофауна водохранилища включает виды, занесенные в Красные книги Пермского края и РФ (Красная Книга..., 2018; Красная Книга..., 2021). К ним относятся таймень, эпизодически встречающийся в водохранилище и его притоках (Бакланов, 2005) и стерлядь, которая, благодаря ежегодным зарыблениям водохранилища, в настоящее время широко распространена в водоеме (Михеева и др., 2019; Mikheev et al. и др., 2024).

В настоящее время Камское водохранилище продолжает оставаться лещево-плотвичным водоемом, на долю этих двух видов на современном этапе развития экосистемы водоема приходится от 47 до 74% массы всех промысловых уловов. Основу промысла на водоеме составляют 11 видов рыб – лещ, судак, щука, налим, плотва, густера, чехонь, язь, жерех, синец и окунь. Промысловые уловы сома, карася, уклейки и линя в водохранилище не значительны и, как правило, не превышают 1 т. Рассматривая динамику трансформации структуры рыбного населения водохранилища, можно отметить, что за последние десятилетия наблюдается значительное снижение относительной численности окуня и язя в промысловых уловах при одновременном росте объемов вылова судака, густеры, синца, налима (Казаринов и др., 2021, Отчет..., 2025).

ГЛАВА 4. БИОЛОГИЯ СУДАКА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В условиях крупных водоемов, которым и является Камское водохранилище, популяции различных видов рыб могут быть представлены отдельными локальными стадами (Поддубный, Халько, 1990). Проявления внутривидовой изменчивости рыб в пределах одного водоема могут иметь различные проявления. В связи с этим, понимание наличия особенностей у внутривидовых группировок рыб из одного водоема является важным элементом для рационального управления промыслом, прежде всего для объективной оценки пространственной структуры эксплуатируемого запаса. Сведения по изменчивости биологических показателей – линейного роста, сроков полового созревания и плодовитости вида являются важнейшими факторами, влияющими на формирование рыбопродуктивности водохранилища. Для выявления возможных различий этих показателей был проанализирован материал, собранный на удаленных друг от друга участках водоема.

4.1. Возрастной состав

Возрастной состав выборок судака Камского водохранилища из промысловых и научно-исследовательских уловов ставных сетей за период 2018–2024 гг. характеризовался широким диапазоном возрастных групп и был представлен особями в возрасте от 0+ до 16+ лет (таблица 4.1). Основу сетных уловов формировали рыбы в возрастах 4–7+, длиной от 28 до 56 см. Доля этих рыб в общем вылове судака в среднем составила 66,3%. Высокая доля младших возрастных групп в промышленных уловах характерна и для других водохранилищ Волжско-Камского каскада, что объясняется спецификой промысла, где в качестве орудий лова используются ставные сети. Так, в Чебоксарском водохранилище в промысловых уловах преобладают рыбы возрастов от 2+ до 6+, имеющие размеры 28–52 см (Катаев и др., 2023). В Нижнекамском водохранилище, также как и в Камском, в сетных уловах доминируют рыбы возрастов 4–7+, формирующие около 80% относительной численности всего промысла вида (Анохина и др., 2023). Высокая численность рыб младших возрастов в промысловых уловах связана с биологией вида – судак является активным пелагическим хищником и в процессе лова жаберными сетями зачастую происходит не обмывание тела рыбы сетью, а её удержание за счет фиксации жаберных сетей челюстными костями в момент

охоты за добычей. Особенно резко может увеличиваться процент пойманных таким способом рыб в период интенсивного нагула (Никольский, 1974).

Таблица 4.1 – Динамика возрастного состава уловов судака на Камском водохранилище в 2018–2024 гг., % численности рыб в возрастных группах

Возраст, годы	Годы						
	2018	2019	2020	2021	2022	2023	2024
0+	0,08	0,22	0,28	–	–	2,25	0,59
1–1+	0,26	1,57	1,45	0,68	2,7	11,11	4,73
2–2+	4,38	2,24	3,18	2,18	6,44	15,70	9,22
3–3+	4,29	6,85	4,77	10,61	4,71	11,40	17,19
4–4+	16,48	14,48	9,16	15,10	16,98	11,76	11,93
5–5+	28,23	16,39	11,17	19,32	17,88	14,22	13,53
6–6+	27,72	26,04	20,79	16,87	21,90	14,28	19,96
7–7+	10,22	17,62	28,04	12,25	13,72	7,20	11,16
8–8+	4,46	10,89	15,65	11,70	5,89	5,74	6,91
9–9+	2,15	2,81	3,92	5,99	4,44	2,78	1,95
10–10+	0,17	0,45	0,98	3,54	3,33	1,24	1,00
11–11+	0,69	–	0,28	0,68	1,11	1,24	0,59
12–12+	0,09	0,22	0,19	0,54	0,62	0,30	0,47
13–13+	0,34	–	0,09	0,27	0,14	0,18	0,41
14–14+	0,26	0,11	0,05	0,27	0,07	0,24	0,18
15–15+	0,09	0,11	–	–	0,07	0,18	0,12
16–16+	0,09	–	–	–	–	0,18	0,06
n, экз.	1165	889	2017	1207	1978	1691	1693

Межгодовые отличия в возрастном составе судака во многом характеризуются динамикой относительной численности пополнения судака, которая в период 2018–2024 гг. варьировала от 2,2 до 15,7% для рыб в возрасте 2–2+ лет, и от 4,3 до 17,2% для особей в возрасте 3–3+ лет. Поколения рыб, представленные в таблице 4.1 в возрасте 2–2+ за 2018 и 2020 гг. характеризуются высокой относительной численностью и в последующие годы также занимают значительную долю в уловах. При этом, рыбы возраста 2–2+ за 2021 год являются низкоурожайным поколением и в последующие годы характеризуются низкой долей в уловах.

Широкий возрастной ряд в уловах и высокая доля рыб старших возрастных группах позволяют судить о стабильном состоянии популяции судака Камского водохранилища в условиях интенсивной промысловой нагрузки (таблица 4.1).

4.2. Особенности роста судака

Значительная протяженность водоема и особенности его морфометрии позволяют предположить, что в условиях Камского водохранилища могут существовать различия в условиях нагула рыб, которые могут отражаться на линейном росте судака.

Для выявления различий в линейном росте судака был проанализирован материал, собранный на станциях 1, 2, 4 и 5 в преднерестовый и нерестовой период в мае 2019 и 2021 гг., а также материал из зимних уловов собранный на станциях 2 и 5 в декабре 2023 г. и станции 1 в феврале 2024 г.

Статистическое сравнение рыб из уловов 2019 и 2021 гг. в станциях 2 и 4, расположенных в центральном районе водохранилища, показало отсутствие значимых отличий в длине тела, в связи с чем рыбы, пойманные на этих станциях, были объединены в одну выборку.

Межгодовая изменчивость роста. В целом рыбы из уловов 2021 г. в большинстве возрастных классов в каждом из районов характеризовались большими размерами в сравнении с рыбами собранными в 2019 г. Сравнение линейного роста судака в границах каждого из районов за 2019 и 2021 гг. выявило значимую разницу в большинстве возрастных классов в нижнем и центральном районах (таблица 4.2).

В нижнем районе в 2021 г. во всех сравниваемых возрастных группах рыбы имели большие размеры, за исключением шестигодовых рыб, различия в длине были значимые. В центральном районе, в возрастных группах 2–5, за исключением четырехгодовалых рыб, имевших меньшие размеры в 2021 г., рыбы значимо не отличались по размерам тела. При этом 6–9 годовалые рыбы в 2021 г. имели в среднем большие размеры, длина рыб в этих возрастных группах значимо отличалась от длины рыб в 2019 г.

В верхнем районе межгодовые различия в линейном росте рыб обнаружены не были.

Таблица 4.2 – Сравнение длины тела судака Камского водохранилища по возрастным группам в каждом районе в преднерестовой и нерестовой период в мае за 2019 и 2021 гг.

Возраст, годы	Нижний (станция 1 – г. Добрянка)			Центральный (станции 2 – Чермоз и 4 – о. Бор)			Верхний (станция 5 – с. Таман)		
	2019 г.	2021 г.	<i>p</i>	2019 г.	2021 г.	<i>p</i>	2019 г.	2021 г.	<i>p</i>
2	<u>23,5±0,7 (5)</u> 21,0–25,0	23,4	–	<u>22,9±1,5 (3)</u> 20,1–25,1	<u>23,4±1,2 (3)</u> 21,0–25,0	0,78	–	–	–
3	<u>27,9±0,3 (18)</u> 25,5–30,7	<u>29,8±0,6 (7)</u> 27,7–33,0	0,03	<u>28,1±0,1 (4)</u> 27,8–28,5	<u>27,8±0,4 (12)</u> 25,7–29,7	0,45	–	–	–
4	<u>32,7±0,3 (25)</u> 29,7–34,5	<u>36,3±0,4 (9)</u> 33,2–37,5	0,0001	<u>34,2±0,2 (11)</u> 33,0–35,0	<u>33,2±0,3 (28)</u> 30,2–35,7	0,01	–	–	–
5	<u>37,2±0,3 (14)</u> 35,5–39,5	<u>39,6±0,3 (17)</u> 38,0–41,5	2E-06	<u>37,2±0,2 (21)</u> 35,0–39,8	<u>37,1±0,3 (12)</u> 35,8–39,4	0,78	36	<u>35,9±0,2 (3)</u> 35,5–36,2	–
6	<u>42,8±0,4 (21)</u> 40,0–46,5	<u>44,1±0,4 (9)</u> 42,2–45,5	0,19	<u>41,5±0,1 (87)</u> 39,7–44,0	<u>43,4±0,4 (19)</u> 39,4–45,8	0,0002	<u>38,6±0,3 (11)</u> 37,0–40,0	<u>39,1±1,1 (2)</u> 38,0–40,1	–
7	<u>45,8±0,1 (8)</u> 45,5–46,2	<u>46,8±0,6 (3)</u> 46,1–47,9	0,03	<u>44,8±0,2 (46)</u> 42,5–47,3	<u>47,2±0,3 (19)</u> 45,0–50,0	7E-07	<u>41,8±0,4 (9)</u> 40,0–43,5	<u>43,8±0,8 (3)</u> 42,4–45,0	0,09
8	<u>49,1±0,2 (9)</u> 48,5–49,9	49	–	<u>48,0±0,3 (38)</u> 46,0–51,0	<u>51,9±0,3 (16)</u> 49,6–54,1	3E-08	<u>45,3±1,1 (3)</u> 44,0–47,5	<u>46,3±0,9 (7)</u> 43,6–50,1	0,52
9	<u>54,2±0,9 (4)</u> 51,7–55,8	54,5	–	<u>53,2±0,4 (17)</u> 50,5–56,5	<u>56,0±0,5 (6)</u> 55,0–58,1	0,0006	<u>49,0±0,6 (2)</u> 48,4–49,5	<u>48,9±0,7 (5)</u> 47,1–51,0	–
10	–	58,4	–	<u>57,4±0,7 (5)</u> 56,5–60,3	<u>58,8±0,3 (5)</u> 58,2–59,7	0,12	–	<u>52,2±0,7 (2)</u> 51,5–52,9	–

Примечание: Здесь и в таблицах 4.3, 4.6 – 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 достоверно отличались друг от друга.

Географическая изменчивость роста. В 2019 г. для рыб из нижнего (станция 1) и центрального районов (станции 2 и 4) значимые различия в длине тела были обнаружены в трех возрастных классах из восьми. В центральном районе рыбы в возрасте 4-х лет имели большие размеры тела, в то время как шести и семи годовалые рыбы из центрального района характеризовались меньшей длиной тела, чем в нижнем районе. В целом, рыбы из нижнего района в пяти возрастных классах из восьми рассмотренных, характеризовались большими линейными размерами (таблица 4.2).

В 2021 г. значимые отличия наблюдались у трех-пяти годовалых особей в нижнем и центральном районах, причем рыбы из нижнего района (станция 1) характеризовались наибольшими значениями длины в этих возрастных классах (таблица 4.2).

Рыбы из верхнего района (станция 5) значимо отличались меньшими размерами от рыб других районов по всем рассматриваемым возрастным группам и в 2019, и в 2021 г.

Дополнительно был проведен анализ линейного роста судака из уловов зимнего периода 2023–2024 гг. (таблица 4.3). Судак из станции 1 в сравнении с рыбами из станции 2 во всех возрастных классах, за исключением рыб 2+ лет, характеризовался большей длиной тела ($p < 0,05$). При сравнении с рыбами из станции 5 отсутствие значимой разницы в длине рыб было выявлено только в возрасте – 8+ лет.

Сравнение размеров рыб из станций 2 и 5, выявило значимую разницу в двух возрастных группах (у рыб возрастов 5+ и 6+) из восьми ($p < 0,05$). За исключением рыб возрастов 8+ и 10+, судак из центрального района во всех возрастах характеризовался большими линейными размерами (таблица 4.3).

Менее выраженные различия в линейном росте судака в зимовальный период в сравнении с данными из преднерестовых уловов 2019 и 2021 гг. и большие линейные размеры рыб возрастов 8+ и 11+ в верхнем районе водохранилища в 2023 г. могут быть обусловлены перемещениями наиболее крупных особей по водоему, связанных со значительной сработкой уровня водоема, осушением мелководий на этом участке и переходом верхнего района водохранилища (локация 5) в речной режим (Матарзин, Мацкевич, 1970; Матарзин, Сорокина, 1970). Именно такие гидрологические условия могли сложиться в зимний период 2023–2024 гг., когда уровень водоема был на примерно 1,3 метра ниже среднегодовых, за 2014–2024 гг., значений для этого периода времени (<https://rushydro.ru/informer/>). Исследования миграций судака в других крупных водоемах показали, что диапазон перемещения рыб может значительно

отличаться (Поддубный, Малинин, 1988; Andersson et al., 2015; Леонов и др., 2017; Kotakorpi et al., 2023).

Таблица 4.3 – Сравнение длины тела судака Камского водохранилища по возрастным группам в зимний период 2023–2024 гг.

Возраст, лет	Февраль 2024 г.	Декабрь 2023 г.			p_{2-5}	p_{3-5}
	Станция 1 – г. Добрянка	Станция 2 – г. Чермоз	p_{2-3}	Станция 5 – с. Таман		
1	2	3	4	5	6	7
2+	$27,1 \pm 0,26$ (54) 22,1 – 30,6	$28,5 \pm 0,80$ (8) 24,0 – 30,7	0,12	–	–	–
3+	$37,9 \pm 0,33$ (34) 30,7 – 40,2	$34,2 \pm 0,56$ (10) 31,1 – 35,7	<0,001	$32,5$	–	–
4+	$42,2 \pm 0,29$ (49) 38,2 – 46,7	$38,5 \pm 0,12$ (108) 34,6 – 42,0	<0,001	$37,7 \pm 0,51$ (11) 35,5 – 39,5	<0,001	0,17
5+	$47,5 \pm 0,20$ (74) 43,7 – 51,2	$43,0 \pm 0,17$ (56) 40,3 – 46,7	<0,001	$41,8 \pm 0,35$ (13) 39,7 – 44,0	<0,001	0,005
6+	$50,0 \pm 0,34$ (49) 43,8 – 54,7	$46,8 \pm 0,19$ (38) 42,7 – 49,5	<0,001	$45,7 \pm 0,71$ (19) 44,5 – 48,5	<0,001	0,001
7+	$53,4 \pm 0,46$ (25) 49,0 – 57,7	$49,2 \pm 0,22$ (22) 48,1 – 52,2	<0,001	$48,6 \pm 0,31$ (15) 46,5 – 51,0	<0,001	0,14
8+	$58,1 \pm 1,57$ (7) 52,0 – 64,1	$52,6 \pm 0,48$ (11) 50,6 – 55,9	0,007	$54,1 \pm 1,04$ (11) 49,0 – 60,5	0,07	0,30
9+	$62,2 \pm 0,75$ (3) 61,2 – 63,7	$57,6 \pm 0,78$ (6) 54,3 – 59,1	0,03	$55,8 \pm 0,95$ (7) 53,0 – 59,0	0,02	0,07
10+	$65,5 \pm 0,35$ (2) 65,1 – 65,8	$62,9 \pm 1,09$ (3) 61,3 – 65,0	–	$64,0 \pm 2,08$ (4) 60,5 – 70,0	–	1,0

Так, исследованиями миграций судака в Рыбинском водохранилище и его притоках было установлено, что диапазон миграций рыб может составлять 50–100 км (Поддубный, Малинин, 1988). Также А.Г. Поддубным и Л.К. Малининым (1988) установлено, что судак возвращается на прежние нерестилища, этим могут объясняться выраженные отличия в линейном росте рыб из верхнего района станции 5 от рыб центрального района станций 2 и 4 в преднерестовой период 2019 и 2021 гг. (таблица 4.2), в сравнении с зимними уловами 2023–2024 гг. (таблица 4.3). В Онежском озере судак образует две формы – одна из них весь жизненный цикл проводит в озере, вторая мигрирует на нерест в реки или проточные и полупроточные заливы (Поддубный, Малинин, 1988). В то же время, исследование миграций судака крупных озер показали, что значительным перемещениям подвержена лишь небольшая часть особей. Большая

часть рыб была поймана в радиусе 8,4 км от места выпуска (Andersson et al., 2015). В осенний период судак мигрирует из мелководных участков в более глубокие (Поддубный, Малинин, 1988; Andersson et al., 2015; Kotakorpi et al., 2023). В южной части Ладожского озера судак совершает значительные кормовые миграции за своими основными жертвами – корюшкой и ряпушкой (Леонов и др., 2017).

В Камском водохранилище исследование миграций судака проводились в 1966–1972 гг. (Попова, Костарева, 1975). Из 133 меченых судаков возврат составил семь рыб. Только одна рыба, помеченная в центральном районе (Косьвинский залив), переместилась на значительное расстояние и была поймана в верхнем районе водохранилища (Яйвинский залив). Следует отметить, что в этот период времени наблюдалась высокая антропогенная нагрузка на водоем, связанная с деятельностью предприятий Соликамско-Березниковского промышленного узла в верхнем районе водохранилища и г. Губахи, расположенного у р. Косьвы, что оказывало влияние на распределение рыб в водоеме и их воспроизводство (Пушкина, 1971; Пушкин, Зиновьев, 1978; Гольдин, Соловьева, 1978; Гольдин, 1980; Костицын, 2001), поэтому протяженные миграции судака в этот период могли иметь вынужденный характер.

Выявленные различия в линейном росте рыб из верхнего района в сравнении с рыбами из центрального и нижнего районов могут свидетельствовать о том, что в условиях данного водоема наблюдается пространственная изменчивость в линейном росте судака и в водоеме могут существовать разграниченные группировки вида, придерживающиеся определенных мест нереста, нагула и зимовки. Данное предположение может быть подтверждено при проведении дальнейших исследований с применением мечения рыб в разных районах водохранилища, а также генетических методов. В то же время для судака из нижнего и центрального районов различия в линейном росте выражены незначительно, что может быть обусловлено благоприятными условиями нагула судака на этих участках водоема. С более благоприятными условиями нагула в летне-осенний период 2020 г. может быть связан высокий темп линейного роста судака в 2021 г. в нижнем и центральном районах. Одним из основных объектов питания судака в водохранилищах является черноморско-каспийская тюлька, массовый нерест которой происходит при температуре воды 22°C (Рыбы..., 2015). Летом 2020 г. такие условия прогрева воды сложились уже 5 июня, тогда как в 2018 г. на месяц позже. С учетом относительно короткого вегетационного

периода в условиях Пермского края, более ранний массовый нерест тюльки 2020 г. мог привести к большей выживаемости и, соответственно, росту численности поколения этого года, что благотворно сказалось на условиях нагула хищных рыб Камского водохранилища во второй половине 2020 и 2021 гг.

При этом, для судака верхнего района водохранилища межгодовой динамики роста не выявлено, это может быть связано с тем, что основные запасы тюльки сосредоточены в нижней части Камского плёса, что подтверждается данными учетных тралений судна ИБВВ РАН им. И. Д. Папанина, проведенных на Камском водохранилище в 2016 г., в которых автор работы принимал непосредственное участие, осуществляя обработку уловов, а также данными по относительной численности тюльки в уловах ставных сетей ячеей 8–10 мм, в сентябре 2024 г. (таблица 4.4).

Таблица 4.4 – Относительная численность и распределение тюльки по районам Камского водохранилища в 2016 и 2024 гг.

Район Камского плеса	Станция	Трал, 2016	Ставные сети, сентябрь 2024 г.
		экз./тыс. м ³	экз./ст. сеть
Верхний	пос. Орел	0,24	–
	Станция 5 (с. Таман)	27,70	4,16
Центральный	Станция 4 (о. Бор)	34,90	–
	Станция 2 (Чермоз)	–	28,13
	п. Бор-Ленва	118,00	–
Нижний	п. Полазна	–	31,12
	Верхний бьеф КамГЭС	61,80	–

В верхней части Камского плёса тюлька не является многочисленным видом, поскольку в этом участке водохранилища условия обитания рыб ближе к речным. Неравномерное распределение запасов тюльки в разрезе районов Камского плеса может являться основной причиной увеличения размерно-возрастных характеристик рыб от верхнего района к нижнему.

Для линейного роста судака в центральном районе водохранилища, рассчитанного с использованием уравнения роста Берталянди, получены следующие коэффициенты за 2019 г.: $L_{\infty}=136,4\pm 28,22$, $K=0,041\pm 0,012$, $t_0=-2,843\pm 0,45$ ($n=231$ экз.); за 2021 г. соответственно – $L_{\infty}=113,1\pm 9,37$, $K=0,065\pm 0,009$, $t_0=-1,35\pm 0,22$ ($n=124$ экз.).

Для нижнего района водохранилища получены следующие коэффициенты уравнения линейного роста Берталанфи, которые за 2019 г. и 2021 г. соответственно равны: $L_{\infty}=107,2\pm 16,01$, $K=0,065\pm 0,015$, $t_0=-1,66\pm 0,28$ ($n=106$ экз.) и $L_{\infty}=80,5\pm 9,86$, $K=0,107\pm 0,027$, $t_0=-1,41\pm 0,47$ ($n=49$ экз.).

В сравнении с популяциями данного вида из водохранилищ Волжско-Камского каскада судак Камского водохранилища характеризуется самым низким темпом линейного роста среди половозрелых рыб, при этом младшие возрастные группы судака Камского водохранилища (рыбы в возрасте 1+–2+) характеризуются большими линейными размерами по сравнению с молодь судака Куйбышевского водохранилища (рисунок 4.1). В то же время, при сравнении с судаком Рыбинского водохранилища, расположенного на одной широте с Камским, судак Камского водохранилища показывает схожие темпы роста до возраста 6+, а более старшие возрастные группы судака Камского водохранилища характеризуются более низкими показателями длины тела.

В сравнении с другими популяциями вида из водоемов южных широт, р. Амур и отдельными водоемами северо-запада Европы судак Камского водохранилища характеризуется самым низким темпом линейного роста (рисунок 4.2).

Температурный режим и длительность вегетационного периода являются одним из основных факторов, обуславливающих интенсивность физиологических процессов в организмах рыб, что отражается на их росте, продолжительности жизни, сроках полового созревания и репродуктивных характеристиках (Мина, Клевезаль, 1976). Эти различия наиболее выражены при сравнении популяций, обитающих в южных и северных частях ареала. Помимо этого, скорость роста рыб зависит от условий их нагула, что можно наблюдать у судака из р. Амур, группировка которого из нижнего течения реки по темпу линейного роста характеризуется большей скоростью роста, чем группировка из верхней части нижнего течения. Высокий темп роста для рыб из нижней, эстуарной, части р. Амур, связан с высокой круглогодичной обеспеченностью пищей – более доступной для судака молоди рыб и корюшкой, являющейся основным кормовым объектом для вида (Семенченко, Островская, 2020).

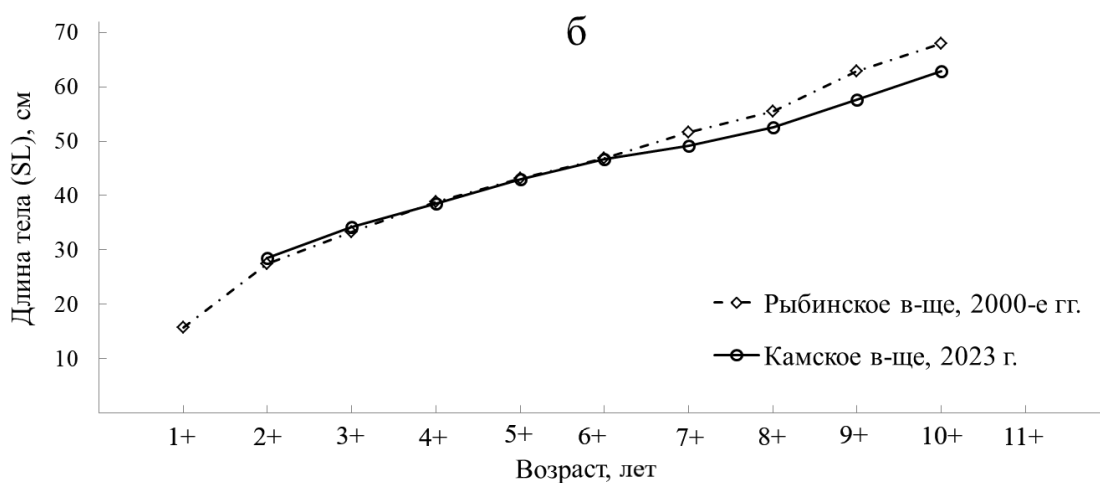
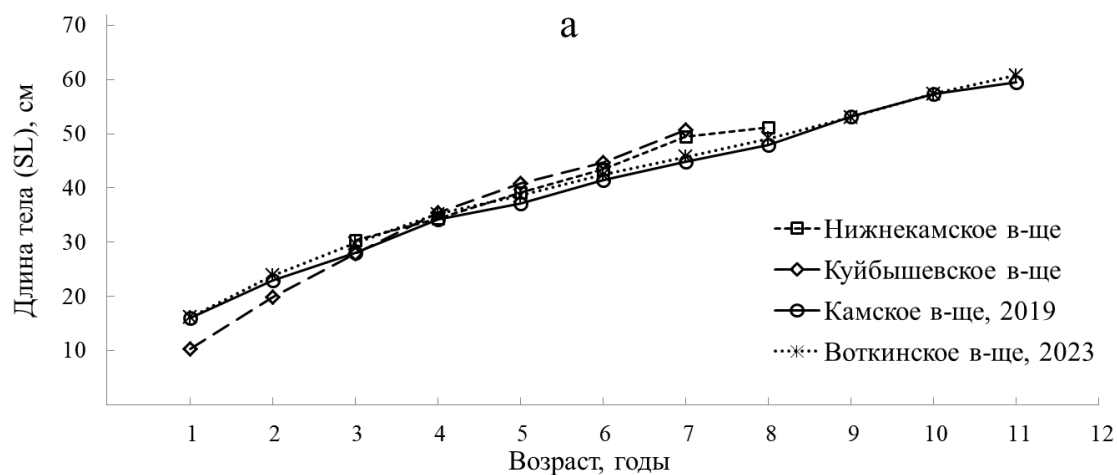
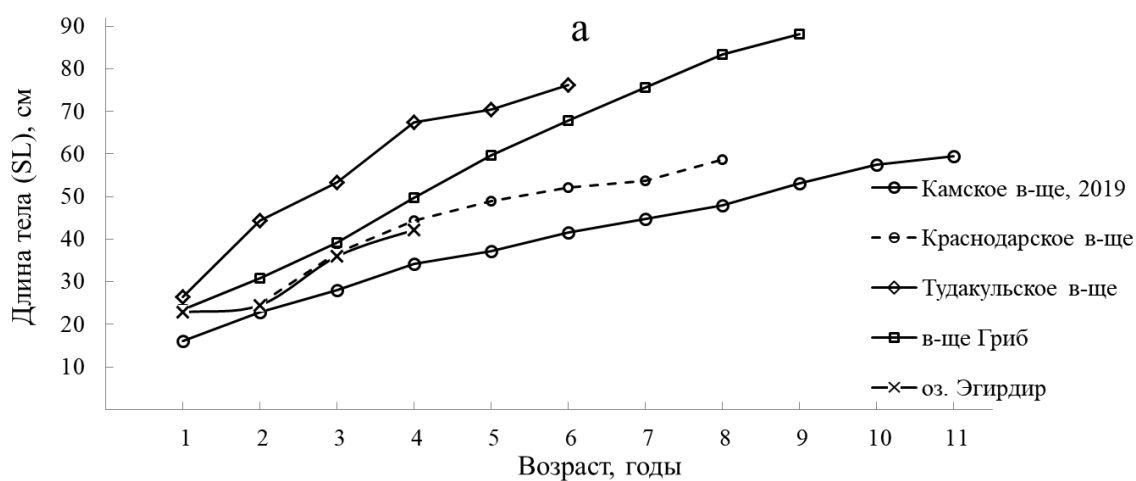


Рисунок 4.1 – Средняя длина тела судака по возрастным группам: а – указано для рыб возраста 1–10 – Куйбышевское и Нижнекамское водохранилище (Кузнецов, 2010); Камское водохранилище в 2019 г., наши данные; Воткинское водохранилище в 2023 г. (данные сборов Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО»). б – указано для рыб возраста 1+–10+ – Рыбинское водохранилище 2000-е годы (Рыбы..., 2015); Камское водохранилище, центральный район, 2023 г. (наши данные)



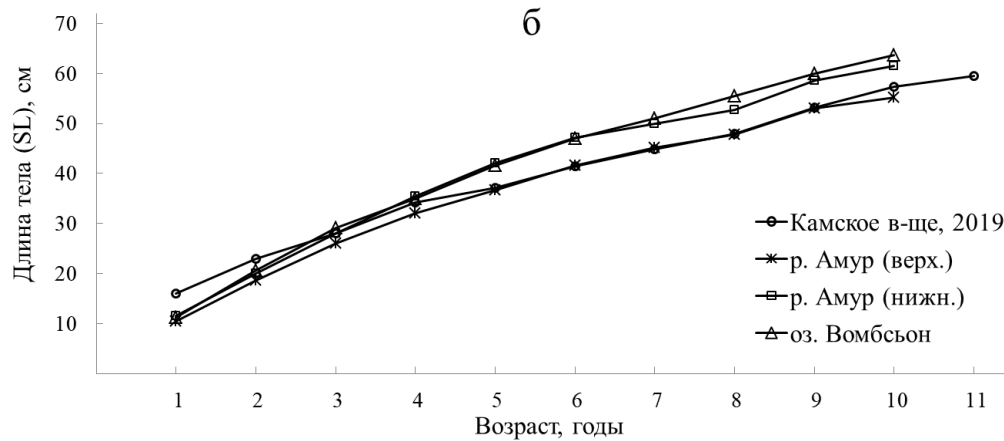


Рисунок 4.2 – Средняя длина тела судака по возрастным группам: а – Краснодарское водохранилище (Коваленко и др., 2012), Тудакульское водохранилище, Узбекистан (Kamilov et al, 2017), водохранилище Гриб, Алжир (Bouamra et al., 2017), оз. Эгирдир, Турция (Весег, 1999); Камское водохранилище в 2019 г.; б – Камское водохранилище в 2019 г.; верхний участок нижнего Амура (Семенченко, Островская, 2020), нижний участок нижнего Амура (Семенченко, Островская, 2020), оз. Вомбсьон, Швеция (Argillier et al., 2003).

Линейный рост судака во временном аспекте. Сравнение линейного роста судака Камского водохранилища с ретроспективными данными (Зиновьев, Соловьева, 1975а; Коняев, Костицын, 2001) показывает более высокий темп линейного роста у младших возрастных групп судака в настоящее время. При этом, более старшие возрастные группы в настоящее время демонстрируют замедленный темп линейного роста в сравнении с данными 70–90-х годов XX века (рисунок 4.3). Аналогичная ситуация наблюдалась в Рыбинском (Герасимов и др., 2013) и Куйбышевском (Кузнецов, 2010) водохранилищах, где после образования водоема старшие возрастные группы судака характеризовались более высоким темпам линейного роста в сравнении с современным периодом.

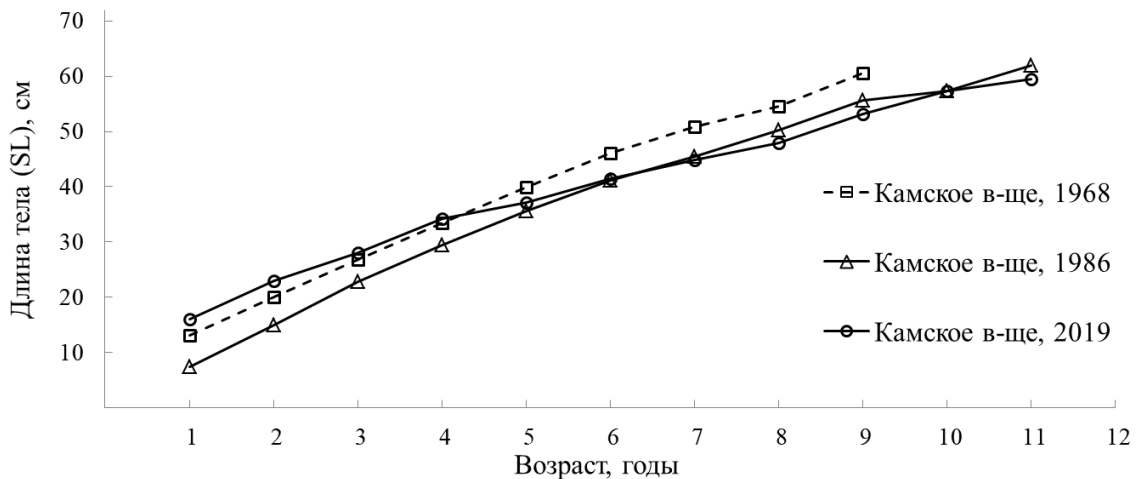


Рисунок 4.3 – Средняя длина тела судака Камского водохранилища по возрастным группам: 1968 г. (Зиновьев, Соловьева, 1975а); центральный район в 1986 г. (Коняев, Костицын, 2001); центральный район 2019 г. (наши данные).

Наиболее вероятным объяснением различий в скорости линейного роста может служить изменение условий нагула судака, связанное с проникновением тюльки в Камское водохранилище в 1970-е годы (Пушкин, Антонова, 1977). Исследование питания сеголетков судака Камского водохранилища (Антонова, 1988) показало, что более высокий темп роста отмечен у сеголетков-хищников по сравнению с сеголетками-планктофагами. Вполне вероятно, что молодь тюльки представляет собой наиболее массовый и доступный корм для молоди судака, что характерно и для Рыбинского водохранилища (Герасимов, Стрельникова, 2016), и приводит к более высоким темпам роста сеголетков и рыб младших возрастов. Более высокие темпы роста судака в 1968 г., вероятно, связаны с высокой численностью генераций рыб, обусловленной начальным этапом эвтрофикации водоема после заполнения ложа водохранилища (Соловьева, Зиновьев, 1971). В начале 1960-х годов водоем вступил в фазу трофической депрессии (Балабанова, 1962), наземная растительность на ложе водохранилища разложилась, значительно сократилась площадь нерестилищ фитофильных видов рыб, что привело к сокращению кормовой базы судака и ухудшению условий его нагула. При этом судак старших возрастов мог потреблять рыб более крупных размеров, численность которых в водоеме в этот период была высокой. Именно этот фактор мог обусловить более высокие темпы линейного роста рыб в этот период.

Линейный рост самок и самцов. Самцы старше 9-ти годовалого возраста в уловах отсутствовали. В среднем, самки судака Камского водохранилища демонстрируют более высокие показатели длины тела в сходных возрастных группах, при этом значимые различия в линейном росте самцов и самок по возрастным группам отсутствовали. Линейный рост самцов и самок судака Камского водохранилища представлен в таблице 4.5.

Таблица 4.5 – Сравнение длины тела (SL , см) самцов и самок судака Камского водохранилища в мае 2019 и 2021 гг.

Возраст, годы	Самцы			Самки			Уровень значимости p
	Длина, см $\pm SE$	$min-max$	N , экз.	Длина, см $\pm SE$	$min-max$	N , экз.	
4	33,6 $\pm$ 0,46	33,0–34,5	3	34,5	—	1	—
5	37,2 $\pm$ 0,27	35,8–39,8	15	38,0 $\pm$ 0,45	37,5–38,4	2	—
6	41,4 $\pm$ 0,16	39,7–43,6	43	41,6 $\pm$ 0,15	39,7–44,0	43	0,29
7	44,9 $\pm$ 0,24	42,8–47,3	24	44,6 $\pm$ 0,25	42,5–46,1	22	0,39
8	48,1 $\pm$ 0,44	46,2–51,0	15	47,9 $\pm$ 0,34	46,0–50,5	23	0,63
9	52,7 $\pm$ 0,57	50,5–54,7	7	53,6 $\pm$ 0,55	51,0–56,5	10	0,33

Отсутствие существенных различий между линейным ростом самцов и самок характерно и для других популяций судака, в частности из Волжского плёса Куйбышевского водохранилища (Кузнецов и др., 2012). В то же время, у судака Краснодарского водохранилища темп роста самок существенно выше, чем у самцов, во всех возрастных группах (Коваленко, 2015).

Весовой рост и упитанность. Для анализа весового роста судака использовались массовые сборы судака из зимних уловов 2023–2024 гг. (таблица 4.6). В весовом росте судака Камского водохранилища, как и в линейном росте, наблюдается увеличение массы рыб в возрастных группах от верхнего района (станция 5) к нижнему (станция 1). Рыбы из нижнего района (станция 1) имели статистически значимую разницу в сравнении с рыбами из центрального района (станция 2) в восьми возрастных группах из девяти, а при сравнении с рыбами из верхнего района (станция 5) в пяти возрастных группах из шести рассматриваемых (таблица 4.6).

Рыбы из центрального района значимо отличались по массе от рыб из верхнего района только в возрасте 6+ лет.

Таблица 4.6 – Сравнение массы тела судака Камского водохранилища по возрастным группам в зимний период 2023–2024 гг.

Возраст, лет	Февраль 2024 г.	Декабрь 2023 г.			P_{2-5}	P_{3-5}
	Станция 1 – г. Добрянка	Станция 2 – г. Чермоз	P_{2-3}	Станция 5 – с. Таман		
1	2	3	4	5	6	7
2+	$\frac{247,3 \pm 7,60 (54)}{135 - 397}$	$\frac{296,5 \pm 23,49 (8)}{177 - 378}$	0,08	–	–	–
3+	$\frac{745,6 \pm 20,43 (34)}{364 - 908}$	$\frac{532,7 \pm 23,41 (10)}{397 - 640}$	<0,001	463	–	–
4+	$\frac{1010,3 \pm 20,79 (49)}{696 - 1307}$	$\frac{752,9 \pm 7,43 (108)}{567 - 1020}$	<0,001	$\frac{716,6 \pm 30,99 (11)}{543 - 838}$	<0,001	0,28
5+	$\frac{1494,7 \pm 21,41 (74)}{1151 - 1824}$	$\frac{1063,6 \pm 14,78 (56)}{847 - 1322}$	<0,001	$\frac{983,4 \pm 35,27 (13)}{760 - 1195}$	<0,001	0,052
6+	$\frac{1736,4 \pm 34,44 (49)}{1276 - 2265}$	$\frac{1395,8 \pm 20,06 (38)}{1193 - 1718}$	<0,001	$\frac{1408,2 \pm 84,18 (20)}{1142 - 2940}$	<0,001	0,04
7+	$\frac{2168,8 \pm 54,73 (25)}{1708 - 2854}$	$\frac{1618,7 \pm 29,05 (22)}{1327 - 1947}$	<0,001	$\frac{1602,5 \pm 57,34 (15)}{1220 - 2175}$	<0,001	0,80
8+	$\frac{2723,7 \pm 187,92 (7)}{2028 - 3435}$	$\frac{2015,2 \pm 50,22 (11)}{1805 - 2342}$	0,009	$\frac{2225,0 \pm 154,47 (11)}{1528 - 3315}$	0,06	0,22
9+	$\frac{3615,7 \pm 248,95 (3)}{3317 - 4110}$	$\frac{2638,8 \pm 128,89 (6)}{2115 - 2949}$	0,04	$\frac{2294,0 \pm 205,41 (7)}{1620 - 3180}$	0,01	0,19
10+	$\frac{3994,5 \pm 10,50 (2)}{3984 - 4005}$	$\frac{3603,3 \pm 41,29 (3)}{3531 - 3674}$	–	$\frac{3816,3 \pm 369,59 (4)}{2985 - 4760,0}$	–	0,60

Коэффициенты уравнения зависимости длина-масса для судака из рассматриваемых районов Камского водохранилища представлены в таблице 4.7. В большинстве водоемов рост судака характеризуется коэффициентом аллометрии $b \geq 3$ (Nahlbeck, Müller, 2003; Balik et al., 2004; Argillier et al., 2003; Kamilov et al., 2017). В то же время в ряде водоемов судак демонстрирует темп роста, когда коэффициент аллометрии $b < 3$, как например в водоемах Турции (Ilhan, Sari, 2015) и иранских прибрежных водах Каспийского моря (Abdolmalaki, Psuty, 2007). Выраженность аллометрии может изменяться в зависимости от гидробиологических условий, наличия пищи, а также от половой структуры популяции, на значение b также могут влиять болезни и паразитарные нагрузки (Le Cren, 1951; Bagenal, Tesch, 1978; Bouamra et al., 2017).

Таблица 4.7 – Коэффициенты уравнения степенной функции соотношения длины и массы судака в Камском плесе Камского водохранилища в 2023–2024 гг.

Станция, год	<i>n</i> , шт	<i>SL</i> (см), min-max	<i>W</i> (г), min-max	Параметры уравнения		
				<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²
Станция 1, февраль 2024 г.	310	20,0–65,8	96–4110	0,0063	3,2013	0,99
Станция 2, декабрь 2023 г.	327	24,0–71,0	177– 6040	0,0076	3,1512	0,98
Станция 5, декабрь 2023 г.	99	18,4–70,0	69 – 4760	0,0083	3,1283	0,97
В целом по водоему	736	18,4–71,0	69 – 6040	0,0069	3,1783	0,98

Сравнение условий нагула рыб с использованием коэффициента относительной упитанности (*Kn*) из наиболее многочисленной выборки зимнего периода 2020–2021 гг. показало, что наиболее благоприятные условия для нагула судака складываются в нижнем (станция 1) и центральном районе водохранилища (таблица 4.8).

Таблица 4.8 – Показатели коэффициента относительной упитанности (*Kn*) судака в Камском плесе Камского водохранилища в зимний период 2020–2021 гг.

Район	<i>n</i> , экз.	<i>Mean</i>	<i>SE</i>	<i>min – max</i>
Станция 1, март 2021 г.	377	103,88	0,34	85,11 – 130,08
Станция 2, март 2021 г.	197	97,33	0,52	80,33 – 121,22
Станция 4, декабрь 2020 г.	702	102,04	0,25	84,44 – 127,29
Станция 5, декабрь 2020 г.	717	96,76	0,24	76,57 – 114,46
В целом по водоему	1993	100,02	0,16	76,57 – 130,08

Значимая разница ($p < 0,05$) при сравнении коэффициента относительной упитанности (*Kn*) рыб между районами водохранилища была получена для всех сравниваемых выборок, за исключением рыб из верхнего и центрального (станция 2 в 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.

Рыбы из верхнего района водохранилища, в сравнении с рыбами из центрального и нижнего районов, характеризуются наименьшими темпами линейного и весового роста, а также показателем упитанности, выраженным через коэффициент относительной упитанности (*Kn*). Полученные результаты могут объясняться различиями в условиях нагула рыб в исследованных районах водоема – температурным режимом и различной

доступностью массового пелагического вида рыб – тюльки. Выявленные различия в линейном росте рыб могут свидетельствовать о том, что в условиях водоема наблюдается пространственная изменчивость в линейном росте судака и в водоеме могут существовать разграниченные группировки вида, придерживающиеся определенных мест нереста, нагула и зимовки, что может быть подтверждено при проведении дальнейших исследований.

В сравнении с ретроспективными данными, на современном этапе существования водоема судак характеризуется наиболее высокими темпами линейного роста в младших возрастных группах (1+–4+), что свидетельствует об улучшении условий нагула рыб этих возрастов. Линейный рост судака в старших возрастных группах в настоящий период соответствует возрасту рыб из сборов 1986 г. Стабильный рост рыб в наиболее облавливаемой части популяции – рыб возрастов 4–7+ и более старших возрастных группах, в сравнении с ретроспективными данными, может свидетельствовать, что в условиях интенсивной промысловой нагрузки на популяцию судака перелов отсутствует.

4.3. Половой состав

Анализ половой структуры рыб, показал, что соотношение полов у судака на различных участках Камского водохранилища зависит от возраста рыб. При этом на всех станциях самцы в младших возрастных группах до семигодовых рыб включительно преобладают над самками (таблица 4.9).

На станциях 1, 2 и 4 самки начинают преобладать над самцами с 7–8-годовалого возраста. На станции 5 выраженное преобладание самок над самцами наблюдается с девятигодовалого возраста. Начиная с 10-ти годовалого возраста самцы на станции 1 отсутствуют. На станции 2 самцы отсутствуют с 11-ти годовалого возраста, на станции 4 – с 12-ти годовалого возраста. На станции 5 в 10-ти и 12-ти годовалом возрасте количество самцов в уловах превышало количество самок, предельный возраст самцов в уловах составил 13 лет. Данная закономерность может объясняться более поздними сроками полового созревания рыб в верхней (наиболее северной) части водохранилища (Казаринов и др., 2023б).

Таблица 4.9 – Соотношение полов судака Камского водохранилища на разных учетных станциях по возрастным группам (весна–осень 2018–2023 гг.)

Возраст, лет	Ст. 5 (с. Таман)			Ст. 4 (о. Бор)			Ст. 2 (г. Чермоз)			Ст. 1 (г. Добрянка)		
	♂:♀	♂	♀	♂:♀	♂	♀	♂:♀	♂	♀	♂:♀	♂	♀
5	3.5 : 1	21	6	1.2 : 1	28	24	0.5 : 1	1	2	2.4 : 1	22	9
6	1.1 : 1	12	11	4.5 : 1	18	4	1.8 : 1	33	18	1.9 : 1	48	25
7	1.3 : 1	10	8	0.6 : 1	6	10	1.4 : 1	23	16	1.3 : 1	31	23
8	1.2 : 1	11	9	0.3 : 1	1	3	0.4 : 1	11	28	0.9 : 1	11	12
9	0.7 : 1	8	12	0.3 : 1	1	4	0.6 : 1	8	14	0.6 : 1	4	7
10	2 : 1	2	1	0 : 5	–	5	0.1 : 1	1	9	0 : 2	–	2
11	0.5 : 1	2	4	1 : 0	1	–	0 : 1	–	1	0 : 2	–	2
12	2 : 1	2	1	0 : 3	–	3	0 : 2	–	2	–		
13	0.3 : 1	1	3	–			–			–		
14	–			–			0 : 1	–	1	–		

В границах ареала соотношение самцов и самок в разных возрастных группах может значительно варьировать. В популяциях судака возможно как преобладание самцов над самками, что наблюдалось в оз. Эгирдир (Турция) (Beser, 1999) и Краснодарском водохранилище (Коваленко и др., 2012), так и самок над самцами, что было отмечено для ряда водохранилищ Туниса (M'Hetli et al., 2011). При этом во всех популяциях доля самцов с увеличением возраста рыб закономерно снижается, что связано с их повышенной смертностью. Данная закономерность характерна в целом для окуневых видов рыб (Никольский, 1974).

По ретроспективным литературным данным соотношение полов в научно-исследовательских уловах на Камском водохранилище значительно различалось. Так, по данным Е. А. Зиновьева и Н. С. Соловьевой (1975а) половой состав судака в нагульный и нерестовый периоды был представлен более чем на 60% самками, хотя во время нереста зачастую доминировали самцы. И. А. Семченко (1972) для судака из Сылвенского залива Камского водохранилища указывала соотношение самок к самцам как 1:2, как в нерестовый период, так и в нагульный. По данным Н. С. Зиновьевой (1985) соотношение полов в Иньвенском заливе в 1982 г. составляло 1:1. Ю. В. Кузьмина с соавторами (2011) для судака Обвинского залива в мае 2011 г. приводят соотношение числа самцов к числу самок равное 1:0,8. Проведенный анализ полового состава уловов в среднем по водохранилищу показал, соотношение самцов к самкам на водоеме составляет 1:1,14

4.4. Сроки полового созревания

Анализ ретроспективных литературных данных показывает, что сроки полового созревания в последние годы соответствуют времени полового созревания судака в первые десятилетия существования данного водоема (Зиновьев, Соловьева, 1975а). На всех участках водохранилища первые половозрелые самцы судака появляются в четырехлетнем возрасте (возраст 3+), половозрелые самки – в пятилетнем возрасте (4+), а минимальная длина половозрелого самца составила 27,4 см, половозрелой самки – 34,0 см. Половое созревание судака в Камском водохранилище происходит неравномерно. Среди рыб в возрасте 5-5+ лет наибольшая доля половозрелых самок наблюдается в нижнем районе водохранилища. Судак из верхнего района водохранилища созревает позднее и при большей длине. У рыб в возрасте 9-9+ лет и длиной >51,5 см все самки являются половозрелыми (рисунок 4.4).

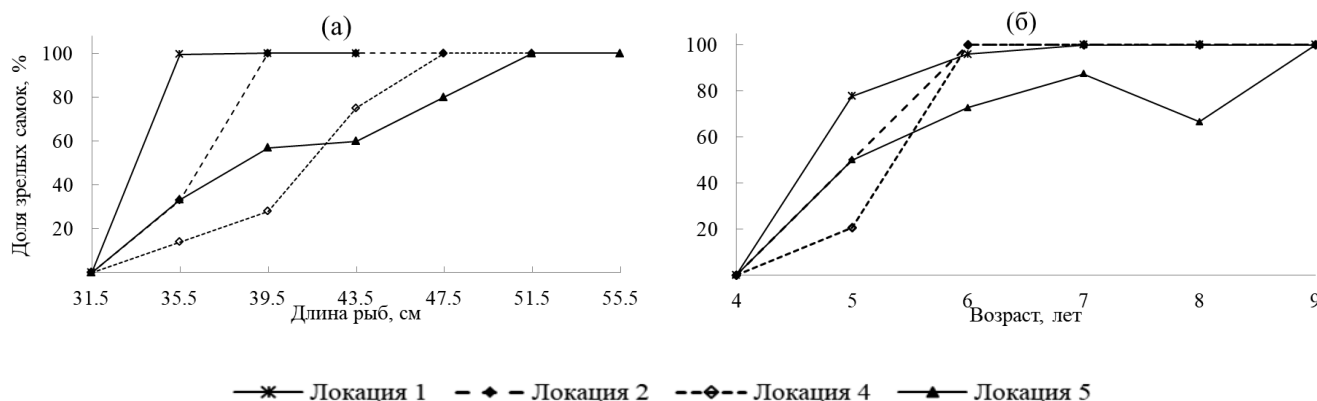


Рисунок 4.4 – Динамика полового созревания самок судака с увеличением длины (а) и возраста (б) на различных участках Камского водохранилища. 1 – Станция 1 (г. Добрянка); 2 – Станция 2 (г. Чермоз); 3 – Станция 4 (о. Бор); 4 – Станция 5 (с. Таман).

Таким образом, в условиях Камского водохранилища наблюдаются существенные различия в скорости полового созревания рыб в разных районах. Рыбы из нижнего района водохранилища созревают быстрее и при меньших размерах тела. Судак, пойманный на станции 5, занимающей самое северное положение, характеризуется наиболее поздними сроками полового созревания.

Выраженная пространственная изменчивость скорости полового созревания судака Камского водохранилища может быть проявлением широтной изменчивости,

отражающей различия в длительности вегетационного периода в пределах одного водоема, что влияет на скорость роста и созревание рыб (Зыков, Иванов, 2008; Trip et al., 2014; Álvarez-Noriega et al., 2023). В южной части ареала судак характеризуется еще более ранними сроками полового созревания: рыбы в возрасте 1–3 года, как правило, уже половозрелые (Сахаров, 1985; Весег, 1999; Коваленко и др., 2012; Ozyurt et al., 2012) (рисунок 4.5).

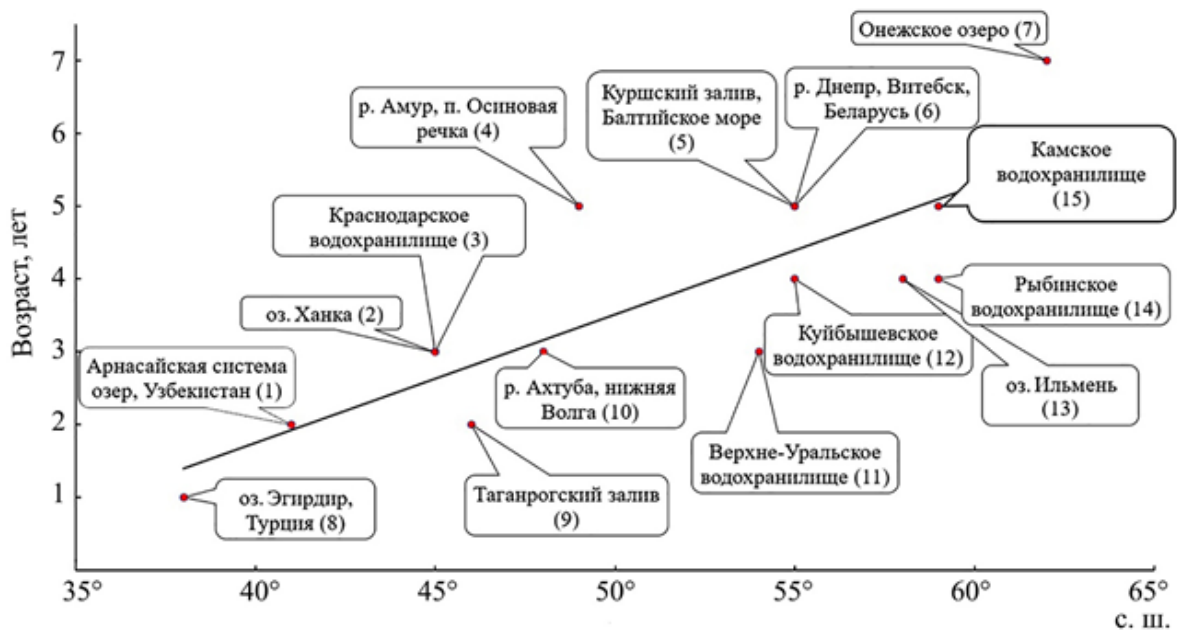


Рисунок 4.5 – Зависимость возраста начала полового созревания самок судака от географического расположения водоема. Литературные источники: 1 – Dekhkonova, 2023; 2 – Шаповалов, 2018; 3 – Коваленко и др., 2012; 4 – Семенченко, Подорожнюк, 2014; 5 – Павлов, Габаев, 2012; 6 – Жуков, 1963; 7 – Биоресурсы..., 2008; 8 – Весег, 1999; 9 – Горбенко и др., 2019; 10 – Самойлов, 2017; 11 – Перминов, 1975; 12 – Ислам, 2004; 13 – Сахаров, 1985; 14 – Рыбы..., 2015; 15 – Камское водохранилище (наши данные).

Обратная ситуация наблюдается в водоемах северных широт (Рюкшиев, 2010), где под влиянием пониженных температур окружающей среды скорость полового созревания и рост рыб замедляются, увеличивается количество циклов размножения и продолжительность жизни рыб, которая может достигать у судака 31 года (Кудерский, 1984).

Различия в сроках полового созревания у рыб обнаруживаются и при сравнении популяций рыб, обитающих в водоемах, находящихся на одной широте. Так, половое созревание самок судака в Рыбинском водохранилище наступает в более ранние сроки, чем в Камском (Герасимов и др., 2013; Рыбы..., 2015). Различие по срокам полового созревания рыб может быть обусловлено климатическими особенностями регионов, прежде всего разницей среднегодовых температур, что оказывает влияние на длительность вегетационного периода. Проведенный анализ сроков наступления половозрелости судака в зависимости от географического расположения водоема, показал наличие корреляционной зависимости, которая наиболее точно аппроксимируется уравнением линейной функции: $y = 0,1746x - 5,2945$ ($R^2 = 0,69$), где x – градус северной широты в целых числах, y – возраст полового созревания самок, за который принят минимальный возраст рыб, участвующих в воспроизводстве (рисунок 4.5).

4.5. Плодовитость и ГСИ

Плодовитость является видовым приспособлением, обеспечивающим существование вида и отдельных его популяций в изменяющихся условиях среды (Никольский, 1974). В зависимости от географического положения водоема максимальная абсолютная плодовитость судака изменяется от 151,7 тыс. икринок у южных популяций (Весег, 1999), до 1500 тыс. икринок у судака Онежского озера (Биоресурсы ..., 2008). В Краснодарском водохранилище *ИАП* судака варьирует от 18,4 до 596,2 тыс. икринок (Коваленко и др., 2012), у судака оз. Ханка (Приморский край) – от 150 до 894 тыс. икринок (Кравцов, Таразанов, 1999), в оз. Ильмень (Новгородская область) – от 10,1 до 987,3 тыс. икринок (Сахаров, 1985).

Относительная плодовитость судака варьирует от 31 (Сахаров, 1985) до 467 шт./г тела (Lappalainen et al., 2003), в оз. Эгирдир (Турция) *ОП* – от 50 до 241 шт./г (Весег, 1999), в озере Восточный Арнасай (Узбекистан) – 45,9–240,3 шт./г (Dekhkonova, 2023), в Краснодарском водохранилище – 203–252 шт./г (Коваленко и др., 2012).

По ретроспективным данным, относящимся к первым десятилетиям существования Камского водохранилища, показатели *ИАП* судака составляли от 22,3 до 737,0 тыс.

икринок, *ОП* варьировала от 58 до 213 шт./г. (Соловьева, 1965; Семченко, 1972; Зиновьев, Соловьева, 1975а; Пушкин, 1988).

По результатам исследований 2018–2023 гг. минимальная индивидуальная абсолютная (*ИАП*) и индивидуальная относительная (*ОП*) плодовитость судака Камского водохранилища составляла 60 694 икринок и 87,3 шт./г соответственно и наблюдалась у 5-годовалой самки длиной 40,0 см и массой 789 г. Максимальные значения *ИАП* достигали 1 184 058 икринок у 15-ти годовалой особи длиной 730 мм и массой 7200 г, *ОП* – 313,1 шт./г тела у 6-годовалой рыбы длиной 40,7 см и массой 969 г.

Таким образом, показатели *ИАП* и *ОП* судака Камского водохранилища не выходят за рамки популяционных показателей в границах ареала.

Географическая изменчивость плодовитости. Анализ географической изменчивости *ИАП* выявил достоверные различия только для рыб длиной 45–50 см. Рыбы станции 1 сбора 2019 г. значимо ($p < 0,05$) отличались максимальными значениями *ИАП* от всех других рыб. Также значимая разница была получена для рыб станции 1, собранных в 2022 и 2023 гг., с рыбами из станции 3, имевшими в этой размерной группе наименьшие показатели *ИАП* ($174,1 \pm 11,2$ тыс. икр., $\lim$ 142,2–220,7, $n = 6$). Также *ИАП* значимо отличалась у рыб из станции 1 сбора 2022–2023 гг. в возрасте 6 лет, у рыб из станции 5 (с. Таман), в возрасте 7 лет – из станций 3 (Косьва) и 5, в возрасте 8 лет – из станций 3 и 4 (о. Бор). Показатели *ИАП* судака Камского водохранилища в зависимости от размерных групп и возраста рыб приведены в Приложении В – таблицы В.1, В.2.

Проведенный анализ *ОП* в размерных классах рыб из разных станций также выявил внутривидовые различия *ОП* в двух размерных классах рыб. Рыбы станции 1 сборов 2019 г. размерного класса 45–50 см значимо отличались от рыб станций 3–5. Рыбы из станции 2 значимо отличались от рыб из станции 4. В обеих рассмотренных размерных группах рыбы станций 1 и 2 характеризовались наибольшими показателями *ОП*.

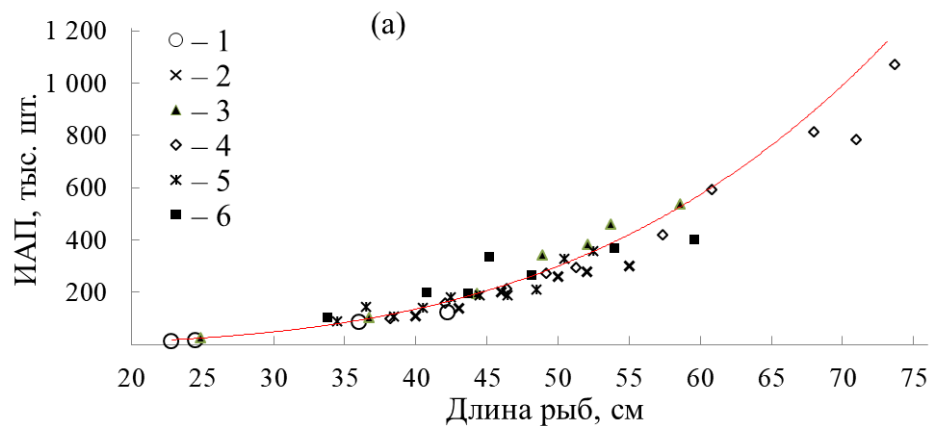
Кроме того, рыбы возраста 7 лет из станции 4 значимо ($p < 0,05$) отличались от рыб станций 3 и 5, рыбы возраста 8 лет из станции 1 сборов 2019 г. – от рыб из станций 2 и 4. Также значимые различия *ОП* были получены для 10-летних рыб из станций 2 и 4. Показатели *ОП* судака Камского водохранилища в зависимости от размерных групп и возраста рыб приведены в Приложении Г – таблицы Г.1, Г.2.

Выраженные различия *АП* и *ОП* рыб в станциях 1 и 2, имеющих максимальные значения в 6–8-летнем возрасте, закономерно отражают влияние скорости полового созревания рыб на показатели плодовитости в пределах одного водного объекта.

Аналогичные результаты получены при сравнении характера связи *ИАП* с длиной тела для судака различных популяций в пределах обитания вида. Данная связь описывается уравнением степенной функции $y = 0,2777 \times x^{3,5515}$ и значением $R^2 = 0,95$ (рисунок 4.6а).

В то же время, сравнение возрастных изменений *ИАП* судака Камского водохранилища с таковыми у популяций из других водоемов демонстрирует общую закономерность географической изменчивости плодовитости вида в пределах ареала (рисунок 4.6б).

Наиболее быстрый темп линейного роста рыб в нижней части Камского водохранилища (Казаринов и др., 2023б) и более ранние сроки достижения половозрелости этих рыб, способствуют более высоким показателям *ИАП* по сравнению с рыбами, пойманными на других станций. Выраженная разница в абсолютном количестве икринок у рыб с разных станций проявляется до 9-го годовалого возраста. Минимальные показатели *ИАП* и *ОП* демонстрируют рыбы из станций 3 и 5 расположенных в зоне выклинивания подпора Камского водохранилища.



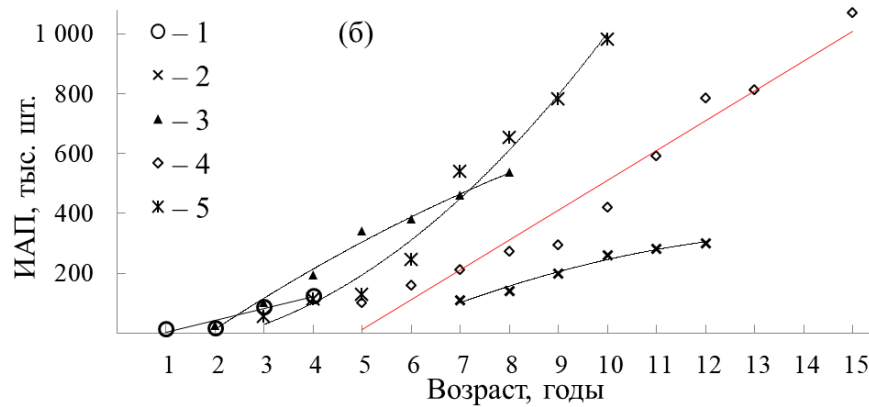


Рисунок 4.6 – Зависимость *ИАП* от длины тела (а) и возраста (б) для ряда популяций судака. Литературные источники: а: 1 – Весег, 1999; 2 – Рюкшиев, 2010; 3 – Коваленко и др., 2012; 4 – данные авторов, 2018–2023 гг.; 5 – Зиновьев, Соловьева, 1975а; 6 – Горбенко и др., 2019. б: 1 – Весег, 1999; 2 – Рюкшиев, 2010; 3 – Коваленко и др., 2012; 4 – данные авторов, 2018–2023 гг.; 5 – Сахаров, 1985.

Размерно-весовая изменчивость *ИАП* и *ОП*. В сходных возрастных группах судака из разных участков Камского водохранилища выявлено большее количество различий в показателях *ИАП* и *ОП*, чем при сравнении таковых в одинаковых размерных группах. Меньшая изменчивость *ИАП* судака в одинаковых размерных классах рыб определяет разницу характера связи *ИАП* от длины тела и возраста судака, которая для объединенной выборки рыб Камского водохранилища характеризуется более высоким значением коэффициента детерминации в сравнении со связью *ИАП* с возрастом судака (таблица 4.10).

Таблица 4.10 – Результаты корреляционного анализа и характеристики моделей, использованных для описания зависимости абсолютной и относительной плодовитости от длины (*L*), массы (*W*) и возраста (*A*) судака Камского водохранилища в 2018–2023 гг.

Зависимая переменная	Аргумент функции	Уравнение функции	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	R^2	<i>r</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
<i>ИАП</i>	<i>L</i>	Степенное	0,00020	3,384		0,92	0,92	29,40	<0,01
<i>ИАП</i>	<i>W</i>	Линейное	164,67	-19214		0,94	0,97	51,14	<0,01
<i>ИАП</i>	<i>A</i>	Степенное	2415,1	2,2665		0,85	0,89	23,90	<0,01
<i>ОП</i>	<i>L</i>	Логистическое	201,9	6,034	-0,009	0,05	0,20	2,55	0,01
<i>ОП</i>	<i>W</i>	Гаусса	206,03	-4491,2	4,062E07	0,05	0,18	2,32	0,02
<i>ОП</i>	<i>A</i>	Гомпертца	192,51	-22,24	-0,9542	0,06	0,21	2,64	<0,01

Примечание: *a-c* – коэффициенты уравнения, *r*, *t*, *p* – результаты корреляционного анализа.

С увеличением линейных размеров, массы и возраста рыб показатели *ИАП* и *ОП* достоверно увеличиваются (рисунок 4.7). Рост показателей *ИАП* происходит на протяжении всей жизни, тогда как увеличение *ОП* наблюдалось нами до 11-ти годовалого возраста включительно и было характерно для рыб длиной менее 55–60 см. Максимальные значения *ИАП* и *ОП* были отмечены у рыб 6–8 годовалого возраста.

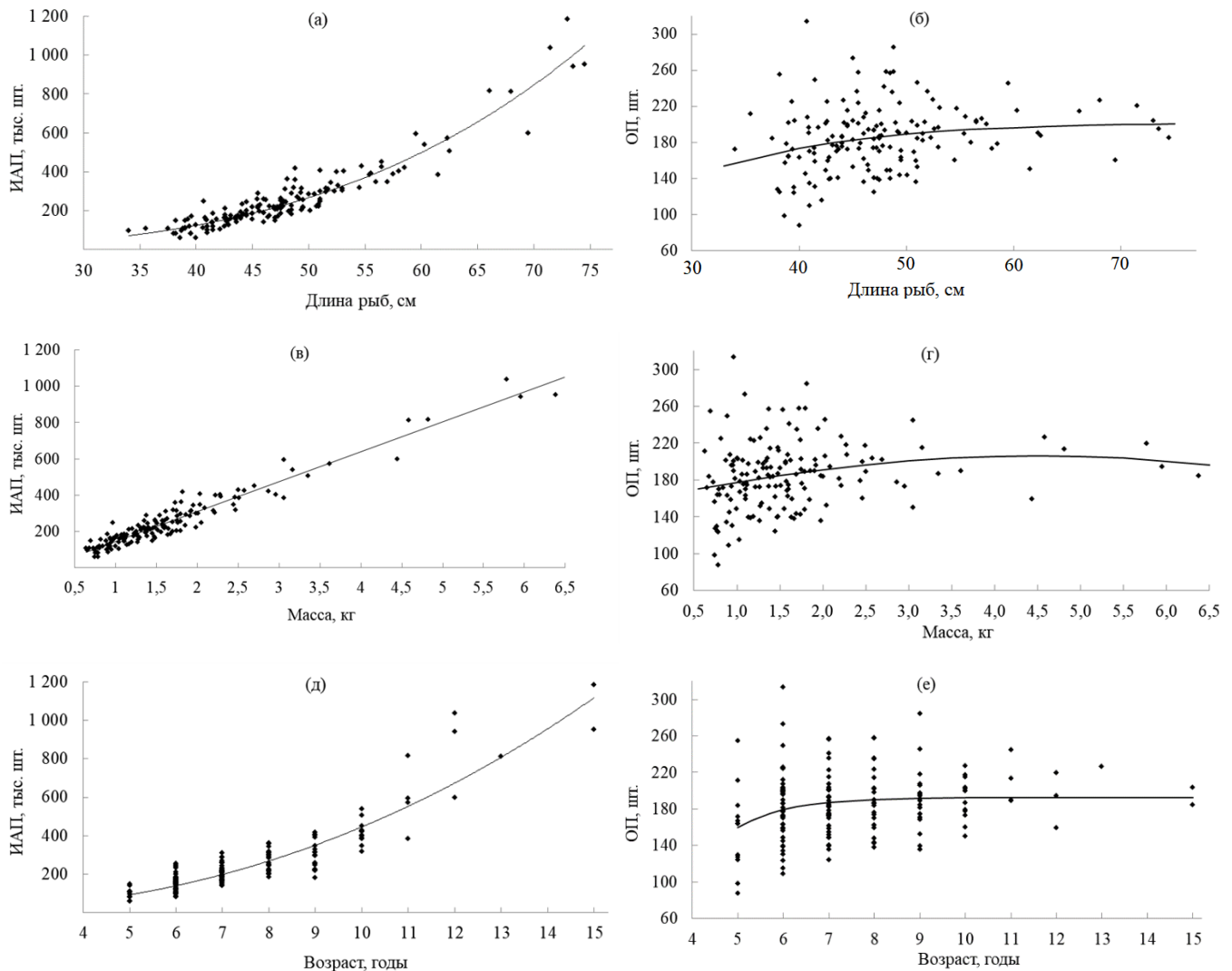


Рисунок 4.7 – Зависимость *ИАП* (а, в, д) и *ОП* (б, г, е) от длины (а, б), массы (в, г) и возраста (д, е) судака в Камском водохранилище в мае 2018–2023 гг.

Гонадосоматический индекс (ГСИ). Изучение морфофизиологических характеристик – индексов органов рыб и, в частности, гонадосоматического индекса (ГСИ), позволяет дать количественную оценку репродуктивной способности рыб, а также интегральную экспресс-оценку физиологического состояния всего организма с учетом воздействия антропогенных факторов (Kuzminova, 2012; Rudneva et al., 2014;

Мельникова, Кузьмина, 2020). Значительные отклонения репродуктивных показателей рыб могут происходить как под влиянием внешних факторов среды (Бойко и др., 1978), так и при антропогенном воздействии, связанным, в том числе с промышленным загрязнением (Решетников и др., 2000).

У судака Камского водохранилища минимальное значение *ГСИ* (3,3%) было рассчитано для пятигодовалой самки длиной 38,6 см и массой 0,75 кг, максимальный *ГСИ* (16,3%) – у 11-годовалой особи длиной 59,5 см и массой 3,06 кг.

Проведенный анализ в межгодовых различиях *ГСИ* выявил значимую разницу только в одном случае, когда рыбы длиной 45–50 см пойманные на станции 1 в 2019 г. характеризовались значимо большими значениями по сравнению с рыбами, собранными в этом месте в 2022 и 2023 гг. Близкие результаты были получены при сравнении *ГСИ* рыб разных возрастных групп. На станции 1 самки судака 8-ми годовалого возраста, собранные в 2019 г., имели достоверно бóльшие значения *ГСИ* по сравнению с рыбами, собранными здесь в 2022 и 2023 гг. Отсутствие достоверных межгодовых различий судака в остальных точках сбора позволило объединить выборки разных лет, которые использовали для последующего анализа пространственной динамики и размерно-возрастной изменчивости *ГСИ* судака Камского водохранилища.

По результатам анализа объединенной выборки судака Камского водохранилища (за исключением выборки 2019 г. в станции 1), было установлено, что с увеличением линейных размеров, массы и возраста рыб *ГСИ* достоверно увеличивается ($p < 0,05$) до размерной группы 55–60 см, массы 2 кг и возраста 11 лет (рисунок 4.8, Приложение Д – таблицы Д.1, Д.2).

Значения *ГСИ* судака Камского водохранилища, в среднем составляющие 10,4%, значительно превосходят таковые для рыб южных популяций вида из водохранилища Сейхан (Турция), где среднее значение *ГСИ* в преднерестовый период для самок составило 2% (Ozyurt et al., 2011). Полученная разница объяснима тем, что у рыб при высоких температурах среды в пределах видовой толерантности *ГСИ* снижается, что, в частности, описано для средиземноморской ставриды (Мельникова, Кузьмина, 2020) и голяна *Rhynchocypris kumgangensis* (Im et al., 2016). Динамика возрастных изменений *ГСИ* судака Камского водохранилища характеризуется увеличением его показателей у рыб до длины 55–60 см и 11-летнего возраста. В последующих размерных и возрастных

классах наблюдается некоторая стабилизация значений *ГСИ*, возможно, с этого возраста происходит снижение генеративного обмена веществ относительно соматического.

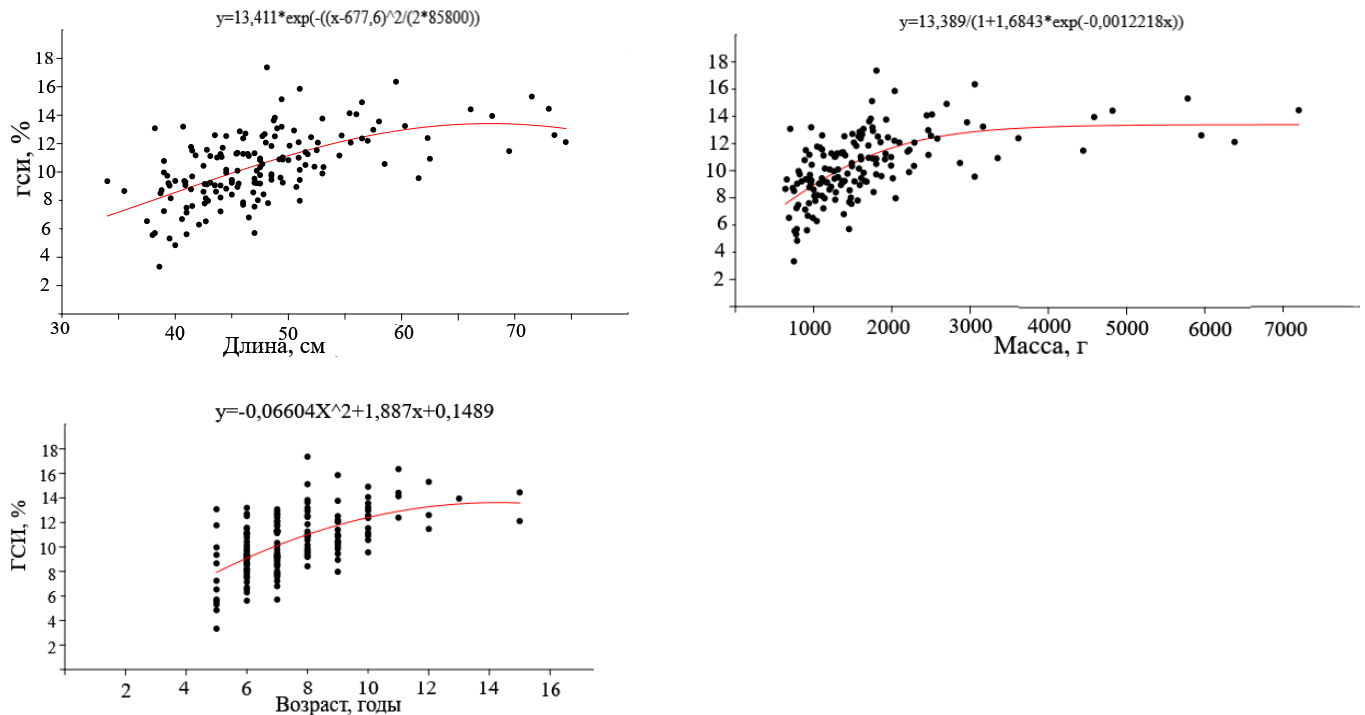


Рисунок 4.8 – Зависимость показателей *ГСИ* (%) у самок в IV стадии зрелости гонад от длины, массы и возраста судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг.

Полученные данные показывают, что по показателям плодовитости судак Камского водохранилища не выходит за границы аналогичных показателей установленных ранее для других популяций этого вида, обитающих в водоемах со сходными климатическими условиями (Сахаров, 1985; Кравцов, Таразанов, 1999), и в том числе и Камского водохранилища в 70-е годы XX века (Семченко, 1972; Зиновьев, Соловьева, 1975а; Пушкин, 1988). Снижения показателей плодовитости, характерное при перелове наиболее крупных и быстрорастущих особей (Enberg et al. 2009), у судака Камского водохранилища в настоящее время не наблюдается.

4.6. Сроки протекания нереста в условиях температурного режима Камского водохранилища

Сведения о воспроизводстве рыб в Камском водохранилище немногочисленны (Пушкина, 1965; Зиновьева, 1985; Шилоносов и др., 1986; Ельченкова, 2008а; Кузьмина

и др., 2011). Согласно ретроспективным данным производители судака в V стадии зрелости гонад встречались в уловах на глубинах 8–12 м в Чусовском, и Обвинском заливах на глубинах от 3 до 12 м. Сроки появления «текучих» производителей в уловах были приурочены к 12–25 мая (Пушкин, 1965; Кузьмина и др., 2011).

Согласно результатам исследований, в период нереста в научно-исследовательских уловах 2013–2024 гг. на мелководьях вблизи нерестилищ фитофильных видов рыб судак был представлен единичными экземплярами. Наиболее массовые уловы судака в этот период наблюдались на станциях 1 и 2 на участках водохранилища с глубинами от 3 до 9 м. Сетепостановки на станции 1 осуществлялись на глубинах от 3 до 9 м, на станции 2 от 3 до 5 м. В 2019 г. появление самок судака с IV–V стадиями зрелости гонад наблюдалось 14 мая при температуре воды в эпилимнионе (на глубине 0,5 метра) глубоководной части водоема – 17,5°C; в уловах 16 мая уже присутствовали отнерестившиеся самки судака, а температура воды у поверхности в этот период составляла 12,7°C. В 2021 г. текущие, а также отнерестившиеся самцы и самки судака присутствовали в уловах начиная с 12 мая при температуре воды в эпилимнионе 10,4°C. К 18 мая в уловах наблюдались только отнерестившиеся самки. Температура воды в приповерхностном слое в этот период составляла 13,9°C. В 2023 г. первые самки судака с гонадами IV–V и VI стадий зрелости появились в уловах 18 мая при температуре воды на глубине 0,5 м – 16,6°C.

Расчет возможных сроков нереста судака Камского водохранилища по уравнению Lappalainen et al. (2003) показывает, что теоретический срок нереста судака в Камском водохранилище приходится на 17–18 мая, что соответствует срокам появления текущих и отнерестившихся производителей на водоеме по нашим наблюдениям.

Можно предположить, что основные нерестилища судака в Камском плёсе могут быть расположены в верхнем районе водохранилища, характеризуются обширными площадями закоряженных мелководий, а в центральной части водоема – находиться в примыкающих к зоне озеровидного расширения крупных заливах – Иньвенском, Косьвинском и Обвинском. Именно верхний район в 2018–2023 гг. отличался максимальными относительными уловами младших размерных групп судака длиной 10,0–20,0 см (рыбы в возрасте 1+) и рыб длиной 20,0–30,0 см (рыбы в возрасте 2+–3+), относительная численность которых также была максимальной в большинстве из рассматриваемых периодов (таблица 4.11).

Таблица 4.11 – Относительная численность младших размерных групп судака в уловах ставных сетей в 2018–2024 гг., % общей численности всех размерных групп рыб.

Район водохранилища	Рыбы длиной 10,0 – 19,9 см						
	2018	2019	2020	2021	2022	2023	2024
Верхний	–	–	0,40	0,35	2,32	7,29	6,94
Центральный	–	0,03	0,002	0,003	0,36	1,38	20,20
Нижний	0,01	0,02	0,21	–	–	–	20,69
	Рыбы длиной 20,0 – 29,9 см						
	2018	2019	2020	2021	2022	2023	2024
Верхний	0,76	0,11	2,17	1,44	1,41	6,00	2,59
Центральный	0,10	0,18	1,01	2,68	0,98	1,53	12,67
Нижний	0,08	1,08	0,03	0,23	–	0,01	5,14

В центральной части Камского плеса, представляющего собой зону озёрного расширения, относительная численность рыб длиной 10,0–20,0 см в 2019 и 2024 гг. была близка к таковой в нижнем районе, относительная численность рыб длиной 20,0–30,0 см, за исключением 2019 г., была выше, чем в нижнем районе водохранилища.

Анализ состояния половых продуктов отдельных производителей судака, отловленных в нерестовый период на Камском водохранилище, показывает, что массовый нерест вида в водоеме может протекать при температуре 14–16°C, что обычно приурочено к третьей декаде мая. В то же время, учитывая значительную протяженность водоема и его пространственное расположение, сроки нереста судака в различных районах водохранилища могут отличаться, что наблюдается и у фитофильных видов рыб в Камском водохранилище.

4.7. Питание

Исследование питания судака, проведенное в период 2022–2024 гг. показало, что видовой состав кормовых объектов судака Камского водохранилища был представлен 12 видами рыб: тюлькой, речным окунем, ершом, плотвой, синцом, лещом, чехонью, уклейкой, щукой, язем, налимом, а также собственной молодь. Помимо этого, за период исследований в желудках шести рыб были обнаружены единичные брюхоногие моллюски р. *Viviparus* (не более 0,1% от общей численности кормовых объектов) (Казаринов и др., 2025).

Результаты исследования показали, что в Камском водохранилище произошло существенное изменение спектра питания судака. Доли ерша и окуня в питании судака, в период 1960–1998 гг. составлявших от 68,3 до 95,0% в 2022 – 2024 гг. составляли от 11,2% до 17,4%. (таблица 4.12).

В осенний период 2022–2024 гг. относительная численность окуня и плотвы в желудках составляла 0,6–0,9% от всех выявленных рыб, значимость этих видов в питании судака возрастала только в весенний период. Также в настоящее время более чем вдвое снизилась в питании судака доля плотвы. Основным компонентом питания в 2022–2024 гг. являлась тюлька, которая уже в период 1989–1998 гг. была одним из основных объектов питания этого вида (Костицын, 2005) (таблица 4.12).

Таблица 4.12 – Динамика состава питания судака Камского водохранилища в разные годы наблюдений.

Компонент питания	Год исследования		Возрастные группы			Год исследования			
	1960	1970	2+	3–4 +	6–9+	1989–1998	2022	2023	2024
Ёрш	41,2	17,5	33,2	25,0	26,1	21,4	11,1	10,5	10,9
Плотва	11,8	5,0	23,1	19,2	29,4	4,5	–	0,2	3,3
Окунь	35,2	77,5	19,8	26,3	23,0	46,9	0,6	0,7	6,5
Щука	–	–	10,0	–	–	–	–	0,2	1,1
Судак	11,8	–	–	–	–	0,4	3,3	3,9	–
Тюлька	–					18,2	78,9	82,5	54,3
Елец						1,2	3,3	0,5	8,7
Уклейка						4,9	–	0,2	15,2
Прочие кормовые объекты*	–	–	13,9	29,5	21,5	2,5	2,8	1,3	–
Неопределенные рыбные остатки, экз.	19	6	–				17	25	34
Количество желудков с пищей, экз.	53	37					99	215	67
Количество исследованных рыб, экз.	169	79				138	166	327	80
Источник информации	Бривкальн, 1975		Родионова, 1986**			Костицын, 2005	Наши данные		

*Примечание. Прочие кормовые объекты: в 1960, 1970 гг. – уклейка, елец, щиповка, дрейссена; в 1986 г. видовой состав этой группы не указан; 1989-1998 гг. – налим, вьюн, стерлядь, чехонь. Наши данные: 2022 г. – брюхоногие моллюски и чехонь; 2023 г. – брюхоногие моллюски, язь, налим и синец. ** Родионова, 1986 – указан процент массы, в остальных случаях – процент численности.

Сезонность питания. Доминирующим видом ($IRI \geq 500$) в питании судака во всех рассматриваемых сезонах 2022–2024 гг. являлась тюлька (таблица 4.13, 4.14), которая за исключением сборов октября 2023 г. ($IRI=900,7$) составляла основу питания судака.

Таблица 4.13 – Относительные численность (N_i , %), масса (W_i , %), частота встречаемости (F_i , %) и индекс относительной важности (IRI) жертв в питании судака Камского водохранилища в летне-осенний период 2022–2023 гг.

Место	Месяц, год	Вид жертв	N_i , %	W_i , %	F_i , %	IRI	n^*
Станция 5 (с. Таман)	Сентябрь, 2022	Тюлька	77,8	12,0	69,2	6 216,9	13
		Лещ	16,7	83,7	23,1	2 316,4	
		Окунь	5,6	4,3	7,7	75,5	
	Октябрь, 2022	Тюлька	77,3	18,6	67,5	6 473,3	40
		Ерш	13,5	15,6	20,0	582,0	
		Лещ	2,5	37,5	7,5	300,0	
		Судак	5,0	17,9	10,0	229,0	
		Чехонь	0,8	9,9	2,5	26,8	
		Плотва	0,9	0,5	2,5	3,5	
Станция 5 (с. Таман)	Август, 2023	Тюлька	96,2	95,6	98,7	18 930,7	77
		Ерш	3,8	4,4	6,5	53,3	
	Сентябрь, 2023	Тюлька	85,7	31,1	64,4	7 527,1	45
		Ерш	9,3	25,2	33,3	1 150,0	
		Язь	0,6	11,0	2,2	25,8	
		Щука	0,5	10,3	2,2	24,0	
		Налим	0,6	8,2	2,2	19,6	
		Судак	1,1	3,0	4,4	18,2	
		Окунь	1,1	2,5	4,4	16,0	
		Плотва	0,5	5,1	2,2	12,4	
		Уклейка	0,6	3,6	2,2	9,3	
	Октябрь, 2023	Ерш	36,5	15,5	44,4	2 308,8	27
		Судак	26,9	20,9	44,4	2 124,7	
		Тюлька	26,9	3,5	29,6	900,7	
		Синец	1,9	44,0	3,7	170,0	
		Лещ	3,8	10,7	7,4	107,3	
		Окунь	3,8	5,4	3,7	34,0	

* Примечание: n – количество просмотренных желудков.

Доля тюльки (N_o) варьировала от 27,5 до 96,2% от общего числа всех кормовых объектов (Приложение Е). Обычным компонентом питания являлся также ёрш, доля (N_o) которого от общего количества идентифицированной рыбы составляла от 2,2 до

35,3%. Ерш доминировал ($IRI \geq 500$) в питании судака большую часть времени. По частоте встречаемости в желудках судака также доминировали только эти два вида.

Прочие виды в питании судака имели второстепенное значение. Окунь и лещ регулярно встречались в желудках рыб. Доля окуня (No) варьировала от 1,1 до 15,2%. Доминирующим компонентом питания для судака этот вид являлся в глубоководной части водоема в мае 2024 г. ($IRI=986,8$), в остальные периоды окунь относился к обычным видам в питании судака ($10 \leq IRI < 100$). Доля леща (No) в зависимости от периода исследований составляла от 2,2 до 10,9%, доминирующим компонентом питания для судака этот вид являлся в сентябре 2022 г. ($IRI=2316,9$) и для глубоководной части водоема в мае 2024 г. ($IRI=1155,3$), в остальные периоды лещ являлся либо важным, либо обычным видом в питании судака (таблица 4.13, 4.14).

Таблица 4.14 – Относительные численность (Ni , %), масса (Wi , %), частота встречаемости (Fi , %) и индекс относительной важности (IRI) жертв в питании судака Камского водохранилища в мае 2024 г.

Место	Месяц, год	Вид жертв	Ni , %	Wi , %	Fi , %	IRI	n^*
Станция 4 (о. Бор)	Май, 2024 (мелководная часть)	Тюлька	57,7	37,9	43,8	4 187,3	16
		Ерш	15,6	16,4	31,3	1 001,6	
		Уклейка	15,6	22,1	12,5	471,3	
		Лещ	6,7	6,1	12,5	160,0	
		Плотва	4,4	17,5	6,3	138,0	
Станция 2 (г. Чермоз)	Май, 2024 (глубоководная часть)	Тюлька	53,4	8,7	42,1	2 614,7	19
		Лещ	11,1	32,8	26,3	1 155,3	
		Окунь	15,6	21,9	26,3	986,8	
		Уклейка	13,3	14,9	26,3	742,1	
		Щука	2,2	10,4	5,3	66,3	
		Плотва	2,2	8,9	5,3	58,4	
		Ерш	2,2	2,4	5,3	24,2	

*Примечание: n – количество просмотренных желудков.

Молодь судака присутствовала в желудках рыб только в осенний период. Доля этого вида (No) колебалась от 1,1 до 27,5%, а максимальные значения её потребления наблюдались в октябре 2023 г. ($IRI=2124,7$).

В весенний период 2024 г. важную роль в питании судака как на мелководье ($IRI=471,3$), так и глубоководной зоне ($IRI=742,1$) занимала уклейка, доля этого вида (No) колебалась в интервале от 14,9 до 15,2% соответственно, составляя в среднем

15,1% (Приложение Е). Прочие виды (плотва, налим, щука, язь, чехонь и синец) в желудках судака были представлены единичными экземплярами.

Рассматривая динамику питания судака в разные сезоны года, можно отметить, что наблюдается последовательное снижение доли тюльки в питании судака в осенний период. На фоне снижения доли тюльки наблюдался рост частоты встречаемости в желудках судака ерша и собственной молоди, а также расширение видового спектра питания. В мае видовой состав питания судака характеризовался наличием в желудках рыб из глубоководной части водоема – окуня и щуки, доля которых (N_o) составила 15,2% и 2,2%, соответственно. В мелководной зоне судак потреблял больше ерша ($N_o=19,2\%$). Доли тюльки и уклейки в глубоководной и мелководной зонах были схожи. В глубоководной зоне доля тюльки составляла $N_o=52,2\%$, уклейки $N_o=15,2\%$, на мелководье в станции 2 доля тюльки составляла $N_o=55,3\%$, уклейки $N_o=14,9\%$ (таблица 4.14).

Результаты исследования сезонности питания судака в 2022–2024 гг. показывают, что тюлька большую часть времени является ключевым объектом в рационе вида, вторым видом по значимости в питании судака является ерш. Тюлька является наиболее массовым кормовым объектом, судак потребляет наиболее многочисленные размерные группы этого вида, к которым относятся сеголетки. С учетом высокой смертности, характерной для мелких пелагических видов (Hilborn et al., 2022), численность тюльки к маю значительно сокращается (Кияшко и др., 2012; Рыбы ..., 2015), что, по-видимому, приводит к расширению спектра питания вида. В весенний период в желудках судака присутствует уклейка, являющаяся важным компонентом питания, как в глубоководной, так и в мелководной части водоема.

В мелководной части водоема весной наряду с тюлькой доминировал ерш, его высокая доля в спектре питания судака может быть связана с большей доступностью вида в период нереста, протекание которого для ерша приурочено к мелководьям с глубинами 1,5–2 м (Рыбы ..., 2015). С этим также может быть связана высокая доля плотвы в питании судака в весенний период. Доли ерша и плотвы в желудках судака в мелководной зоне значительно превышают долю этих видов в глубоководной зоне (таблица 4.13, 4.14).

Рассматривая отличия в сезонности питания судака тюлькой, как основного потребляемого объекта, выявлено последовательное снижение роли этого вида в спектре

питания судака в осенний период 2022–2023 гг. (таблица 4.14, Приложение Е). На фоне снижения доли тюльки наблюдалось более интенсивное потребление судаком ерша и собственной молоди, а также расширение видового состава потребляемых рыб. Учетные съемки, проведенные в осенний период 2023 г., указывают на то, что снижение встречаемости тюльки в питании судака может быть связано со снижением ее численности в этот период в пелагиали русловой части водохранилища. Уловы тюльки в ставных сетях на единицу промыслового усилия в сентябре 2023 г. составляли 770 экз./ст. сеть, в октябре 2023 г. уловы снизились до 175 экз./ст. сеть. Изменение численности тюльки в обследованной зоне водохранилища может быть связано с предзимовальными миграциями вида в верховья плесов с высокими скоростями стоковых течений (Степанов, Терещенко, 2009; Степанов, 2011; Кияшко и др., 2012). Осенний рост разнообразия потребляемых судаком жертв, который выразился в увеличении доли ерша и собственной молоди, может являться следствием ухудшения условий нагула вида (Lappalainen et al., 2006; Ozyurt et al., 2012; Рыбы..., 2015). При этом, наибольший рост потребления собственной молоди (28,6% всех рыб) наблюдался в октябре 2023 г., в то время как в октябре 2022 г. доля собственной молоди в желудках была ниже, составляя 1,1%. Значительный рост каннибализма в 2023 г. был связан с высокой численностью сеголетков судака в этот год. Уловы вида в сентябре 2023 г. в русловой части водоема для рыб длиной от 10 см и меньше составляли 0,05 экз./ст. сеть, для рыб длиной 10,1–20,0 см – 0,95 экз./ст. сеть. В то же время в сентябре 2022 г. рыбы длиной 10 см и менее в уловах отсутствовали, а уловы судака длиной от 10,1 до 20,0 см были в семь раз ниже. О смещении на другие объекты питания хищников при сокращении численности массовых видов, на которых они преимущественно охотились ранее, свидетельствуют результаты других исследований влияния численности жертв на трофическую экологию хищных рыб (Beukers-Stewart, Jones, 2004).

В октябре в уловах отсутствовали особи судака длиной 15 см и меньше, существенно снизилась доля рыб, имеющих размеры 15,1–25,0 см. Наблюдаемое снижение численности младших размерных групп судака в русловой части водоёма может быть связано с миграцией этих рыб к зимовальным биотопам, где в этот период могут находиться скопления тюльки (Степанов, Терещенко, 2009). Выраженные отличия в распределении размерных групп судака в осенний период в Камском водохранилище происходили при изменении температурного режима водоема в пелагиали с 14,5°С

(Станция 4 (о. Бор), 2022 г., сентябрь, 2023 г.) до 12,5 °С в сентябре 2022 г. и 11,5°С в октябре 2023 г. на станции 5 (с. Таман).

Так как материал по питанию в мае был собран на станциях 2 и 4, а в прочие сезоны на станции 5, результаты сравнения питания судака в мае с питанием судака летом и осенью могут отражать не только сезонную, но и пространственную изменчивость. Для подтверждения выявленных закономерностей необходимо проведение сбора материала во все сезоны и во всех локациях.

Размеры кормовых объектов. Размеры тюльки – как наиболее массового вида в питании судака, достоверно различались на разных станциях и в разные сезоны наблюдений ($p < 0,05$). В 2023 г. значимые отличия в средних размерах тюльки выявлены для сентября ($SL = 3,2$ см, $n=153$) при сравнении с августом ($SL = 5,5$ см, $n=167$) и октябрем ($SL = 4,7$ см, $n=14$). В весенний период в мае 2024 г. размеры потребляемых жертв достоверно превышали их размеры в осенний период 2022 и 2023 г. (рисунок 4.9).

Размеры ерша в желудках судака варьировали от 2,2 до 11,5 см. Длина рыб в желудках в зависимости от места сбора и времени года достоверно не различалась ($p > 0,05$) варьируя в среднем от 5,5 см в мелководной части водоема в мае 2024 г. ($n=7$) до 6,6 см в октябре 2023 г. ($n=19$) (рисунок 4.9).

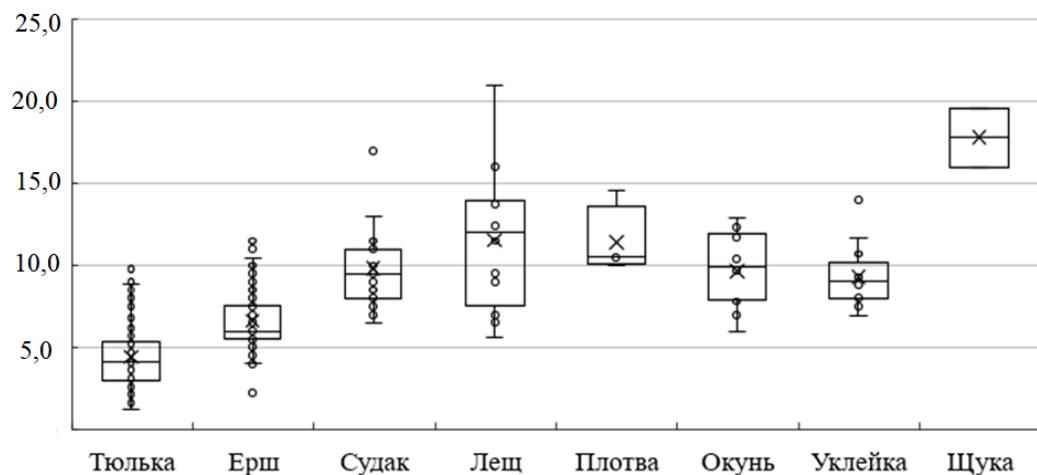


Рисунок 4.9 – Размеры жертв (см) в желудках судака Камского водохранилища в 2022–2024 гг.

Размеры молоди судака в желудках колебались от 6,5 до 17,0 см, составляя в среднем 9,5 см ($n=21$); леща – от 5,6 до 21,0 см, в среднем около 11,6 см ($n=16$); плотвы, окуня, язя и уклейки – от 6,0 до 14,6 см; щуки, налима и чехони – от 16,0 до 19,5 см.

Максимальный размер жертвы – синца длиной (SL) 28,0 см, был обнаружен у судака, имеющего длину 72 см (рисунок 4.9).

Таким образом, в питании судака Камского водохранилища, как и в других водоемах, преобладают рыбы длиной до 10 см (Коваленко, 2015; Иванова и др., 2020; Семенченко, Островская, 2020). Это связано с более высокой доступностью жертв имеющих прогонистую форму тела (Рыбы ..., 2015).

Размерно-возрастная изменчивость питания. Размеры потребляемой в пищу тюльки между разными размерными группами судака значительно различались ($p < 0,05$). Достоверная разница была выявлена для судака размерной группы 30,1–40,0 см, потреблявших тюльку минимального размера ($SL=4,1$ см, $n=172$) по сравнению с судаком длиной 20,1–30,0 см, размеры жертв которых составляли 4,6 см ($n=107$) и судаком размеров 40,1–50,0 см, средняя длина жертв у которых составляла 4,7 см ($n=133$). Более крупные особи потребляли тюльку большей длины. Для рыб длиной 50,1–60,0 см средняя длина тюльки составляла 5,8 см ($n=12$), для рыб размерной группы 60,1–80,0 см длина жертв в среднем составляла 6,5 см ($n=8$). Судак, меньших размеров 10,1–20,0 см потреблял тюльку средней длиной 4,3 см ($n=52$) (таблица 4.15, рисунок 4.10). При этом судак меньшей длины характеризовались меньшим количеством потреблённой тюльки в желудке. Так, у рыб длиной 10,1–20,0 см ($n=30$) и длиной 20,1–30,0 см ($n=49$), среднее количество тюльки в желудке составляло 2,1 (lim 1–10 экз.) и 2,5 (lim 1–12 экз.) экз., соответственно.

Более крупные судаки длиной 30,1–40,0 см и длиной 40,1–50,0 см потребляли тюльку меньшей длины, при этом количество рыб в их желудках было больше, составляя в среднем 3,5 (lim 1–12 экз.) и 3,6 (lim 1–17 экз.) экз. соответственно. У рыб длиной $SL=50,1–60,0$ см среднее количество тюлек в желудке составляло 3 экз. (lim 1–7 экз.).

Проведенный анализ изменчивости размеров потребляемой тюльки в зависимости от длины судака показал снижение средних размеров жертв в октябре 2022 г. в сравнении с сентябрем 2022 г., а также в сентябре-октябре 2023 г. в сравнении с августом 2023 г. (таблица 4.15).

Таблица 4.15 – Изменение средних размеров (SL , см), тюльки в желудках судака в зависимости от его длины в Камском водохранилище в 2022–2024 гг.

Год	Период сбора	Размерные группы судака, см					
		10,1–20,0	20,1–30,0	30,1–40,0	40,1–50,0	50,1–60,0	60,1–80,0
2022	Сентябрь	<u>4,1 (3)</u> 3,5 – 5,0	<u>5,3 (2)</u> 5,0 – 5,5	<u>4,2 (2)</u> 3,8 – 4,5	<u>4,8 (2)</u> 4,5 – 5,0	<u>3,5 (5)</u> 3,0 – 4,0	–
	Октябрь	<u>4,2 (8)</u> 4,0 – 5,0	<u>40,0 (27)</u> 2,0 – 8,5	<u>3,0 (28)</u> 1,2 – 4,3	<u>4,3 (20)</u> 2,5 – 7,0	–	<u>3,3 (3)</u> 2,0 – 4,0
2023	Август	<u>4,3 (39)</u> 2,8 – 6,0	<u>5,1 (58)</u> 3,0 – 8,0	<u>6,0 (28)</u> 3,0 – 9,8	<u>6,6 (32)</u> 4,0 – 9,0	<u>8,2 (5)</u> 8,0 – 8,7	<u>8,3 (5)</u> 8,0 – 8,9
	Сентябрь	<u>2,6 (2)</u> 2,2 – 5,8	<u>3,1 (14)</u> 2,0 – 4,5	<u>3,3 (85)</u> 2,0 – 6,8	<u>3,2 (52)</u> 2,5 – 5,0	–	–
	Октябрь	–	–	<u>4,2 (4)</u> 3,7 – 4,5	<u>4,8 (8)</u> 3,5 – 8,0	<u>5,5 (2)</u> 4,0 – 7,0	–
2024	Май, (глубок.)	–	<u>4,8 (5)</u> 4,4 – 5,4	<u>5,4 (8)</u> 4,3 – 6,8	<u>5,6 (11)</u> 4,0 – 8,0	–	–
	Май, (мелков.)	–	8,1	<u>5,8 (17)</u> 4,5 – 7,5	<u>5,9 (8)</u> 4,0 – 8,0	–	–
Средняя длина тюльки, см		4,3	4,6	4,1	4,7	5,8	6,5

Примечание. Над чертой приводится среднее значение (число особей), под чертой – пределы варьирования.

Наименьшие размеры ерша в желудках наблюдались у судака длиной 10,1–20,0 см ($SL = 4,0$ см, $n=2$) и судака длиной 20,1–30,0 см ($SL=5,2$ см, $n=11$) (рисунок 4.10). Максимальные средние размеры ерша наблюдались у рыб длиной 40,1–50,0 см ($SL=7,4$ см, $n = 20$). В прочих размерных группах средние размеры ерша составляли от 6,3 см ($n = 6$) у судаков длиной 60,1–80,0 см до 7,0 см ($n = 18$) у судаков длиной 30,1–40,0 см. Значимых различий в размерах ерша в зависимости от длины судака не выявлено ($p>0,05$).

Средняя длина молоди судака в желудках составила 9,8 см ($n=23$). Значимая разница в средних размерах жертв в зависимости от длины судака отсутствует ($p>0,05$). Рыбы длиной 20,1–30,0 см потребляют судака размерами 9,2 см ($n=3$), длина жертв у рыб размерной группы 30,1–40,0 см составляет 10,7 см ($n=8$). Судаки длиной 40,1–50,0 см потребляли собственную молодь размерами 9,0 см ($n=7$), крупные судаки длиной 50,1–60,0 см потребляли молодь судака размерами 11,2 см ($n=3$) (рисунок 4.10).

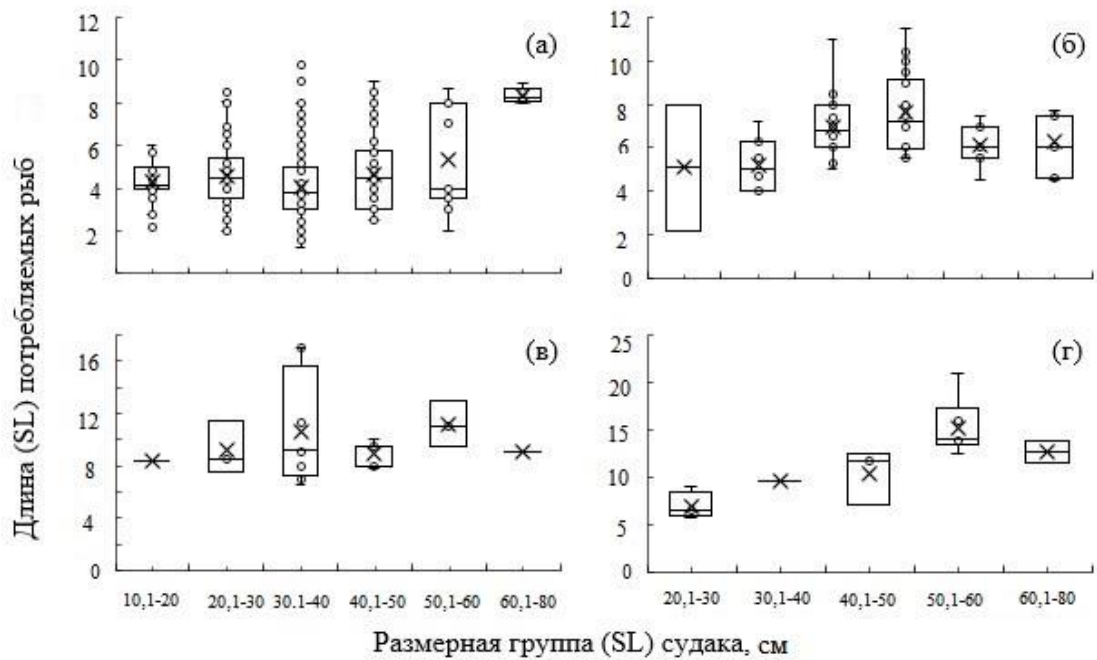


Рисунок 4.10 – Размеры потребляемых рыб (см) в зависимости от стандартной длины (SL) судака Камского водохранилища в 2022–2024 гг.: а – тюлька, б – ёрш, в – судак, г – лещ; верхняя и нижняя границы прямоугольников – межквартильный размах включающий 50% значений (25–75%), (—) – медиана, (×) – среднее значение, (°) – длина отдельной особи, (⊥) – диапазон 95%-ного доверительного интервала.

Наиболее выраженная зависимость размеров жертвы от длины судака в питании вида прослеживается для леща, наиболее высокотелого и одного из массовых видов в желудках. Лещ более 14,0 см в желудках встречался единично. Значимые различия ($p < 0,05$) в длине жертв получены при сравнении наиболее мелких судаков длиной 20,1–30,0 см, размер лещей в желудках у которых составлял 6,9 см ($n=4$) с рыбами длиной 50,1–60,0 см, потреблявших лещей размерами 15,2 см ($n=6$). Можно отметить, что для леща наблюдается последовательное увеличение размеров жертв с увеличением размеров судака (рисунок 4.10).

Результаты промеров длины тюльки в зависимости от размера судака выявили некоторое снижение длины её тела до наступления полового созревания судака, в то время как у половозрелых рыб с ростом происходило пропорциональное увеличение размера этого вида в питании судака. Именно для молоди судака длиной от 10 до 40 см были характерны высокие значения индекса потребления, а также наибольшее число потреблённых жертв. Возможным объяснением данной закономерности может является

высокая интенсивность питания, характерная для молодежи. Поскольку наиболее многочисленным объектом питания являются годовики и сеголетки тюльки, высока вероятность того, что молодь судака, как наиболее активно питающаяся группа, будет предпочитать питаться ими как наиболее массовым кормом. В то же время более крупная добыча, поимка которой теоретически является более энергетически эффективной (Harper, Blake, 1988), встречается гораздо реже, что приводит к снижению частоты ее встречаемости в желудках рыб наиболее массовых по численности размерных классов судака Камского водохранилища.

Крупный судак потреблял тюльку, размеры которой были выше, чем у судака младших размерных групп, при этом среднее количество тюльки в желудках крупных судаков также было выше. Высокая относительная численность массовых видов увеличивает вероятность поимки их хищником, поэтому такие виды, как более многочисленные, как правило, являются основным объектом хищничества по сравнению с более крупной, но редкой добычей (Scharf et al., 2000). Потребление более крупной тюльки крупным судаком, в то же время, может являться следствием поведенческой стратегии поиска пищи, когда энергетически более выгодно охотиться на более крупную добычу. При этом потребление мелких видов рыб, к которым относится тюлька, по-видимому, не обеспечивает необходимые энергетические затраты на поддержание жизнедеятельности крупных рыб, что может быть одной из причин расширения спектра питания хищников и увеличения размеров потребляемых жертв (Harper, Blake, 1988; Nikolioudakis et al., 2011; Sajeevan, Kurup, 2013).

Доля численности тюльки (N_o) в питании последовательно снижалась с увеличением размеров судака. Максимальная доля тюльки – 92,5%, была у рыб длиной 10,1–20,0 см, минимальная – 36,8%, у рыб длиной 60,1–80,0 см. Роль ерша, судака и леща в питании с увеличением размеров судака возрастала, спектр питания расширялся. Минимальное количество видов (3 вида) в желудках рыб отмечено у молодежи судака длиной 10,1–20,0 см, максимальное – 11 видов, у судаков длиной 40,1–50,0 см (рисунок 4.11).

Доля массы тюльки (W_i , %) в питании также последовательно снижалась с увеличением размеров судака (рисунок 4.12). Максимальная доля (W_i) тюльки – 66,7%, была у рыб длиной 10,1–20,0 см, минимальная – 6,8 и 6,3%, у судаков длиной 50,1–60,0 и 60,1–80,0 см, соответственно. Наибольшая доля ерша в общей биомассе рыб в

желудках наблюдалась у судаков, имеющих размеры 10,1–40,0 см (28,2–39,0%). Спектр питания для размерной группы судака длиной 50,1–60 см смещается на потребление леща, массовая доля у этих рыб составляла 70,7%. Для крупных судаков длиной более 60,0 см наибольшая доля массы (W_i) наблюдается для рыб, встречающихся в желудках единично, но имеющих большую массу тела – синца ($W_i = 55,3\%$) и щуки ($W_i = 11,2\%$).

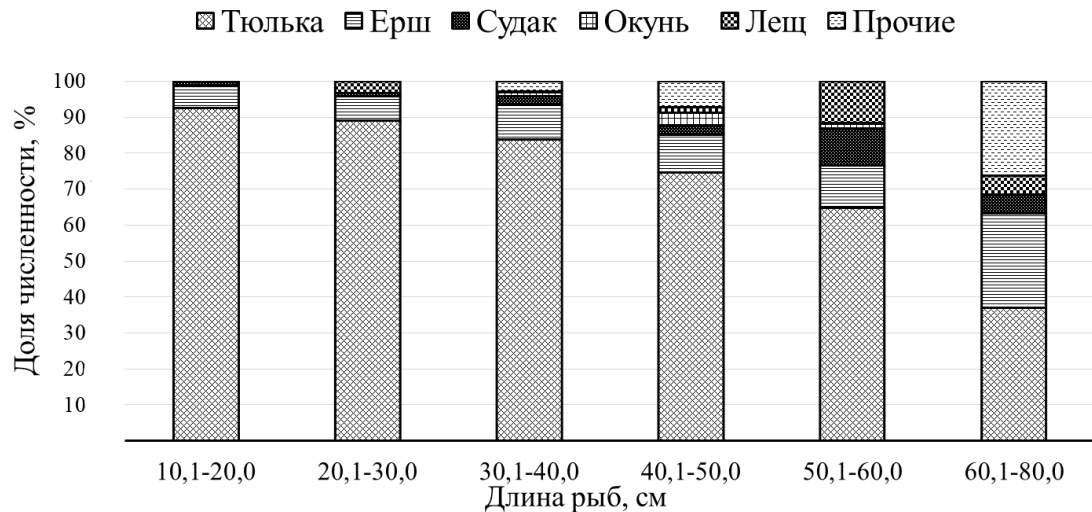


Рисунок 4.11 – Размерная изменчивость питания (N_o , %) судака Камского водохранилища в 2022–2024 гг. Прочие: для рыб длиной 30,1–40,0 см – уклейка; для рыб длиной 40,1–50,0 см – уклейка, плотва, чехонь, щука, язь и налим; для рыб длиной 60,1–80,0 см – плотва, уклейка, щука и синец.

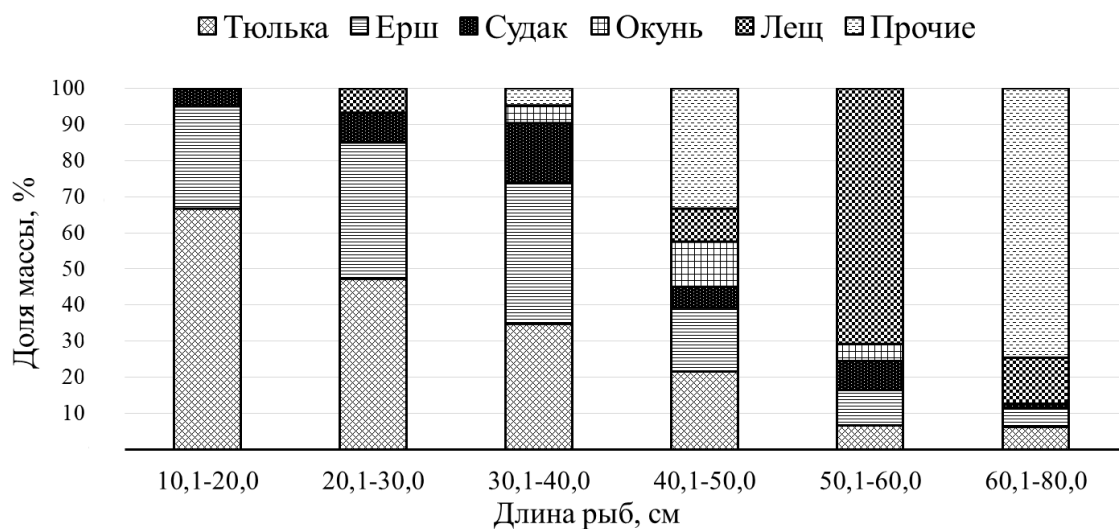


Рисунок 4.12 – Размерная изменчивость питания (W_i , %) судака Камского водохранилища в 2022–2024 гг. Прочие: так же как на рисунке 4.11.

Интенсивность питания. Доля пустых желудков за период исследования составила 33,5%. Наиболее активно судак питался в весенний период, доля пустых желудков в мелководной зоне водоема в мае 2024 г. составила 11,3%, в глубоководной части – 25,9%. В осенний период 2022 г. доля пустых желудков составляла в сентябре 33,3% и 45,4% в октябре. В 2023 г. наименее активно судак питался в сентябре, доля пустых желудков составила 51,0%, в остальные месяцы интенсивность питания судака была выше. В августе доля пустых желудков составляла 20,4%, в октябре 20,9%.

Индекс потребления (*ИП*) в разных размерных группах судака значительно отличался ($p < 0,05$). Наибольшие значения индекса наблюдались у судака размерных групп 10,1–20,0 см ($ИП = 587,6\text{‰}$, $n=31$) и 20,1–30,0 см ($ИП = 309,3\text{‰}$, $n=51$). Рыбы этих размерных групп по *ИП* значимо ($p < 0,05$) отличались от рыб других размеров. При сравнении более крупных рыб, значимая разница в значениях *ИП* отсутствовала. Для рыб длиной 30,1–40,0 см *ИП* составил 165,9‰ ($n = 62$), у рыб длиной 40,1–50,0 см *ИП* был равен 143,4‰ ($n=64$), у судаков размерами 50,1–60,0 см *ИП* составлял 227,9‰ ($n=15$) и для рыб длиной 60,1–80,0 см *ИП* составлял 126,8‰ ($n=10$).

Сравнение индекса потребления в зависимости от станции и времени сбора материала для объединенной выборки рыб, имеющих размеры $SL=40,1–80,0$ см выявило значимые отличия ($p < 0,05$). Наибольшие значения индекса наблюдались у рыб в мае 2024 г. в глубоководной части водоема ($ИП=320,6\text{‰}$, $n=13$). Рыбы из глубоководной части водоема по показателям *ИП* достоверно ($p < 0,05$) отличались от рыб в октябре 2022 г. ($ИП=145,8\text{‰}$, $n=14$), сентябре ($ИП=111,7\text{‰}$, $n=19$) и августе 2023 г. ($ИП=86,4\text{‰}$, $n=16$). В мелководной части *ИП* составлял 145,3‰ ($n=3$), в октябре 2023 г. *ИП* был равен 143,7‰ ($n=20$), в сентябре 2022 *ИП* составлял 211,0‰ ($n=4$).

Таким образом, в весенний период судак питается более интенсивно – на мелководьях в весенний период доля пустых желудков составляла 11,3%, в глубоководной зоне 25,9%, в то время как в осенний период доля пустых желудков варьировала от 20,4 до 51,0%. Полученные результаты могут объясняться активными пищевыми миграциями и высокой интенсивностью питания вида в преднерестовый период, на что также указывают высокие значения *ИП* у половозрелых рыб длиной более 40,0 см в мае 2024 г.

Камское водохранилище расположено на северо-восточной границе ареала тюльки. Потепление климата, наблюдаемое в последние десятилетия (Доклад..., 2023,

<http://www.wdcb.ru/stp/prognoz.ru.html>), очевидно повлияло на эффективность воспроизводства тюльки, нерест которой носит порционный характер и протекает при температуре воды около 22°C (Степанов, 2011), что и обусловило рост её численности. В настоящее время тюлька, являясь массовым пелагическим видом, доминирует в рационе судака, что привело к улучшению условий нагула судака в последние десятилетия. Рост численности тюльки в водохранилище может являться основным фактором роста численности популяции вида в Камском водохранилище. Роль ерша, доминирующего в питании судака ранее, снизилась, но при этом ерш большую часть времени продолжает оставаться доминирующим кормовым объектом ($IRI \geq 500$). Следует отметить, что колебания численности массовых пелагических видов оказывают выраженное влияние на рост и биомассу запасов судака, что было отмечено в других водоемах. Так, в Рыбинском водохранилище, расположенном на одной широте с Камским, потепление климата совпало с появлением и быстрым ростом численности тюльки, при исчезновении или резким снижением численности массовых пелагических холодноводных видов (снетка и ряпушки), что, наряду с прочими факторами оказало влияние на рост судака в водоеме (Герасимов и др., 2024). В Белом озере, потепления климата и связанные с этим колебания численности корюшки, являющейся основным объектом питания судака в водоеме, в последние десятилетия привели к снижению его промысловых запасов (Коновалов, 2019).

ГЛАВА 5. РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ СУДАКА И МЕРЫ ПО РАЦИОНАЛЬНОМУ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ ЗАПАСА ВИДА

5.1. Промышленное рыболовство

До зарегулирования речного стока основной промысел рыбы на р. Каме осуществлялся на её притоках и прудах, находящихся в зоне затопления будущего водоёма. В среднем за 15 лет (1939–1953 гг.), до начала строительства Камской ГЭС, промышленный вылов на р. Каме в зоне затопления составлял 103,2 т в год. В период 1947–1951 гг. преобладал речной лов (до 52,2% всей выловленной рыбы), в прудах добывалось 38,2% и в озерах 9,6% от общего объема вылова. Большая часть рыбы добывалась неводами и различными ловушками, доля сетного лова была незначительной (Пушкин, 1992). Основу рыбного населения р. Камы и пойменных озёр в этот период составляли представители лимнофильного комплекса – плотва, лещ, язь, щука и окунь. Эти виды занимали ведущее место в уловах по зоне затопления будущего водохранилища. Роль судака в промысле была незначительна – в период 1946–1952 гг. ежегодные уловы этого вида составляли от 0,13 до 0,99 т или от 0,14 до 1,20% всего вылова рыбы (Букирев и др., 1959).

Создание Камского водохранилища в 1954 г. не только изменило ихтиофауну водоема, из состава которой выпало три вида сельдей (каспийский пузанок, сельдь черноспинка и волжская сельдь), белорыбица, белуга и осетр, но и способствовало значительному росту промысловых уловов туводных видов рыб. Ядром ихтиофауны нового водоема стали представители лимнофильной экологической группы, обитавшие ранее в озерах и прудах (Букирев и др., 1959; Соловьева, Зиновьев, 1971). Образование водохранилища благоприятно отразилось на условиях воспроизводства и численности популяций судака (Остроумов, Костарев, 1959; Дубова, Соловьева, 1965; Пушкина, 1965), что было характерно при формировании экосистем большинства водохранилищ Волжско-Камского каскада (Попов, 2010). В последующие годы в Камском водохранилище наблюдался рост численности судака. Начиная с 1960 г. большая часть акватории Камского водохранилища вступила в фазу трофической депрессии (Балабанова, 1962). Повышение уровня воды еще на 0,5 м в 1960 г. привело к росту численности судака, сроки нереста которого на водохранилище совпадают с достижением уровня режима близкого к НПУ (108,5 м). Именно урожайные

поколения конца 1950-х–начала 1960-х годов обусловили рост его промысловых уловов в период 1960–1969 гг. составлявших в среднем 36,5 т (17,5–49,6 т), или 6,6% (3,5–10,9%) от общего вылова всей рыбы (Пушкин, 1965; Бривкальн, 1975; Зиновьев, Соловьева, 1975б).

Фаза трофической депрессии водоема обусловила общее значительное снижение промысловых уловов рыбы (Мельникова и др., 2007). В период 1971–1981 гг., уловы судака снизились с 11,3 до 0,6 т (рисунок 5.1).



Максимальные уловы судака: 1968 г. – 49,6 т; 1988 г. – 31,7 т; 2025 г. – 63,0 т.

Рисунок 5.1 – Динамика промысловых уловов рыбы и уловов судака на Камском водохранилище в 1954–2025 гг. по данным официальной рыбопромысловой статистики.

Снижение промысловых уловов судака в этот период было характерно и для Рыбинского водохранилища, где основной причиной снижения запасов являлась высокая интенсивность промысла, падение уловов привело к снижению промысловой нагрузки (Рыбы ..., 2015). На Камском водохранилище наряду с падением промысловых уловов также произошло снижение промысловой нагрузки. Количество выставяемых сетей на водоеме последовательно снижалось с 2,5 тысяч в 1971–1972 гг. до 867 шт. в 1981 г., при этом в период 1960–1970 гг. на водоеме выставялось в среднем 3,0 тыс. сетей (*lim* 2,4–4,1 тыс. шт.). Возможным объяснением значительного снижения запасов судака на фоне снижения промысловой нагрузки в период 1971–1981 гг. может являться фактор высокой антропогенной нагрузки на водоем, связанный, прежде всего, с загрязнением стоками промышленных предприятий. Влияние сточных вод крупных промышленных агломераций, прежде всего Соликамско-Березниковского

промышленного узла, расположенного в верховьях водохранилища, могло оказывать значительное негативное влияние на состояние рыбных запасов в 1970–1980 гг. В это время в пределах акватории Камского плёса наблюдались массовые заморы рыбы, были выявлены случаи заболеваний токсического характера и присутствие у рыб характерного «фенольного» запаха (Гольдин, Соловьева, 1978). Помимо этого токсическое загрязнение оказывало выраженное влияние на распределение рыб в водоеме, которое выражалось в низком видовом разнообразии и малой численности молоди на участках наиболее подверженным техногенным загрязнениям (Пушкина, 1971).

После периода роста промысловых уловов в 1980–1990-х годах, когда вылов судака на водоеме достиг 31,7 т, в период 1997–2009 гг. наступил следующий этап снижения промысловых уловов судака. Спад уловов в этот период мог быть связан с социально-экономическими причинами – прежде всего с разрушением устоявшейся структуры промысла и учета вылова, наблюдающейся и на других водоемах (Казаринов и др., 2023в). Промысловые уловы судака в период 1997–2009 гг. на Камском водохранилище колебались от 5,8 до 20,9 т, а его доля в общем вылове варьировала от 5,5 до 13,9%. В последние два десятилетия уловы судака на водохранилище стабильно увеличивались, достигнув в 2024–2025 гг. максимального объема за все время существования экосистемы водоема – 61 и 63 т и 12,0–12,4% всего вылова рыбы, соответственно (рисунок 5.1).

Наблюдаемый в последние два десятилетия рост промысловых уловов судака при выраженном отсутствии роста промысловой нагрузки на водоеме в этот период (таблица 5.1), очевидно связан как с увеличением численности и биомассы запаса судака в водоеме, так и со снижением объемов неучтенного изъятия рыбы на промысле.

Доля судака в промысловых уловах рыбы на водоеме в период с 1994 по 2023 гг. при общем росте объемов вылова этого вида, особенно в последние два десятилетия, изменялась незначительно (в пределах 9,3–10,7%) (таблица 5.2). Главным образом это связано со снижением объемов вылова леща – основного промыслового объекта, до середины 2000-х годов определявшего динамику промысла рыбы на водоеме.

Деградация системы промысла в 90-е годы XX века, когда вместо 3–4-х крупных рыбозаготовителей на водоеме появилось несколько десятков пользователей, а в отдельные годы их количество превышало 80, резко снизило достоверность показателей

официального вылова и привело к росту доли неучтенного изъятия рыбы на водоеме. По экспертной оценке А.Г. Мельниковой с соавт. (2007) в конце 1990-х – начале 2000-х годов на квотируемые виды лова приходилось лишь 20% всего вылова рыбы. При этом, значительные объемы вылова рыбаки скрывали при неучтенном изъятии рыбы на промысле.

Таблица 5.1 – Промысловая нагрузка, площадь рыболовных участков и уловы рыбы в 2000–2024 гг. на Камском водохранилище

Показатель	2000–2005	2006–2010	2011–2015	2016–2020	2021–2024
Промысловых бригад, шт.	<u>176</u> 144–237	<u>228</u> 176–292	<u>333</u> 292–350	<u>246</u> 189–329	<u>154</u> 131–187
Выставляемых сетей, шт.	<u>1563</u> 1231–2369	<u>2388</u> 1889–2776	<u>3676</u> 2820–4893	<u>4009</u> 3404–4532	<u>2870</u> 1565–4571
Площадь РПУ, тыс. га	<u>90</u> 84–92	<u>90</u> 84,9–92	<u>103</u> 98,5–107,7	<u>98</u> 77,2–110,6	<u>83</u> 69,7–102,0
Уловы рыбы, т	<u>150,9</u> 120,0–184,4	<u>144,1</u> 72,1–242,9	<u>332,3</u> 255,4–386,4	<u>330,7</u> 316,5–349,6	<u>397,4</u> 269,1–490,4
Уловы судака, т	<u>10,8</u> 6,4–17,0	<u>16,5</u> 5,8–32,7	<u>34,8</u> 28,8–42,5	<u>32,3</u> 27,6–35,2	<u>43,2</u> 25,6–61,0

Примечание: над чертой среднее значение, под чертой *min-max*

Таблица 5.2 – Структура промысловых уловов рыбы на Камском водохранилище в 1954–2023 гг., (% общего вылова)

Виды рыб	Период промысла, годы								
	1954-1961	1962-1969	1970-1977	1978-1985	1986-1993	1994-2001	2002-2009	2010-2017	2018-2023
Щука	35,8	5,9	3,3	6,7	5,6	3,3	4,6	5,6	10,2
Лещ	8,1	48,5	59,9	55,2	64,3	51,2	44,2	35,1	25,5
Судак	1,8	7,0	2,1	3,0	5,0	10,4	9,3	10,7	9,9
Язь	2,9	2,0	1,2	2,4	1,9	1,9	0,9	1,7	1,5
Налим	1,7	0,3	1,3	3,3	2,7	5,1	2,0	3,1	4,3
Жерех	0,3	0,7	0,2	<0,1	0,1	0,4	0,4	0,8	0,8
Окунь	7,7	7,9	4,3	3,8	2,4	2,0	3,2	3,9	7,8
Плотва	17,5	18,3	11,7	16,2	14,4	16,4	19,6	19,6	18,0
Чехонь	-	-	-	1,8	0,2	1,8	5,9	10,2	11,5
Синец	-	-	-	-	1,7	4,4	5,3	3,8	3,3
Прочие виды*	24,1	9,3	15,9	7,6	1,7	3,1	4,6	5,7	7,1

*Прочие виды: густера, тюлька, уклейка, карась и линь.

Косвенным подтверждением неучтенного изъятия судака на водоеме может являться разнонаправленная динамика величины относительных уловов судака (отношения количества используемых сетей на водоеме к общим уловам вида) и величины общего вылова для вида за период 2011–2021 гг. в сравнении с ретроспективными данными (рисунок 5.2). Показатель корреляции для периода 1959–2010 гг. составляет в среднем 0,66, для периода 2011–2021 гг. он имеет отрицательную направленность ($r = -0,19$). Полученное расхождение величины уловов на усилие для периода 2011–2021 гг. свидетельствует о значительном неучтенном изъятии судака на промысле. В последнее десятилетие на водоеме наблюдается снижение браконьерского вылова, связанного с усилением работы органов рыбоохраны и ужесточением законодательства, что способствует сокращению объемов ННН-промысла. По нашей экспертной оценке, объемы браконьерского изъятия судака на Камском водохранилище в настоящее время могут составлять от 5 до 10 т. При этом, по опросным данным, полученным от различных источников, еще 5–10 лет назад браконьерский вылов на водохранилище был выше в 3–4 раза.

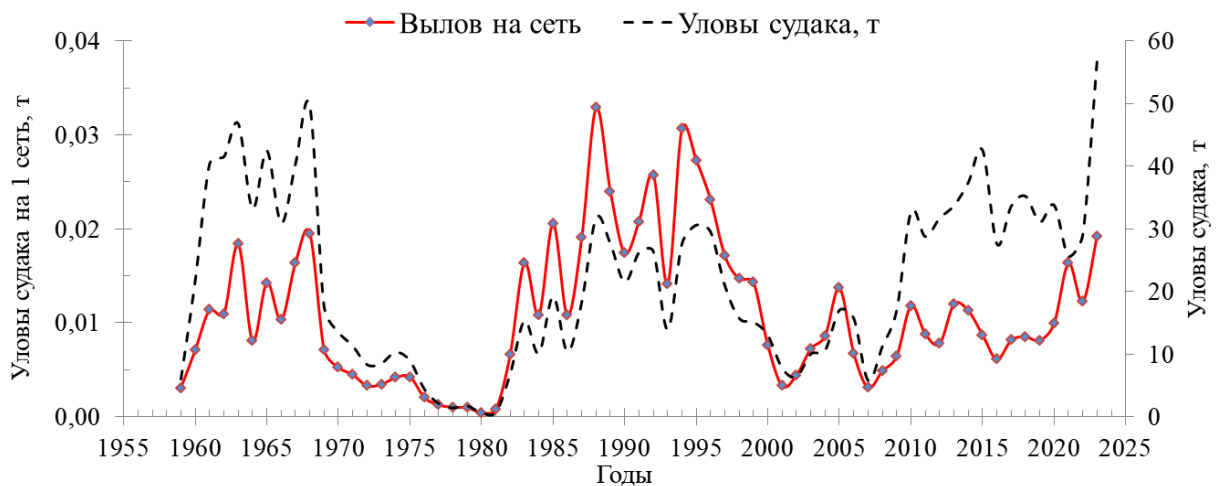


Рисунок 5.2 – Динамика относительных уловов и общего вылова судака на Камском водохранилище по данным официальной рыбопромысловой статистики в 1959–2023 гг.

Промысел судака и других видов рыб происходит преимущественно на акватории Камского плёса, площадь которого составляет 83% (1479 км²) от площади всего водоема (Михалев, Мацкевич, 2010). Кроме того, судак является одним из ключевых объектов

рыболовства Сылвенско-Чусовского плёса, где он также осваивается официальным промыслом и является одним из ключевых видов в уловах рыболовов-любителей.

Сезонная динамика уловов. Промысел судака, как и прочих видов, в условиях Камского водохранилища имеет ярко выраженный сезонный характер (рисунок 5.3). В подледный период (декабрь-март) когда на водоеме выставляется максимальное количество сетей, за исключением пиковых значений декабря, уловы судака варьируют незначительно.

По данным официальной промысловой статистики, на период ледостава (ноябрь-апрель) в среднем за 2019–2025 гг. приходилось 78,3% годового вылова рыбы на водоеме. Максимальные уловы судака на водохранилище наблюдались в декабре (34,3% среднегодового вылова), в период с января по март уловы изменялись незначительно, составляя от 12,3 до 14,3% среднегодового вылова вида по водоему. Минимальные уловы судака на водоеме наблюдались в летний период, составляя от 0,9 до 2,5% среднегодового вылова. Сезонная динамика промысловых уловов всей рыбы и уловов только судака на Камском водохранилище за рассмотренный период характеризуется высокой степенью положительной корреляции ($r = 0,98$).

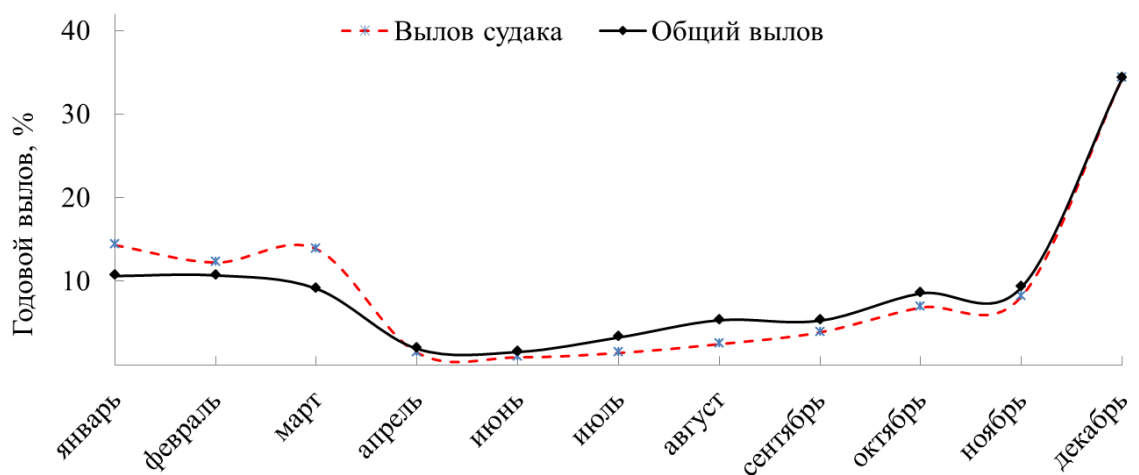


Рисунок 5.3 – Динамика осредненных относительных промысловых уловов судака и общего относительного промыслового улова рыбы на Камском водохранилище в 2019–2025 гг.

Промысловые среднегодовые уловы судака по районам Камского водохранилища, в период 2016–2018 гг., когда промыслом была охвачена максимальная акватория

водоема, варьировали незначительно. В верхнем районе средние уловы судака составляли 8,8 т (*lim* 7,3-11,4 т), в центральном районе – 11,4 т (*lim* 6,5-16,1 т) и в нижнем районе – 9,6 т (*lim* 6,3-17,7 т). В 2024 г., согласно данным официальной рыбопромысловой статистики, уловы судака субъектами промысловства в верхнем районе Камского плеса составили 9,6 т, в центральном районе – 42,3 т, в нижнем районе – 2,8 т. В Сылвенско-Чусовском плесе субъектами промысловства было поймано 6,0 т судака. Сезонная динамика уловов судака в разрезе районов Камского водохранилища также не обнаруживала существенных различий.

Влияние уровня режима водоема на промысел судака. Существенное снижение уровня Камского водохранилища в подледный период приводит к осушению значительных площадей мелководий и концентрации рыбы в русловых участках водоема, на которых в зимний период осуществляется основной промысел рыбы.

Проведенный корреляционный анализ не выявил какой-либо закономерности между уровнем режимом водоема за период 2015–2024 гг. и величиной промысловых уловов судака, выраженной через индекс промыслового усилия (кг/ст. сет.) ($R^2=0,02$). В период открытой воды наблюдался наибольший интервал показателей относительной биомассы судака в уловах от 0,10 до 2,09 кг/ст. сет. (n (количество съемок) =17), в отличие от подледного периода (0,04–1,44 кг/ст. сет., $n=33$), что может свидетельствовать о случайном характере распределения рыб в водоеме в период максимальной водности. Снижение уловов на сеть в подледный период может быть связано со спецификой промысла, осуществляющегося ставными сетями. Принцип уловистости пассивных орудий напрямую зависит от двигательной активности рыбы. Зимой, в период максимальной сработки уровня воды, наблюдается наименьшая активность рыб, что может быть связано с низкой температурой воды и уменьшением концентрации растворенного кислорода в воде, минимальные концентрации которого в зимний период по всей длине водоема не превышают 6,0 мг/л. В районе Соликамско-Березниковского промышленного комплекса ниже г. Березники минимальное содержание растворенного кислорода в этот период составляет 3,8 мг/л, при максимальной величине 5,1 мг/л (Китаев, 2009).

Следует отметить, что уже в первой декаде декабря на водоеме выставляется наибольшее количество сетей и в период с декабря по март в водохранилище наблюдается примерно одинаковая промысловая нагрузка. Сопоставление доли

ежегодного вылова судака по данным официальной рыбопромысловой статистики за период 2015–2024 гг. показывает несоответствие направленности динамики объемов вылова вида с динамикой индекса промыслового усилия для декабря (рисунок 5.4). Доля промышленного вылова судака в декабре 2015–2024 гг. в среднем составляла 32,4% (25,5–40,2%) годового объема вылова вида, тогда как в январе-марте в среднем 14,5% (6,9–25,1%).

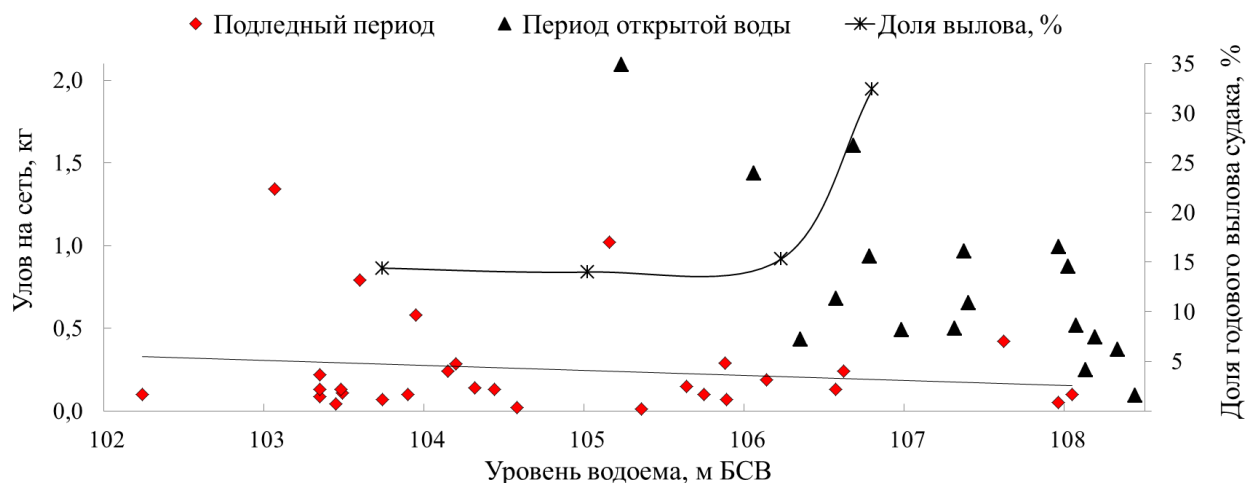


Рисунок 5.4 – Зависимость уловов на усилие судака (кг/ст. сет.) от уровня воды и доля ежегодного промышленного освоения судака в водоеме по данным исследований периода 2015–2024 гг.

Выраженная разница между величиной доли освоения судака по данным официальной статистики в декабре, в сравнении с периодом январь-март, не подтверждается общей тенденцией направленности индекса промыслового усилия. Возможной причиной может являться предоставление недостоверной отчетности субъектами промысловства – возможным занижением объемов вылова судака в начале года, либо максимальным закрытием невыбранных квот на вылов судака в конце года.

Селективность орудий лова. Основным орудием лова, используемом на водоеме, являются ставные сети. Анализ размерного состава уловов судака в ставных сетях с шагом ячеи от 30 до 70 мм показал, что в среднем за период 2020–2024 гг. на размерную группу судака длиной 5,0–24,9 см приходилось 12,8% пойманных рыб (*lim* 2,5–6,8%), на размерные группы длиной 25,0–29,9 и длиной 30,0–34,9 см – 11,6% и 14,7% пойманных рыб, соответственно. Рыбы длиной 35,0–39,9 см (18,9%) и длиной 40,0–44,9 см (17,4%)

имели наибольшую долю встречаемости в уловах. На долю рыб длиной 45,0–49,9 см пришлось 14,9% всех рыб, доля рыб длиной свыше 50 см варьировала от 2,7 до 7,1% (таблица 5.3).

Таблица 5.3 – Размерный состав судака в промысловых сетных уловах на Камском водохранилище в 2020–2024 гг. (% численности)

Размерный класс (SL), см	Шаг ячеи ставных сетей, мм									В среднем по порядку сетей, %
	◇30–32	◇35–36	◇40	◇45	◇50	◇55	◇60	◇65	◇70	
5—14,9	7,2	2,1	—	2,2	—	—	0,1	0,9	—	2,5
15—19,9	3,6	3,7	1,7	3,5	0,2	—	3,8	8,8	2,6	3,5
20—24,9	10,9	8,5	—	6,3	2,0	1,0	7,2	13,2	5,4	6,8
25—29,9	33,6	29,2	7,1	7,1	2,6	5,2	8,2	8,0	3,1	11,6
30—34,9	31,4	26,7	23,3	8,0	5,7	7,4	10,2	8,5	10,8	14,7
35—39,9	9,7	13,4	33,8	31,0	30,2	23,4	10,6	8,0	9,7	18,9
40—44,9	3,3	9,4	11,5	30,2	35,4	30,1	15,1	8,6	13,1	17,4
45—49,9	0,1	4,4	16,8	9,6	17,2	22,7	24,7	18,5	20,0	14,9
50—54,9	0,2	2,5	2,8	2,1	3,8	8,6	12,1	12,6	18,8	7,1
55—59,9	—	0,1	—	—	1,7	0,8	5,9	9,8	10,8	4,9
60 см и более	—	—	3,0	—	1,2	0,8	2,1	3,1	5,7	2,7
Количество рыб, экз.	155	259	142	599	925	1193	2977	778	265	7 293
Количество усилий, ст./сет.	424	557	294	829	3668	4583	7922	1704	319	20 300

Рассматривая размеры судака в уловах в зависимости от используемых орудий лова, можно отметить, в ставных сетях с шагом ячеи от 30 до 50 мм по мере увеличения шага ячеи наблюдается последовательное смещение наиболее облавливаемых размерных групп судака к старшим размерным классам. В сетях с шагом ячеи 30–36 мм наиболее облавливаемыми размерными группами являются рыбы длиной 25,0–34,9 см, в сетях с ячеей 40 мм – 30,0–39,9 см, в сетях с ячеей 45 мм – 35,0 – 44,9 мм. В сетях с ячеей 50 и 55 мм максимальные значения относительной численности судака приходятся на размерную группу длиной 40,0–44,9 см (35,4 и 30,1%, соответственно) (таблица 5.3).

Наиболее широкий размерный ряд уловов судака наблюдается в сетях шагом ячеи 60–70 мм, при этом увеличение шага ячеи от 60 до 70 мм, не приводит к выраженному смещению диапазона размерного состава рыб в уловах в сторону увеличения длины тела

пойманных рыб. Максимальная относительная численность судака в сетях ячеей 60–70 мм приходится на рыб с размерами 45,0–45,9 см. Более того, в ставных сетях с ячейей 65 мм, увеличивается доля рыб, имеющих размеры 15,0–24,9 см, а в сетях ячеей 70 мм размерами 30,0–34,9 см. Селективность ставных сетей в отношении облавливаемых рыб определяется в большей степени размерами и формой их тела (Мельников и др., 2014). Высокая численность младших размерных групп судака в крупночастиковых орудиях лова связана с фиксацией этих рыб в ставных сетях челюстными костями в момент охоты за добычей, увеличение доли пойманных таким способом рыб наиболее велико в период интенсивного нагула (Никольский, 1974).

Согласно Правил рыболовства в Волго-Каспийском бассейне (далее – Правила рыболовства) 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.

Проведенный анализ на соответствие объемов изъятия прилова (рыб длиной менее промысловой меры) в зависимости от размера ячеи по данным уловов рыбы из промысловых сетей за 2020–2024 гг. показал, что доля прилова судака в общем объеме вылова вида составляет 38,3% (таблица 5.4).

Таблица 5.4 – Селективность орудий лова в отношении прилова судака в промысловых сетных уловах на Камском водохранилище в 2020–2024 гг.

Показатель	Шаг ячеи, мм								В целом по набору сетей $\diamond 30$ – $\diamond 70$
	$\diamond 30$ – $\diamond 38$	$\diamond 40$	$\diamond 45$	$\diamond 50$	$\diamond 55$	$\diamond 60$	$\diamond 65$	$\diamond 70$	
Уловы судака: всего, шт.	420	142	599	925	1193	2977	778	265	7 299
– менее пром. меры, шт.	355	118	340	375	425	814	303	68	2 798
– менее пром. меры, %	84,5	83,1	56,8	40,5	35,6	27,3	38,9	25,7	38,3
Всего рыб в уловах, шт.	10 314	1 426	5 875	5 364	3 987	10 460	2 998	827	41 251
Судака менее пром. меры в общем улове, % численности	3,4	8,3	5,8	7,0	10,7	7,8	10,1	8,2	6,8
Масса всего улова, т	1,917	0,425	2,381	3,379	3,110	9,501	2,457	0,912	24,08
Масса судака в улове, т	0,195	0,095	0,449	0,937	1,224	3,700	0,913	0,385	7,90
Доля судака в общем вылове рыбы, % массы	10,17	22,35	18,86	27,73	39,36	38,94	37,16	42,21	236,8
Усилия, ст. сет., шт.	992	293	829	3 668	4 583	7 922	1 704	319	20 308

В сетях с шагом ячеи 30–38 мм доля судака менее промысловой меры составила 84,5% всего вылова вида, в сетях с шагом ячеи 40 и 45 мм доля судака непромыслового размера составляла 83,1–56,8%. В сетях с шагом ячеи 50 мм и выше от 25,3 до 40,5%, при этом наиболее значительные приловы немерного судака – 40,5 и 35,6%, наблюдаются в сетях шагом ячеи 50 и 55 мм, соответственно.

В общем улове рыбы доля судака длиной менее промысловой меры составляла в среднем от 3,4% в сетях с шагом ячеи 30–38 мм до 10,7% в сетях с шагом ячеи 50 мм.

Следует отметить, что п. 25 Правил рыболовства предусмотрен минимальный размер ячеи для отлова мелкого частика, который для Камского водохранилища составляет 24 мм, а для отлова крупного частика – 60 мм, максимальный размер сетей для отлова мелкого частика не регламентирован.

Анализ промысловых уловов 2020–2024 гг. показал, что доля судака и леща, относящихся к крупному частику в сетях с шагом ячеи 30–45 мм в среднем составила 17,0% численности всех рыб (9,0–21,2%) и 25,2% (15,3–31,1%) массы всего улова рыбы. В то же время в сетях с ячеей 50–55 мм доля судака и леща составила 55,1–60,3% численности и 63,6–82,5% массы всего улова. Общий прилов особей (судака и леща) непромыслового размера в этих орудиях лова составляет 12,2% численности всего улова для сетей ячеей 50 мм и 14,7% численности улова для сетей ячеей 55 мм.

Таким образом, ставные сети с шагом 50 и 55 мм не могут относиться к мелкочастиковым орудиям лова – основную массу улова составляют крупночастиковые виды рыб. Полученные данные по прилову рыб длиной менее промысловой меры для судака и леща в уловах этих сетей (12,2 и 14,7%, соответственно) в среднем не превышают допустимые нормы изъятия для мелкочастиковых орудий лова (20%), но при этом нельзя исключить превышение этих норм за одну операцию непосредственно на промысле. Учитывая, что на эти орудия лова в период 2020–2024 гг. по нашим наблюдениям приходилось 40,6% от суммарных рыбопромысловых усилий, ограничение максимального размера (шага) ячеи для вылова мелкочастиковых видов ячеей 45 мм могло бы способствовать снижению прилова немерного судака и других крупночастиковых видов рыб. Следует отметить, что ограничения размеров ячеи в отношении вылова мелкого и крупного частика на Камском водохранилище присутствовали и ранее – в Правилах рыболовства с 1968 г. для отлова мелкочастиковых рыб были регламентированы сети ячеей 24–36 мм, для крупного

частика – 65 мм. С 1987 по 2004 г. для отлова мелкого частика был установлен размер ячеи 28–45 мм, для крупного частика – от 60 мм (Ельченкова, 2008б).

5.2. Динамика численности популяции и состояние запаса

Динамика промыслового запаса за период 2006–2018 гг. коррелировала с показателями промысловых уловов судака ($r=0,36$). В 2018 г. расчет запаса судака был скорректирован в сторону увеличения. Минимальные показатели промыслового запаса судака на Камском водохранилище за последние два десятилетия наблюдались в 2009 г. (156 т), а его численность составляла 0,08 млн. экз. В последующие годы наблюдалось увеличение промыслового запаса судака, биомасса которого в среднем за период 2012–2017 гг. составляла 265 т и 0,22 млн. экз. (Костицын, 2013; Материалы ..., 2018). С 2018 г. наблюдался выраженный рост промыслового запаса этого вида. В 2025 г. промысловый запас судака в Камском водохранилище находился на уровне 557 т, а численность эксплуатируемой части популяции составила 0,478 млн. экз. (рисунок 5.5, таблица 5.5).

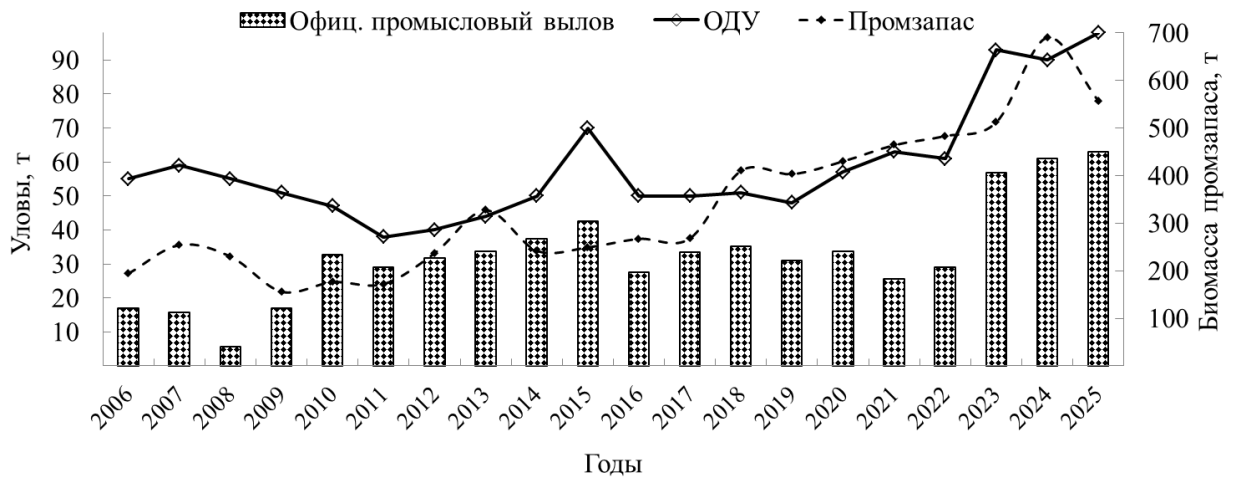


Рисунок 5.5 – Динамика промысловых запасов, ОДУ и официального промышленного вылова судака на Камском водохранилище в период 2006–2025 гг.

Причиной увеличения запаса судака являлось несоответствие объемов освоения вида по данным официальной статистики с фактическим выловом на водоеме, превышающим по данным наблюдений официальные уловы, на основании которых определялся промысловый запас судака в водохранилище более чем в два раза. В период

2021–2022 гг. рост биомассы запаса судака сопровождался снижением промысловых уловов, что было связано с окончанием сроков действия договоров субъектов промысла, и, соответственно, уменьшением площадей водоема, охваченных промыслом и общим снижением промысловой нагрузки (таблица 5.1).

Таблица 5.5 – Динамика показателей промыслового запаса судака Камского водохранилища и его освоения за 2006–2025 гг.

Годы	Промзапас		ОДУ, т	Официальный вылов, т	Любительское рыболовство и неучтенный вылов, т	Освоение ОДУ, %	
	млн. шт.	т				Промыслом	Всего
2006	0,160	194	55	16	40,3	28,5	101,8
2007	0,130	254	59	6	39,2	9,8	76,3
2008	0,100	230	55	11	33,8	20,4	81,8
2009	0,080	156	51	17	28	33,3	88,2
2010	0,101	176	47	33	14,0	70,2	100,0
2011	0,102	172	38	29	12,0	76,3	107,9
2012	0,108	237	40	32	1,0	80,0	82,5
2013	0,231	327	44	34	11,1	77,3	102,5
2014	0,240	242	50	37	3,4	74,0	80,8
2015	0,256	249	70	42	25,5	60,0	96,4
2016	0,241	267	50	28	26,0	56,0	108,0
2017	0,253	268	50	34	20,0	68,0	108,0
2018	0,432	410	51	35	16,0	68,6	100,0
2019	0,382	403	48	31	16,0	64,6	97,9
2020	0,412	430	57	34	16,0	59,6	87,7
2021	0,444	464	53	26	26,0	49,1	98,1
2022	0,436	483	61	29	29,0	47,7	95,2
2023	0,468	512	93	57	36,0	61,3	100,0
2024	0,509	690	90	61	29,0	67,8	100,0
2025	0,478	557	98	63	40,0	64,3	105,0

Судак является высоколиквидным видом, что обуславливает суммарное высокое освоение ОДУ промышленным и любительским рыболовством, а также неучтенным выловом, которое в период 2006–2025 гг. составляло от 76,3% до 108%. Освоение ОДУ судака промыслом в период максимальной промысловой нагрузки на водоеме (2010–2018 гг.) составляло 56–80% (таблица 5.5).

Следует отметить, что одной из мер по увеличению запаса судака может являться проведение мероприятий по зарыблению водохранилища молодь этого вида в рамках компенсации ущерба, нанесенного водным биологическим ресурсом при осуществлении хозяйственной деятельности. В последнее десятилетие наблюдается существенное

снижение объемов выпуска молоди судака рыбоводными хозяйствами. Если в период 2013–2016 гг. среднегодовые объемы выпуска молоди судака в Камское водохранилище составляли 132,9 тыс. штук (74,0 – 181,6 тыс. штук), то в 2017–2021 гг. выпуски молоди снизились, составляя от 3,4 тысяч штук в 2019 г. до 49,6 тыс. штук в 2017 г., при этом в 2018 г. выпусков молоди не было. В период 2022–2023 гг. в Камское водохранилище и его бассейн в среднем ежегодно выпускалось 7,3 тыс. мальков судака. В то же время, согласно рекомендаций ФГБНУ «ВНИРО» по ежегодным планам искусственного воспроизводства водных биоресурсов в Камское водохранилище, объемы возможного выпуска молоди судака составляют 0,24 млн. экз. (Рекомендации ..., 2025).

Таким образом, запас судака в последние годы является максимальным за последние два десятилетия, промысловые уловы вида в Камском водохранилище достигли максимальных значений за все время промысла на водоеме.

5.3. Оценка неучтенного изъятия рыбы на промысле

В связи с отсутствием учетных траловых съемок у Пермского филиала ФГБНУ ВНИРО на Камском водохранилище и специализации промышленного рыболовства на использование ставных сетей, ведущая роль в оценке промысловых запасов рыбы отводится наблюдениям за динамикой промысловых уловов, основанной на данных официальной промысловой статистики. При этом использование данных официальной статистики для оценки запасов рыб имеет ряд сложностей, прежде всего связанных с объемами неконтролируемого изъятия рыбы на водоеме. Проблема искажения статистических данных и неконтролируемого изъятия рыбы на водоеме была характерна как для промысла на р. Каме до зарегулирования ее стока (Букирев и др., 1959), так и на разных этапах существования промысла уже в Камском водохранилище (Соловьева, Зиновьев, 1971; Пушкин, 1980; Костицын, 2001; 2013; Мельникова и др., 2007). При этом все авторы отмечали, что наибольшую долю изъятия в ННН-промысле составляют наиболее ликвидные в коммерческом отношении виды – судак, жерех и щука.

Для оценки фактических объемов неучтенного изъятия рыбы на промысле на Камском водохранилище в 2015–2017 гг. были проведены поштучные учеты рыб в промысловых уловах, после чего эти данные сопоставлялись с данными официальной рыбопромысловой статистики (Казаринов и др., 2023а; Казаринов и др., 2023г). Пример расчета неучтенного вылова рыбы для 2017 г. приведен в таблице 5.6.

Таблица 5.6 – Пример расчета возможного неучтенного изъятия рыбы на Камском водохранилище в 2017 г.

Вид ВБР	Данные официальной статистики		Вылов рыбы наблюденный		Расчет показателя константы	Возможный вылов рыбы		Полученная разница, %
	Масса улова, т	Доля, %	Масса улова, т	Доля, %		Масса улова, т	Доля, %	
1	2	3	4	5	6	7 = 4*6	8	9 = (7-2)/2
Лещ	37,82	47,05	0,565	23,27	$K = C_{оф}/C_{наб} = 37,82/0,565 = 66,94$	37,82	23,27	100,00
Судак	8,22	10,23	0,492	20,26		32,93	20,26	300,65
Чехонь	6,01	7,48	0,050	2,07		3,37	2,07	-43,98
Густера	7,98	9,93	0,038	1,57		2,56	1,57	-67,96
Плотва	4,80	5,97	0,066	2,73		4,44	2,73	-7,40
Синец	5,24	6,52	0,431	17,75		28,85	17,75	450,58
Налим	4,47	5,56	0,203	8,37		13,61	8,37	204,44
Щука	4,30	5,35	0,293	12,06		19,60	12,06	355,80
Окунь	0,38	0,47	0,007	0,30		0,48	0,30	26,83
Жерех	0,72	0,90	0,057	2,35		3,82	2,35	430,86
Язь	0,45	0,56	0,003	0,13		0,21	0,13	-53,89
Сом	–		0,194	8,00		13,01	8,00	–
Прочие	–		0,028	1,13		1,84	1,13	–
Всего	80,39	100,00	2,428	100,00		162,54	100,00	102,19

Результаты исследования показали, что при сравнении официальных промысловых уловов, фиксируемых в промысловых журналах, с наблюденными фактическими уловами, доля коммерчески ценных видов рыб в отчетности субъектов промысла занижена не менее чем в 1,5–2 раза. Следствием этого является рост в статистической отчетности вылова доли малоценных видов, прежде всего леща и густеры (рисунок 5.6). Так, по данным официальной статистики доля судака в общем вылове в 2015–2017 гг. составляла от 8,6 до 10,2%, в то время как по наблюденным поштучно пересчитанным данным доля судака в общем вылове в этот период составила от 12,6 до 20,3%.

Проведенные расчеты объемов неучтенного изъятия рыбы показали, что разница между фактическим выловом рыбы и показателями официальной статистики составила для 2015 г. 55% (134,3 т), для 2016 г. – 49% (149,4 т), для 2017 г. – 102% (162,5 т) (рисунок 5.6).

Максимальная разница, относительно данных официальной промысловой статистики, как и предполагалось, наблюдалась для наиболее ценных и востребованных

у населения видов рыб – судака, щуки, налима, жереха и синца. Выявленная разница по этим видам превышала официальные данные в 2–5 раз.

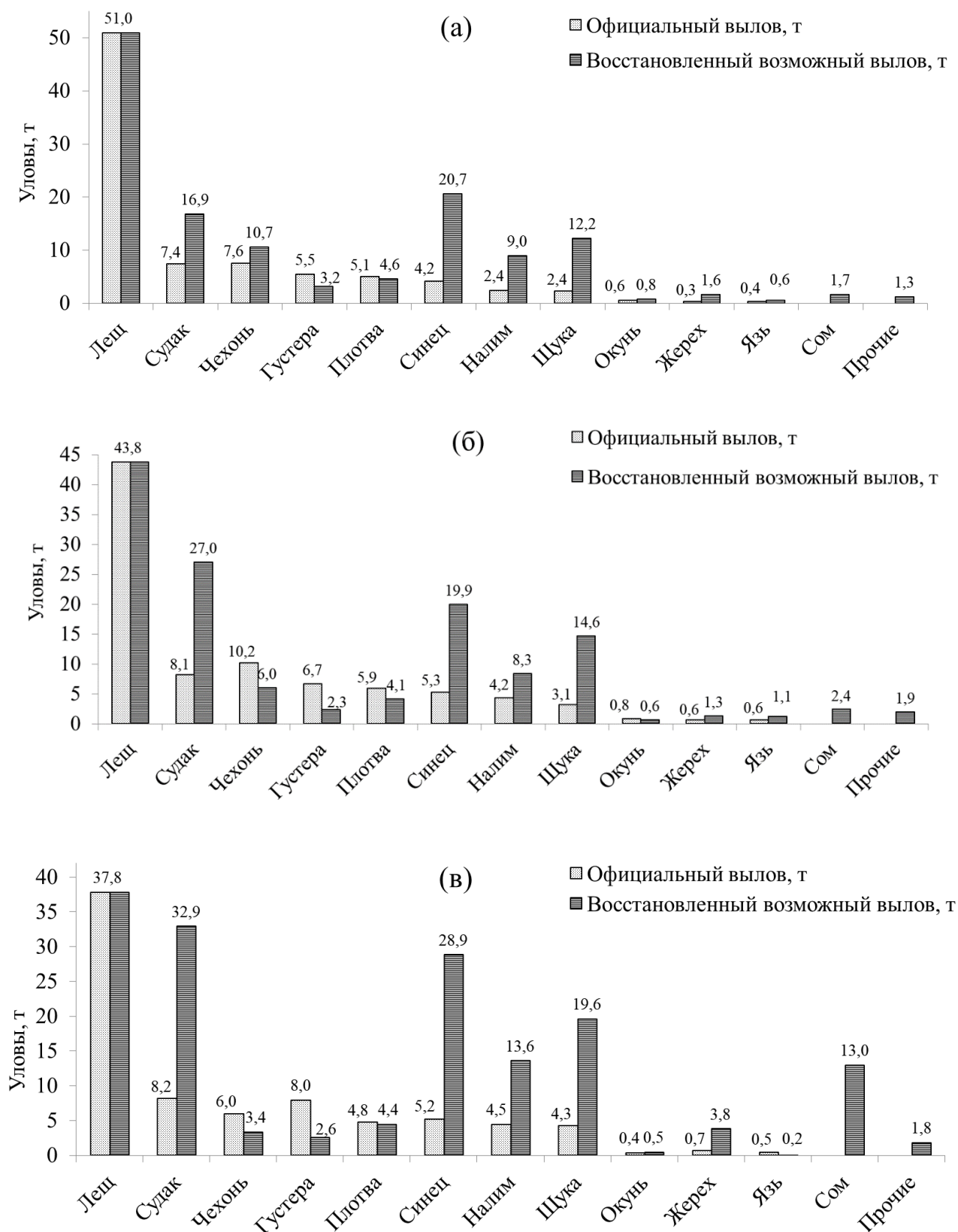


Рисунок 5.6 – Восстановленный возможный вылов рыбы в верхнем районе Камского водохранилища: а – 2015 г.; б – 2016 г.; в – 2017 г.

В то же время для ряда видов были получены противоположные результаты. Так официальный промысловый вылов густеры в 2–3 раза превышает возможный восстановленный вылов, что для густеры, по нашим наблюдениям, связано с отнесением мелкого леща (длиной менее 25 см) к густере при сортировке рыбы на рыбоприемных пунктах. Для чехони и язя разница объясняется приуроченностью основного промысла вида к определенным временным промежуткам, либо определенным участкам водоема, в которых наблюдения могли отсутствовать. Для плотвы, промысел которой осуществляется на прибрежных мелководьях на протяжении всего подледного сезона, рассчитанная разница с официальным выловом незначительна (7,4%) (таблица 5.6).

Полученные объемы неучтенного изъятия судака на Камском водохранилище близки данным о величине нелегального промысла судака в дельте Волги и Северном Каспии, которая с 2012 по 2016 гг. в среднем в два раза превышала фактический вылов (Левашина, 2018).

В настоящее время объемы возможного неучтенного вылова судака на водоеме субъектами промысловства, по экспертной оценке, могут составлять до 10 т, что, в первую очередь, связано с отсутствием квот у пользователей на вылов судака. Субъектами промысловства в официальной рыбопромысловой статистике указываются только разрешенные к добыче виды, прочие виды рыб при поимке должны выпускаться в среду обитания. Так, в 2024 г. площадь Камского водохранилища, на которой осуществлялся промысел, составила 102 тыс. га, из которых на 90,9 тыс. га был осуществлен вылов судака, который составил 61 т. Еще на 11 тыс. га (12,2% от 90,9 тыс. га) промысел осуществляли субъекты промысловства у которых отсутствовали квоты на вылов судака. Таким образом, возможный неучтенный вылов судака, исходя из соотношения площадей РЛУ и официального вылова вида, мог составить до 7,4 т (12,2% от 61 т).

5.4. Оценка обоснования установленной промысловой меры

Важным условием рационального использования промысловых запасов является соответствие биологических показателей популяции рыб биологически обоснованной промысловой мере.

Анализ пространственной изменчивости биологических показателей судака Камского водохранилища выявил различия в скорости линейного роста, весовых

показателей и темпах полового созревания рыб, которые могут быть обусловлены как разницей в условиях нагула рыб, так и длительностью вегетационного сезона в районах сбора материала. Полученные результаты в пределах одного водоема отражают закономерности географического положения популяции судака Камского водохранилища в ареале, когда южные популяции вида в сравнении с северными характеризуются более высокой скоростью линейного роста и более ранними сроками достижения половой зрелости, наступающей при меньшей длине тела.

Камское водохранилище относится к северному рыбохозяйственному району Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна. Южная граница северного рыбохозяйственного района проходит по плотине Волжской ГЭС. В Правилах рыболовства, промысловый размер судака для всех водоемов этого бассейна, за исключением Рыбинского водохранилища, равен 40 см. При этом водоемы этого рыбохозяйственного района расположены в разных широтах, что обуславливает выраженные отличия в длительности вегетационного сезона и среднегодовых температур. Таким образом, возникает необходимость обоснования соответствия биологических показателей судака Камского водохранилища установленной Правилами рыболовства единой промысловой меры равной 40 см.

Сроки полового созревания судака Камского водохранилища отличаются в зависимости от участков водоема. В среднем по Камскому водохранилищу судак массово созревает в возрасте 5+–6+ при средней длине тела в возрасте 5+ равной 40,4 см (lim 345–477 см, $n=1260$). Наиболее раннее созревание самцов и самок судака наблюдается в приплотинной, наиболее южной, части водоема (станции 1 и 2). В весенних преднерестовых сборах в зависимости от станции от 70 до 100% самок шести годовалого возраста при длине от 39,3 см были половозрелыми.

Рассматривая подход, связанный с обоснованием промысловой меры исходя из возраста кульминации промысловой биомассы (Тюрин, 1972) можно отметить, что динамика биомассы генераций судака в VPA-модели характеризуется последовательным снижением биомассы с возрастом, где её максимум приходится на рыб возраста 2–2+. В то же время при использовании в модели мгновенного коэффициента естественной смертности, полученной по-другому методу (Рихтер, Ефанов, 1977), максимальная промысловая биомасса судака Камского водохранилища приурочена к возрасту 4–5+ (таблица 5.7).

Таблица 5.7 – Результаты расчетов возраста кульминации ихтиомассы судака Камского водохранилища

Возраст	Численность, тыс. шт.		Длина, см	Масса, г	Масса возрастной группы, т	
	VPA	Рихтер, Ефанов, 1977			VPA	Рихтер, Ефанов, 1977
2–2+	1211,1	1211,1	24,7	186	225,3	225,3
3–3+	504,3	859,0	30,6	357	180,0	306,7
4–4+	255,6	609,3	35,1	549	140,3	334,5
5–5+	137,4	432,1	39,1	774	106,3	334,5
6–6+	81,2	306,5	43,0	1068	86,7	327,3
7–7+	51,2	217,4	46,6	1365	69,9	296,7
8–8+	32,5	154,2	50,9	1761	57,2	271,5
9–9+	18,8	109,4	54,1	2101	39,5	229,8
10–10+	9,7	77,6	59,2	2876	27,9	223,1
11–11+	4,1	55,0	63,4	3572	14,6	196,5
12–12+	1,8	39,0	67,0	4373	7,9	170,6
13–13+	0,7	27,7	70,4	5155	3,6	142,7
14–14+	0,3	19,6	74,4	5684	1,7	111,6
15–15+	0,1	13,9	72,8	6959	0,7	96,9

Таким образом, установленная для судака Камского водохранилища промысловая мера, равная 40 см, биологически обоснована и соответствует возрасту массового полового созревания рыб в водоеме. Использование подхода, основанного на обосновании промысловой меры исходя из возраста кульминации промысловой биомассы с применением мгновенного коэффициента естественной смертности (Рихтер, Ефанов, 1977) показало близкие к действующей промысловой мере результаты.

Выраженная сезонность промысла, когда более 75% всего улова судака приходится на подледный период, позволяет максимально использовать полученный за вегетационный период прирост ихтиомассы. Основное воздействие промысла направлено на изъятие рыб, имеющих размер тела 35–45 см, доля этих рыб в общем объеме вылова в 2020–2024 гг. составляла 36,3%. Учитывая повышенную элиминацию самцов судака в популяции, наблюдаемую уже с возраста 6–6+ (таблица 5.7), воздействие промысла позволяет рационально изымать часть общего допустимого улова из промыслового запаса судака, до воздействия на него высокой естественной смертности в период кульминации промзапаса.

5.5. Любительское рыболовство

Камское, а также нижерасположенное Воткинское водохранилище, являются основными рыбохозяйственными водоемами Пермского края. Вдоль Камского водохранилища расположены крупные городские агломерации – в верхней его части Соликамско-Березниковский промышленный узел, в нижней – г. Пермь и густонаселенный Пермский муниципальный округ. Помимо этого, вдоль водоема расположено значительное количество населенных пунктов – города Чермоз и Добрянка, поселки Орел, Усолье, Пожва, Майкор, Ильинский, Полазна и прочие населенные пункты. Высокая плотность населения на территории этих агломераций способствует росту антропогенной нагрузки на водные биоресурсы водоема в виде любительского рыболовства.

В последние два десятилетия в связи с улучшением технического оснащения, включающего помимо транспорта, средств поиска и обнаружения рыбы, наблюдается существенное воздействие рыболовов-любителей на водные биоресурсы. Скопления рыболовов-любителей в зимний период наблюдаются на значительных удалениях от населенных пунктов, чего, по опросным данным, 20–30 лет назад не наблюдалось.

Рыболовы-любители существенно отличаются по техническому оснащению в зависимости от объекта лова, те, кто ориентирован на добычу судака, имеют наиболее высокий уровень технического оснащения, у каждого из них, за небольшим исключением, имеется эхолот, позволяющий отслеживать присутствие рыбы в точке лова, а также выбирать наиболее перспективный для облова донный рельеф. В период открытой воды использование рыбопоисковых эхолотов позволяет повысить эффективность лова как с помощью троллинга, посредством различно заглубленных приманок типа «воблер», так и при облове перспективных мест с помощью джиговых приманок (силиконовых, поролоновых и полиуретановых приманок, оснащенных джиг-головкой или грузом «чебурашка»). В зимний период, когда судак характеризуется меньшей активностью, наличие эхолотов позволяет фиксировать в водоеме наличие «бели» – скоплений карповых, вблизи которых концентрируется судак, а в процессе лова подводить приманки типа «Ратлин» непосредственно к судаку, провоцируя его на атаку приманки.

Любительское рыболовство на водоеме за исключением межсезонья, приходящегося на конец октября – середину ноября и вторую половину апреля,

осуществляется круглогодично. Численность рыболовов-любителей на водоеме значительно варьирует в зависимости от расположения крупных населенных пунктов, сезона года, рабочих или выходных дней, а также погодных условий.

В летне-осенний сезон лов судака осуществляется преимущественно с лодок с применением методов спиннингового лова, нацеленного на вылов хищных видов с использованием искусственных приманок. Одним из наиболее распространенных способов лова рыбы с лодки является троллинг, направленный на отлов судака и щуки. Следует отметить, что троллинговый лов на водоеме часто приводит к конфликтным ситуациям между промысловиками и рыболовами-любителями, вследствие порчи установленных ставных сетей в процессе извлечения приманки, воровства орудий лова и улова. В период открытой воды популярен лов судака с лодки спиннингом с использованием джиговых приманок в глубоководных частях водоема, на бровках и свалах затопленных русел рек, в коряжниках.

Менее популярен лов рыбы с лодки донной удочкой в глубоководной части водоема, основными добываемыми видами здесь являются лещ, густера и крупная плотва.

Количество рыболовов-любителей в летне-осенний период в будни на Камском водохранилище составляет в среднем 1,5 человека на один километр судового хода, в выходные – около трех человек. Количество наблюдаемых лодок в среднем в будни составляло 0,4 шт., в выходные дни – 1 лодка на 1 км судового хода водоема. При протяженности средней линии водохранилища равной 497 км (Михалев, Мацкевич, 2010) количество рыболовов-любителей на водоеме в будни составляло 944 человека, в выходные дни – 1988 человек. Экспертная оценка объемов вылова судака рыболовами-любителями в Камском водохранилище по результатам исследований 2023–2025 гг. может составлять до 44 т. Основной вылов судака приурочен к зимнему сезону, в период закрытой воды уловы судака рыбаками-любителями могут достигать 35 т, в летне-осенний сезон – до 9 т.

Проведенный анализ количества рыболовов-любителей на учетных площадях вблизи населенных пунктов в зимний сезон показал, что их численность в будние дни в среднем составляла 15–25 человек на 1 км судового хода водоема, в выходные дни в 2–3 раза больше. Основные места скопления рыболовов-любителей в зимний период представлены на рисунке 5.7.

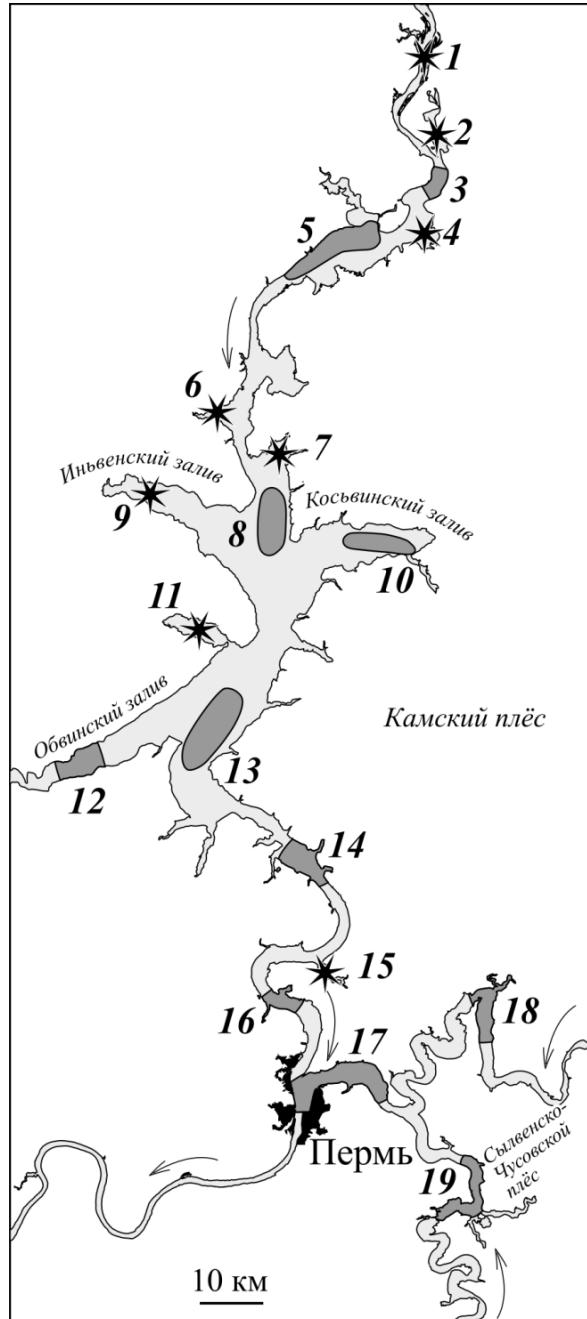


Рисунок 5.7 – Основные места скоплений рыболовов-любителей на Камском водохранилище: 1 – Боровской затон, Соликамск; 2 – система Чашкинских озер; 3 – Усолье, Березники; 4 – Яйвинский залив; 5 – Орел – д. Быстрая; 6 – п. Пожва; 7 – заливы рек Емельяниха, Лысь; 8 – район островов Бор и Базов Бор; 10 – р. Косьва; 11 – пос. Майкор; 12 – участок Обвинского залива у н.п. Ильинский и н.п. Сретенское; 13 – н.п. Слудка и Бор Ленва; 14 – район г. Добрянки; 15 – залив рек Полазна и Шемети; 16 – район н.п. Хохловка; 17 – приплотинная часть до н.п. Голованово; 18 – район залива р. Шалашной; 19 – агломерация н.п. Ляды–Сылва–Троица–Жебреи.

По мере сработки уровня водохранилища осушаются значительные площади мелководий верхнего района и крупных боковых заливов – Сылвенский, Чусовской, Обвинский, Иньвенский и Косьвинский, в связи с чем численность рыболовов-любителей на отдельных участках водоема в зимний период имеет выраженную сезонную динамику. В первую половину подледного периода на участке 5 верхнего района водохранилища их численность составляет около 30–40 человек в будни, а в выходные достигает 70 человек, на участке 8 в этот период рыболовы-любители встречаются единично. Также высокая концентрация рыболовов-любителей отмечается на участках 10, 12–19, расположенных ближе к г. Перми.

Начиная со второй половины февраля участки 5 и 8 водоема являются наиболее популярными местами промысла судака (рисунок 5.8). Участок 5 активно осваивают рыболовы-любители Соликамско-Березниковской агломерации, в пределах которой на водохранилище устанавливается речной режим, участок 8 активно осваивают рыболовы-любители агломерации г. Перми и близлежащих районов Пермского края. В этот период на этих участках численность рыбаков в будни может достигать 150–300 человек, в выходные от 300 до 400 человек, к середине марта численность может увеличиваться в 2–3 раза. Главный объект промысла на этих участках водоема во второй половине подледного сезона – судак, любительские уловы которого в этот период времени максимальны (таблица 5.8).



Рисунок 5.8 – Скопление рыболовов-любителей на участке №5 в марте 2025 г.,
фото автора.

Таблица 5.8 – Экспертная оценка возможного годового объема любительского вылова рыбы в Камском водохранилище, в 2023–2025 гг., т

Тип лова/период промысла	Окунь	Судак	Плотва	Лещ	Щука	Ерш	Налим
Летне-осенний сезон							
Лов с берега	41,4	0,0	67,4	17,4	9,6	3,7	2,1
Лов с лодки	8,6	8,6	0,0	13,1	20,6	0,0	0,0
Всего:	50,0	8,6	67,4	30,5	30,2	3,7	2,1
Подледный сезон							
Период 25.11-31.01	14,2	7,0	9,9	1,6	6,0	0,2	1,1
Период 01.02-10.04	10,9	28,2	9,1	3,4	2,4	0,1	0,9
Всего:	25,2	35,2	18,9	5,0	8,5	0,2	2,0
ИТОГО:	75,2	43,8	86,4	35,5	38,7	3,9	4,1

Особей судака длиной менее 35 см обычно возвращаются в среду обитания, за исключением случаев поимки рыб с глубоководных участков, когда выпуск добычи в среду обитания рыб становится нецелесообразен вследствие баротравмы. При добыче рыбы с лодки троллингом и с использованием джиговых приманок отлавливаются более крупные особи. Однако, при ловле «в отвес» в летний период с лодки, а также в зимний период с использованием тюльки в качестве приманки размерный состав судака зачастую шире, чем при использовании искусственных приманок. На естественные приманки отлавливаются как особи свыше промыслового размера, так и значительное количество молоди. При этом, рыбаками-любителями зачастую не соблюдаются не только установленные Правилами рыболовства нормы суточного вылова рыбы (5 кг), но и зачастую изымается судак длиной менее промыслового размера, в связи с чем актуальным является усиление контроля органов рыбоохраны за уловами рыболовов-любителей на водоеме.

Полученные в результате исследования сведения по объемам вылова рыбы любительским рыболовством и видовому составу уловов при сопоставлении с более ранними данными (Михеев, Лесникова, 2014) имеют как выраженное сходство, так и отличие. Объемы вылова судака в настоящее время оцениваются на уровне 44 т (таблица 5.8), то есть превышают оценку П. Б. Михеева и Т. В. Лесниковой (2014) которые рассчитали его вылов в объеме 20–40 т, что может объясняться как улучшением технической оснащенности рыболовов-любителей в последнее десятилетие, так и ростом промыслового запаса вида на водоеме.

Проведенные исследования по объему вылова наиболее значимых объектов любительского рыболовства показали, что основными видами рыб, изымаемыми рыболовами-любителями на водоеме, являются судак, окунь, плотва, лещ и щука, объемы вылова ерша и налима незначительны. Годовой объем вылова судака находится на третьем месте после окуня и плотвы (таблица 5.8). Ежегодный вылов судака составляет около 16% от всего объема рыбы, осваиваемой любительским рыболовством на Камском водохранилище и соответствует объему промыслового изъятия этого вида на водоеме (таблица 5.5).

Анализ вылова рыбы субъектами любительского рыболовства, показал, что рассчитанные возможные объемы вылова рыболовами-любителями судака близки к объемам промышленного освоения этого вида. Суточные объемы вылова рыбы зачастую превышают нормы, установленные Правилами рыболовства, что говорит о необходимости усиления контроля органов рыбоохраны за уловами рыболовов-любителей на водоеме. Одной из мер рационального использования и сохранения запаса судака на Камском водохранилище может являться популяризация среди рыболовов-любителей принципа «поймал – отпустил».

5.6. Рекомендации по рациональному использованию запаса

Обоснование стратегии и тактики рациональной эксплуатации промысловых запасов является важнейшей задачей рыбохозяйственной науки. Понимание популяционной структуры водных биологических ресурсов и выявления динамики биологических показателей является ключевым элементом для разработки мер по регулированию промысла в соответствии с предосторожным подходом к рациональной эксплуатации объектов промысла (Бабаян, 2000).

По результатам анализа рыбопромысловой обстановки на водоеме, изложенных в данной работе, предлагаются следующие меры, которые могут способствовать рациональному ведению промысла на водохранилище:

1. Ограничение максимального размера (шага) ячеи для вылова мелкочастиковых видов с шагом ячеи не более 45 мм и установление запрета для использования на водоеме ставных сетей с шагом ячеи 50 и 55 мм, суммарная доля усилий которых на водоеме превышает 40%. Данные ставные сети не относятся к мелкочастиковым орудиям лова, доля леща и судака в общем вылове рыбы в этих сетях составляет 55,1–

60,3% по численности и 63,6–82,5% по массе, соответственно. Анализ показателей прилова рыб не промыслового размера выявил, что 40,5% всего пойманного судака в ячее 50 мм имеет размер менее промысловой меры, в ячее 55 мм таких рыб было 35,6%. Эти сети характеризуются также наибольшими долями прилова крупного частика в общем объеме всего вылова рыбы (12,2–14,7%).

2. Популяризация спортивного рыболовства на водоеме. Для сохранения и увеличения запасов судака необходимо проводить работу с общественностью по популяризации способа «поймал – отпусти».

3. Усиление контроля со стороны органов рыбоохраны за субъектами промыслового рыболовства в части контроля величины прилова рыб в орудиях лова и уловов видов рыб, квоты на которые у пользователей отсутствуют. Анализ селективности орудий лова показал, что в целом средние объемы рыб не промыслового размера не превышают установленные нормы, что не исключает превышение норм за одну операцию. Возможный неучтенный вылов судака, по экспертной оценке, только исходя из соотношения официального вылова и площадей РЛУ, пользователи которых не имеют квот на вылов судака, может составлять не менее 7 т, при этом фактические объемы неучтенного изъятия рыбы на водоеме могут быть значительно выше.

4. Сопоставление объемов вылова и размеров рыб, вылавливаемых рыбаками-любителями, показывает, что нормы разрешенного вылова рыбы в сутки (5 кг) и промысловая мера зачастую не соблюдаются. Поэтому также необходимо усиление контроля органов рыбоохраны за уловами рыболовов-любителей.

5. Для сохранения и увеличения численности промыслового запаса в условиях интенсивной промысловой нагрузки на Камском водохранилище необходимо увеличить объемы зарыбления водоема молодью судака, выпускаемой в рамках мероприятий направленных на компенсацию вреда причиненного водным биоресурсам субъектами водопользования до уровня, установленного рекомендаций ФГБНУ «ВНИРО» по ежегодным планам искусственного воспроизводства водных биоресурсов в Камское водохранилище – 0,24 млн. экз. (Рассмотрение ..., 2025). Наименьшие объемы зарыбления наблюдались в последние годы, когда выпуск молоди составлял от 791 экз. в 2023 г. до 14,8 тыс. штук в 2022 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возрастной состав выборок судака Камского водохранилища в сетных уловах за период наблюдений 2018–2024 гг. характеризовался широким диапазоном и был представлен рыбами в возрасте от 0+ до 16+ лет. Основу сетных уловов формировали рыбы в возрасте 4–7+ (66,3% численности). На рыб возрастов 8–8+ и старше приходится 11,7% численности улова.

Для Камского водохранилища характерна географическая изменчивость линейного и весового роста судака, а также сроков его полового созревания. Наибольшим темпом линейного и весового роста характеризуются рыбы из нижней части водохранилища, наименьшим – рыбы из верхнего района. Высокие темпы линейного роста рыб из нижнего района водохранилища связаны с лучшими условиями его нагула, прежде всего с более высокой концентрацией тюльки, которая является основным объектом питания для большинства размерных групп судака. Лучшие условия нагула судака в нижней части водоема подтверждаются также большими значениями коэффициента относительной упитанности (Kn).

Темпы линейного роста судака младших возрастных групп в современный период превышают аналогичные значения 1968 и 1986 гг. Основной причиной этого может быть улучшение условий нагула рыб в настоящее время, связанное с изменением спектра питания судака и доминированием в питании тюльки, относительная биомасса которой в желудках судака максимальна для рыб длиной до 30 см. Линейный рост старших возрастных групп судака в настоящее время соответствует значениям 1986 г. (Коняев, Костицын, 2001). В сравнении с популяциями вида из водоемов южных широт, водохранилищ Волго-Камского каскада и отдельными водоемами северо-запада Европы судак Камского водохранилища характеризуется самым низким темпом линейного роста.

Анализ половой изменчивости линейного роста показал, что линейный рост самок судака Камского водохранилища в среднем превышает рост самцов.

Половозрелость рыб в нижней части водохранилища наступает быстрее и при меньших размерах, чем в его верхней части. Начало полового созревания самцов судака в нижнем районе наступает в возрасте 4-х лет, самок – в возрасте 5-ти лет. На всех станциях самцы судака до возраста 7+ численно преобладают над самками. Сроки

полового созревания рыб в современный период не отличаются от сроков полового созревания судака в начале 70-х годов прошлого века (Зиновьев, Соловьева, 1975а).

Показатели плодовитости судака Камского водохранилища не выходят за рамки популяционных значений, описанных для вида. *ИАП* колеблется в зависимости от размеров и возраста от 60,7 до 1 184,1 тысяч икринок. *ОП* варьировала от 87,3 до 313,1 икр./г. С увеличением линейных размеров, массы и возраста рыб показатели *ИАП* и *ОП* достоверно увеличиваются. Максимальные значения *ИАП* и *ОП* были отмечены у рыб 6–8 годовалого возраста. Рост показателей *АП* происходит на протяжении всей жизни, тогда как увеличение показателей *ОП*, а также *ГСИ*, наблюдалось до 11-летнего возраста включительно при длине рыб 55–60 см, что может являться следствием снижения генеративного обмена относительно соматического у наиболее старшевозрастных особей.

Состав питания судака Камского водохранилища в современный период отличается от ретроспективных данных и представлен 12-ю видами рыб. Доли ерша и окуня в питании судака, в период 1960–1998 гг. составлявших от 68,3 до 95,0% (Бривкальн, 1975; Костицын, 2005), в 2022–2024 гг. составляли от 11,2% до 17,4%. Доминирующим видом по численности на протяжении всех рассматриваемых периодов, за исключением октября 2023 г., и во всех размерных группах судака являлась тюлька. Вторым по значимости компонентом питания является ерш. Доля встречаемости тюльки в желудках последовательно снижается от младших размерных групп судака к старшим. Доля массы тюльки (W_i , %) в питании судака максимальна у рыб длиной 10,1–20 см (66,7%) и рыб длиной 20,1–30 см (47,4%). Спектр питания старших размерных групп судака $SL \geq 50,1$ см смещается на леща и крупных кормовых объектов, представленных в желудках единичными экземплярами, но имеющими высокую массу.

Минимальная биомасса промыслового запаса судака наблюдалась в 2009 г. (156 т). Значения биомассы и численности промыслового запаса судака в 2023–2025 гг. являются максимальными за последние десятилетия (512–690 т). Рост промыслового запаса судака в последние десятилетия обусловил высокие уловы вида, которые в 2024 и 2025 г. достигли максимума с момента существования водохранилища, составив 61 и 63 т, соответственно. Ведущим фактором роста промысловых запасов судака в последние десятилетия могут являться климатические изменения и связанные с этим улучшения условий нагула вида, обусловленные ростом численности тюльки в водоеме.

Анализ неучтенного изъятия судака на промысле в 2015–2017 гг. выявил, что объемы возможного неучтенного изъятия вида могли в 2–4 раза превышать данные официальной рыбопромысловой статистики. Рост официального освоения вида показывает, что объемы ННН вылова судака на промысле значительно снизились, в сравнении с периодом 2015–2019 гг. В настоящее время неучтенное освоение водных биоресурсов на водоеме связано, прежде всего, с отсутствием квот у пользователей на вылов видов рыб, в отношении которых устанавливаются ОДУ. Снижение браконьерского вылова связано с усилением работы органов рыбоохраны и ужесточением законодательства. Вместе с тем, по экспертной оценке, объемы возможного неучтенного вылова судака на водоеме этими субъектами промысловства в 2024 г. могли составлять не менее 7 т, а объемы браконьерского сетного лова судака на водоеме в настоящее время оцениваются на уровне 5–10 т.

Значительные объемы рыбы осваиваются рыболовами-любителями, их вылов судака, по экспертной оценке, в настоящее время может превышать 40 т, что близко к объемам промышленного освоения вида. Суммарная нагрузка ННН-промысла и любительского рыболовства на популяцию судака может составлять до 50 т и более.

Анализ биологических показателей судака Камского водохранилища показал, что промысловая мера, равная 40 см, биологически обоснована и соответствует возрасту массового полового созревания рыб, приходящегося в Камском водохранилище на возраст 5+–6+, и близка к возрасту кульминации биомассы промыслового запаса, рассчитанной с использованием мгновенного коэффициента естественной смертности (Рихтер, Ефанов, 1977).

ВЫВОДЫ

1. Возрастной состав судака в уловах представлен рыбами возрастов 0+–16+ лет. Наибольшим темпом линейного роста и более ранними сроками полового созревания, наступающего при меньшей длине тела, характеризуются рыбы из нижнего района Камского водохранилища. В верхнем районе водоема судак характеризуется наименьшим темпом линейного роста и более длительными сроками полового созревания, наступающего при большей длине и возрасте рыб.

Абсолютная плодовитость судака Камского водохранилища колеблется в интервале 60,7–1184,1 тыс. икринок, относительная – от 87,3–313,1 икр./г.

Исследование питания судака показало, что тюлька в настоящее время является доминирующим по численности видом во всех размерных группах. Наибольшая доля массы тюльки в питании судака наблюдается у рыб длиной 10,1–30 см. Видовое соотношение рыб в спектре питания судака в современный период значительно отличается от ретроспективных данных.

2. Минимальная биомасса промыслового запаса судака в первой четверти XXI века наблюдалась в 2009 г. (156 т). В последние десятилетия на водоеме наблюдается рост численности и биомассы запаса вида (до 690 т), что обусловило максимальные объемы официального освоения судака за весь период существования водохранилища.

3. Анализ промысловых уловов в 2015–2017 гг. показал, что объемы неучтенного изъятия судака на промысле в первой четверти XXI века могли в 2–4 раза превышать данные официальной рыбопромысловой статистики. В настоящее время освоение судака ННН-промыслом ежегодно может составлять 5–10 т, освоение любительским рыболовством – около 40 т.

4. Анализ темпов роста и полового созревания судака показал, что установленная для судака Камского водохранилища промысловая мера, равная 40 см, биологически обоснована и соответствует возрасту массового полового созревания рыб в водоеме. Максимальные значения промысловой биомассы, приуроченные к возрасту 4–5+ также соответствует установленной промысловой мере.

5. В целях рационального промысла судака предложены следующие рекомендации, выполнение которых позволит минимизировать изъятие рыб непромыслового размера, что приведет к росту промыслового запаса вида на водоеме:

- ограничение максимального размера (шага) ячеи для вылова мелкочастиковых видов с шагом ячеи не более 45 мм и установление запрета для использования на водоеме ставных сетей с шагом ячеи 50 и 55 мм;
- популяризации среди рыболовов-любителей принципа «поймал – отпусти»;
- усиление контроля со стороны органов рыбоохраны за субъектами промысла в части контроля величины прилова рыб и любительским рыболовством в части превышения суточной нормы разрешенного вылова (5 кг.);
- ежегодное зарыбление Камского водохранилища молодь судака рекомендуется проводить в объеме равном 0,24 млн. экз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анохина О.К., Шакирова Ф.М., Смирнов А.А., Валиева Г.Д., Сафиуллин Р.Р. Динамика запасов и биологические показатели основных промысловых видов рыб Нижнекамского водохранилища в 2001–2021 гг. и их освоение промыслом // Вопросы рыболовства. – 2023. – Т. 24. №3. – С. 120–140.
2. Антонова Е.Л. Питание молоди судака Камского водохранилища // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала: Межвуз. сб. научн. тр. – 1988. – С. 142–145.
3. Артаев О.Н., Ермаков О.А., Вехов Д.А., Коновалов А.Ф., Лёвина М.А., Поздеев И. В., Ручин А. Б., Алюшин И.В., Ильин В.Ю., Лёвин Б.А. // Генетический скрининг распространения *Rutilus rutilus* и *R. lacustris* (Cyprinidae) в зоне обширного вторичного контакта (бассейн р. Волги). Биология внутренних вод. – 2021. – №2. – С. 189–190.
4. Бабаян В.К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Москва, 2000. – 192 с.
5. Биоресурсы Онежского озера. – Петрозаводск: Изд-во Карельский научный центр РАН. – 2008. – 272 с.
6. Бакланов М.А. Состав ихтиофауны реки Яйвы в зоне месторождения калийных солей // Эколого-экономические проблемы освоения минерально-сырьевых ресурсов. Тезисы докладов международной научной конференции, Пермь. – 2005. – С. 151–152.
7. Балабанова З.М. Фазы трофии Камского водохранилища // Научно-технический бюллетень ГосНИОРХ. – 1962. – №16. – С. 3–4.
8. Бархалов Р.М., Рамазанова Д. М., Хлопкова М.В., Мирзаханов М.К. К изучению биологии судака (*Sander lucioperca*) в изменившихся экологических условиях северной части Аграханского залива Каспийского моря // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2024. – № 1. – С. 118–125.
9. Беляева П.Г. Пространственно-временные изменения фитопланктона Камского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. – 2015. – Т. 17. №4. – С. 733–738.

10. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – Ч.3. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – С. 1010–1029.
11. Богущкая Н.Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. – М., 2004. – 392 с.
12. Бойко Е.Г., Козлитина С.В., Кукарина Л.В. Плодовитость как показатель условий обитания Азовского судака // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. (ВНИРО). – 1978. –Т. 131. – С. 83.
13. Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Зуянов Е.А., Шитова С.В. Акклиматизация судака *Stizostedion lucioperca* и включение его в систему пищевых отношений озера Воже // Вопросы ихтиологии. – 1995. – Том 35, № 3. – С. 374–387.
14. Бражник С.Ю., Быков А.Д., Скакун В.А. Рыбохозяйственное значение судака в промышленном рыболовстве на пресноводных водоемах России в 2014-2023 гг. // Рыбохозяйственная наука в XXI веке: ключевые направления развития. III Международная научно-практическая конференция и V Школа молодых ученых и специалистов. Москва. – 2025. – С. 67-72.
15. Бривкальн М.А. К элективности питания судака Камского водохранилища // Биологические ресурсы Камских водохранилищ, Пермь: ПГУ. – 1975. – Вып. 1.– С. 27–34.
16. Букирев А.И., Козьмин Ю.А., Соловьева Н.С. Рыбы и рыбный промысел Средней Камы // Известия Естественного-научного института при Пермском государственном университете им. А. М. Горького. – 1959. – 14(3). – С. 17–53.
17. Букирев А.И., Соловьева Н.С. Рыбы и рыбный промысел Сылвенского залива Камского водохранилища // Материалы/Уральский филиал АН СССР. Перм. правл. НТОЭП. Перм. гос. ун-т. При участии Совета по проблемам водного хозяйства АН СССР. Совещание по вопросам эксплуатации Камского водохранилища. Пермь. – 1959. 23 С.
18. Быков А.Д. Судак в водоемах центральной России // Вопросы рыболовства, 2023. – Т. 24. – №3. – С. 37–54.
19. Быков А.Д., Бражник С.Ю., Боркичев В.С. Динамика промышленного вылова рыбы во внутренних водоёмах России за 2014–2023 гг. // Труды ВНИРО. – 2024. – Т. 196. – С. 74–106.

20. Визер А.М., Дорогин М.А. Питание и рост молоди судака Новосибирского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования. Казань. – 2016. – С. 215–220.
21. Герасимов Ю.В., Соломатин Ю.И., Базаров М.И., Лапшин О.М., Цветков А.И. Влияние потепления климата на популяционные показатели рыб водоемов верхней Волги // Биология внутренних вод. – 2024. – том 17. – № 4. – С. 587–603.
22. Герасимов Ю.В., Стрельникова А.С. Особенности питания сеголеток судака *Sander lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища в разные годы // Вопр. ихтиологии. – 2016. – Т. 56. № 3. – С. 297–303.
23. Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. – 2013. – Т. 53. № 1. – С. 57–68.
24. Гольдин В.М. Очерк изучения промышленного загрязнения Средней Камы и Камского водохранилища // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь. – 1980. – С. 153–164
25. Гольдин В.М., Соловьева Н. С. О влиянии промышленного загрязнения на рыб верхней части Камского водохранилища // Основы рационального использования рыбных ресурсов камских водохранилищ. Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1978. – С. 13–29.
26. Горбенко Е.В., Дахно Л.Г., Павлюк А.А., Сергеева С.Г. Состояние производителей судака и тарани и обеспеченность ими нерестово-выростных хозяйств пойменного типа Краснодарского края // Тр. АзНИИРХ. – 2019. – Т. 2. – С. 201.
27. Гостев С.Н., Козловский, С.В. К вопросу о роли тюльки в питании судака Куйбышевского водохранилища // Биология внутр. вод. – 1986. – № 69. – С. 33–36.
28. Двинских С.А., Китаев А. Б. Гидрология камских водохранилищ // Монография: Перм. гос. ун-т. – Пермь. – 2008. – 266 с.
29. Двинских С.А., Китаев А. Б. Особенности формирования химического состава поверхностных вод гумидной зоны (на примере Пермского края) // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. – 2011. – №5. – С. 29–34.

30. Денисенко О.С. Ретроспективный анализ и современное состояние запасов и промысла судака (*Stizostedion lucioperca* (L.) в Азовских лиманах Краснодарского края // Научный журнал КубГАУ. 2017. – 130. – С. 335–347.
31. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2022 г. Москва. – 2023. – 104 с.
32. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2012 году – Пермь, 2013. – 232 с.
33. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2013 году» – Пермь, 2014. – 264 с.
34. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2014 году» – Пермь, 2015. – 268 с.
35. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2015 году» – Пермь, 2016. – 202 с.
36. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2019 году» – Пермь, 2020. – 285 с.
37. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2020 году» – Пермь, 2021. – 285 с.
38. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2021 году» – Пермь, 2022а. – 292 с.
39. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2022 году» – Пермь, 2022б. – 234 с.
40. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2023 году» – Пермь, 2023. – 222 с.
41. Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2024 году» – Пермь, 2024. – 236 с.
42. Дубова Т.В., Соловьева Н.С. Формирование ихтиофауны Камских водохранилищ // Ученые записки ПГУ. – 1965. – С 5–22.
43. Ельченкова О.Н. Анализ наблюдений за ходом нереста в Иньвенском заливе Камского водохранилища // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы научно-практической конференции. Пермь. – 2008а. – С. 27–31.

44. Ельченкова О.Н. К вопросу об использовании ставных сетей ячейёй 60 мм на Камском водохранилище // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы научно-практической конференции. Пермь. – 2008б. – С. 31–35.
45. Ельченкова О.Н., Светлакова Э.И. Состояние рыбного промысла на водоемах Пермской области в 2000 г. // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы научно-практической конференции. Пермь. – 2001. – С. 36–39.
46. Жуков П.И. Рыбы Белоруссии. – Минск. – 1963. – 415 с.
47. Загора Л.П. Питание молоди рыб на мелководьях Волгоградского водохранилища // Изв. Саратовского отд. ГосНИОРХ. – 1974. – Т. 14. – С. 38–47.
48. Зиновьев Е.А. О программе мониторинга редких видов рыб Пермского Прикамья и его первых итогах // Вестник Пермского Университета. Биология. – 2004. – Вып. 2. – С. 127–129.
49. Зиновьев Е. А., Соловьева Н.С. О формировании стада и биологии судака Камского водохранилища // Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та. – 1975а. – Вып. 1. – С. 27.
50. Зиновьев Е.А., Соловьева Н.С. Этапы формирования ихтиофауны Камского водохранилища // Материалы Всесоюзной научной конференции по проблеме комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна Волги. Пермь. – 1975б. – Вып. 3. – С. 114–115.
51. Зиновьева С.Н. О нересте рыб Камского водохранилища в районе г. Добрянки // Биология водоемов Западного Урала: Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1985. – С. 60–65.
52. Зыков Л.А., Иванов В.П. Эколого-географическая изменчивость роста судака *Lucioperca lucioperca* (L.) в границах ареала // Вестник АГТУ. – 2008. – № 3(44). – С. 26.
53. Иванова М.Н. Свирская А.Н., Базаров М.И. Взаимоотношение хищник-жертва на примере судака *Sander lucioperca* и тюльки *Clupeonella cultriventris* Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Вопросы ихтиологии. – 2020. – Т. 60. № 5. – С. 572–583.

54. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Элементарная биометрия. – Петрозаводск: Изд-во Петр. гос. ун-та, 2013. – 110 с.
55. Интересова Е.А., Сукнев Д.Л., Шаталин В.А., Морозко А.В., Кабиев Т.А., Дорогин М.А., Цапенков А.В. Возраст и рост обыкновенного судака *Sander lucioperca* в разнотипных водоемах юга Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. – № 67. – С. 88–101.
56. Ислам А. Экологическая характеристика судака и берша в верхней части Куйбышевского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. – Казань, 2004. – 26 с.
57. Истомина А.М. Современное состояние макрозообентоса Камского и Воткинского водохранилищ // Вестник Пермского университета. Биология. Пермь. – 2017. – Вып. 3. – С. 279–287.
58. Истомина А.М. Макрозообентос Камского и Воткинского водохранилищ в 2000–2023 гг. // Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию создания "ГосНИОРХ" им. Л.С. Берга». Москва. – 2024. – С. 199–203.
59. Казаринов С.Н., Комарова Л.В., Поносов С.В., Мерзляков И.Н., Михеев П.Б. Расчет неучтенного вылова рыбы на примере судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край) // Современные проблемы водохранилищ и их сборов. Труды IX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Пермь. – 2023а. – С. 195–198.
60. Казаринов С.Н., Комарова Л.В., Поносов С.В., Мерзляков И.Н., Михеев П.Б. Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край) // Журнал сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2023б. – Т. 16. №3. – С. 363–385.
61. Казаринов С.Н., Мерзляков И.Н., Комарова Л.В., Поносов С.В., Мельникова А.Г. Динамика запасов и уловов промысловых видов рыб Камского водохранилища // Вопросы рыболовства. – 2023в. – Т. 24. №3. – С. 161–171.
62. Казаринов С.Н., Мерзляков И.Н., Поносов С.В., Комарова Л.В. Видовой состав и особенности распределения ихтиофауны Камского водохранилища // Вестник Пермского университета. Биология. Пермь. – 2021. – Вып. 1. – С. 39–52.

63. Казаринов С.Н., Мерзлякова Л.В., Мерзляков И.Н., Каралаш А.А., Крайнев Е.Ю., Быков А.Д., Михеев П.Б. // Изменение питания судака *Sander lucioperca* (Percidae) Камского водохранилища в результате инвазии чужеродного вида – тюльки *Clupeonella cultriventris* (Ehiravidae) // Вопросы ихтиологии. – 2025. – Т. 65. № 4. – С. 465–478.
64. Казаринов С.Н., Михеев П.Б., Комарова Л.В., Поносов С.В. Оценка объёмов неучтённого промыслового и любительского вылова рыбы на внутренних водоёмах на примере Камского водохранилища (Пермский край) // Вопросы рыболовства. – 2023г. – Т. 24. №3. – С. 55–65.
65. Катаев Р.К., Вандышева В.В., Минин А.Е. Характеристика промышленного рыболовства и состояния запасов эксплуатируемых объектов водных биологических ресурсов на Чебоксарском водохранилище в период 2004–2021 гг. Вопросы рыболовства. 2023. – Т. 24. №3. – С. 195–212.
66. Китаев А.Б. Кислородный режим Камского и Воткинского водохранилищ в условиях современной техногенной нагрузки // Фундаментальные исследования. 2009. – №5. – С. 28–29.
67. Китаев А.Б. Оценка химического состава воды верхней части Камского водохранилища в связи с обустройством поисково-разведочных скважин // Географический вестник. – 2012. – 1 (20). – С. 55–60.
68. Китаев, А.Б., Двинских, С.А. Внутригодовая динамика биогенных веществ в Камских водохранилищах / А. Б. Китаев, С. А. Двинских // Географический вестник. – 2016. – 1 (36). – С. 87–94.
69. Китаев А.Б., Рочев А.В. Гидрохимический режим приплотинной части Камского водохранилища / А. Б. Китаев, А. В. Рочев // Географический вестник. Изд. ПГУ. – 2008. – №2 (8). – С. 123–138.
70. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. – Петрозаводск. – 2007. – 395 с.
71. Кияшко В.И., Карабанов Д. П., Яковлев В. Н., Слынько Ю. В. Становление и развитие черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52. № 5. – С. 571–580.

72. Коваленко Е.О. Морфобиологическая характеристика судака (*Sander lucioperca* L.) и его роль в экосистеме Краснодарского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06. – Краснодар. 2015. – 133 с.
73. Коваленко Е.О., Пашинова Н.Г., Москул Г.А., Скляр В.Я. Половое созревание, плодовитость и эффективность естественного воспроизводства судака (*Sander lucioperca*, Linnaeus, 1758) Краснодарского водохранилища // Рыбн. хоз-во. – 2012. – № 1. – С. 63.
74. Колегова Е.Л. К оценке рыбных ресурсов и оптимизации их использования в Сылвенском заливе Камского водохранилища // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы научно-практической конференции. Пермь. – 2001. – С. 63–67.
75. Коновалов А.Ф. Многолетняя динамика уловов, численности и биомассы популяции судака (*Sander lucioperca* L.) Белого озера // Вестник Астраханского государственного технического университета. серия: Рыбное хозяйство. – 2019. – №1. – С. 59–66.
76. Коновалов А.Ф. Роль судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в экосистемах крупных озер Вологодской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06. Петрозаводск, 2004. – 27 С.
77. Коновалов А.Ф., Борисов М.Я, Тропин Н.Ю, Угрюмова Е.В, Игнашев А.А., Непоротовский С.А., Попета Е.С., Шилова А.Е., Думнич Н.В. Современное состояние рыболовства на водоемах Вологодской области и его влияние на промысловые запасы водных биоресурсов // Трансформация экосистем. – 2023. – Т.6. – №22. – С. 5–32.
78. Коняев В.П., Костицын В.Г. К биологии хищных рыб Камского водохранилища // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование: Материалы научно-практической конференции. Пермь. – 2001. – С. 67–71.
79. Королев А.Е. Научные тетради “Биологические особенности судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) на ранних этапах онтогенеза”. СПб.: ГосНИОРХ. – 1999. – Вып. 7. – С. 35.
80. Костицын В.Г. 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. – 2001. – С. 73–77.
81. Костицын В.Г. Концепция регулирования рыболовства на водоемах Камско-Уральского региона // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы научно-практической конференции. Пермь. – 2001. – С. 77–80.
 82. Костицын В.Г. Исследование трофической структуры ихтиоценоза Камского водохранилища // Вестник Пермского Университета. Биология. – 2005. – Вып. 6. – С. 137–144.
 83. Костицын В.Г. Рыбные ресурсы Западного Урала и использование их на современном этапе // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы научно-практической конференции. Пермь. – 2013. – С. 20–29.
 84. Кравцов М.В., Таразанов В.И. Биологическая характеристика судака *Stizostedion lucioperca* из оз. Ханка // Тез. докл. конф. молодых ученых “Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. – 1999. – С. 55.
 85. Красная книга Пермского края / под общ. ред. М.А. Бакланова. Пермь: Алдари. – 2018. – 232 с.
 86. Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-ое издание. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. – 1128 с.
 87. Кудерский Л.А. Биология судака Онежского озера // Сб. науч. трудов. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. – 1984. – Вып. 216. – С. 11.
 88. Кузнецов В.А. Эффективность размножения, размерно-возрастная структура и рост судака *Stizostedion lucioperca* в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища за время его существования // Вопр. рыболовства. – 2010. – Т. 11. № 1(41). – С. 89.
 89. Кузнецов В.А., Григорьев В.Н., Галанин И.Ф., Кузнецов В.В. Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* в верхней части Волжского плёса Куйбышевского водохранилища. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – 14(1-8). – С. 1894–1897.

90. Кузьмина Ю.В., Некрасов Е.И., Лесникова Т.В. Наблюдения за нерестом рыб на Камском водохранилище в 2011 году // Биология и экология рыб Прикамья. – 2011. – Вып. 3. – С. 112–118.
91. Лакин Г.Ф. Биометрия / Москва: Высш. Школа, 1980. 293 с.
92. Лапицкий И.И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгоградского отд. ГосНИОРХ. – 1970. – Т.4. – 279 с.
93. Лаптева А.К., Шишкин М.А., Масленникова И.Л. Гидрохимическая и токсикологическая характеристика водной экосистемы Чусовского водозабора города Перми // Вестник Пермского научного центра. 2014. №3. С. 4-17.
94. Левашина Н.В. Промыслово-биологическая характеристика популяции судака *Sander lucioperca* дельты Волги в современный период // Вопросы рыболовства. – 2018. – 19(3). – С. 343–353.
95. Леонов А.Г., Мохов Г.М., Тесля А.Я. Биологическая и промысловая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) южной части Ладожского озера в начале XXI века // Рыбное хозяйство. – 2017. – №5. – С. 71-77.
96. Леонтьев С.Ю., Пьянова С.В., Ульченко В.А., Камшуков С.В. Методические аспекты оценки масштабов ННН-промысла во внутренних водоёмах на примере отдельных регионов России // Труды ВНИРО. – 2023 г. – Т. 192. – С. 139–151.
97. Лепихин А.П., Любимова Т.П., Паршакова Я.Н., Ляхин Ю.С., Богомоллов А. В. Особенности численного моделирования плотностных стратификационных эффектов в динамике крупных водохранилищ // Водное хозяйство России. – 2016. – №4. – С. 32–46
98. Малкин Е.М. 1999. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб. М.: Изд-во ВНИРО. – 1999. – 146 с.
99. Матарзин Ю.М., Мацкевич И.К. Вопросы морфометрии и районирования водохранилищ // Вопросы формирования водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. – Пермь. – 1970. – Вып. 1. – С. 92–111.
100. Матарзин Ю.М., Мацкевич И.К. Особенности морфометрии и гидрографии // Актуальные вопросы гидрологии и гидрохимии Камского водохранилища. – Пермь. – 2004. – С. 47-59.

101. Матарзин Ю.М., Сорокина Н.Б. Формирование мелководий камских водохранилищ // Вопросы формирования водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. – Пермь. – 1970. – Вып. 1. – С. 46–64.
102. Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы (ОДУ) водных биологических ресурсов на 2019 год в основных водных объектах рыбохозяйственного значения Пермского края и Удмуртском секторе Воткинского водохранилища, включая оценку воздействия на окружающую природную среду намечаемой хозяйственной деятельностью и экологическое обоснование ее реализации // – Пермь. – 2018. – 258 С.
103. Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы (ОДУ) водных биологических ресурсов на 2026 год в основных водных объектах рыбохозяйственного значения Пермского края и Удмуртском секторе Воткинского водохранилища (включая оценку воздействия на окружающую среду) // – Пермь. – 2025. – 260 С.
104. Мейен В. А. Инструкция по определению пола и степени зрелости половых продуктов у рыб. Изд. Пищепромиздат. Москва, 1938. – 24 С.
105. Мельников А. В. Мельников В. Н., Гребенщиков Ю. Б. Некоторые результаты изучения селективности сетных орудий лова // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – 2014. – №1. – С. 29–34.
106. Мельникова А. Г., Костицын В. Г., Коняев В. П. Истомин С. Г. Современное состояние ихтиофауны Камского и Воткинского водохранилищ и особенности ее промысловой эксплуатации // Современное состояние, проблемы охраны и рациональное использование биоресурсов пресноводных водоемов. СПб.: Сб. науч. тр. Пермск. отд. ГосНИОРХ. – 2007. – Т. IV. – С. 3.
107. Мельникова Е. Б., Кузьминова Н. С. Влияние температурного фактора на межгодовую динамику гонадосоматического индекса у средиземноморской ставриды (*Trachurus mediterraneus*) в прибрежных водах Крыма // Уч. зап. Крым. федер. ун-та им. В.И. Вернадского. – 2020. – Т. 6(72). № 1. – С. 97.
108. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. – 254 с.
109. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Москва, Наука, 1976. – 291 с.

110. Минин А. Е. Формирование рыбных запасов и перспективы развития промысла на Чебоксарском водохранилище. Автореф. дис. ... канд. биол. Наук: 03.02.06. – Калининград, 2012. – 24 с.
111. Минин А. Е., Катаев Р. К., Постнов Д. И. Характеристика и динамика запасов основных промысловых видов рыб, их освоение и перспективы вылова на Горьковском водохранилище // Вопросы рыболовства, 2023. – Т. 24. №3. – С. 141–160.
112. Михалев В. В., Мацкевич И. К. Современная морфометрия Камского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. – 2010. – 3. – С. 4–18.
113. Михеев П. Б., Лесникова Т. В. Любительское рыболовство на Камском водохранилище (Пермский край). Современное состояние водных биоресурсов. Материалы 3-й международной конференции. Пермь. – 2014. – С. 127–128.
114. Михеева О. И., Михеев П. Б., Мельникова А. Г., Казаринов С. Н., Петренко Н. Г., Ельченкова О. Н. Мероприятия по компенсации ущерба водным биоресурсам от хозяйственной деятельности человека и оценка их эффективности на примере стерляди *Acipenser ruthenus*, выпускаемой в Камское водохранилище // Современное состояние водных биоресурсов. Материалы v-ой международной конференции. – 2019. – С. 229–232.
115. Негоновская И. Т. О причинах неудовлетворительного состояния запасов судака Псковско-Чудского озера // Вопр. Ихтиологии. – 1972. – Т.12. Вып. 3 (74). – С. 125–129
116. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 1974. – 447 с.
117. Остроумов Н. А., Костарев Г. Ф. К вопросу формирования рыбного стада в Пермском водохранилище // Рыбное хозяйство Камы. Пермь. – 1959. Т. XIV. Вып. 3. С. 9–17.
118. Оценить состояние запасов водных биологических ресурсов, разработать рекомендации по их рациональному использованию, подготовить материалы, обосновывающие объемы ОДУ и возможного вылова на 2011 г. в пресноводных

- водоемах Европейской части России // Отчет о научно-исследовательской работе. Пермь, 2010. – 153 с.
119. Оценить состояние запасов водных биологических ресурсов, разработать рекомендации по их рациональному использованию, прогнозы ОДУ и возможного вылова на 2015 г. в пресноводных водных объектах зоны ответственности ФГБНУ «ГОСНИОРХ // Отчет о научно-исследовательской работе. Пермь, 2014. – 169 с.
 120. Павлов С. Д., Габаев Д. Д. Куршский судак на краю света // Рыбное хоз-во. –2012. – № 2. – С. 85.
 121. Перминов Г. Г. Плодовитость судака Верхне-Уральского водохранилища // Рыбохозяйственное изучение водоемов. – 1975 – № 15. – С. 60.
 122. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб во внутренних водоемах: Моногр. – М.: Агропромиздат, 1988. – 224 с.
 123. Поддубный А. Г., Халько В. В. Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. – 208 с.
 124. Подойницын Д. А. Эколого-биологическая оценка состояния популяции судака обыкновенного (*Sander lucioperca* L.) в условиях антропогенного преобразования Азово-Кубанского бассейна: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 – Ростов-на Дону, 2010. – 22 с.
 125. Попов П. А. Формирование ихтиоценозов и экология промысловых рыб водохранилищ Сибири. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2010. – 216 с.
 126. Попова Т. А., Костарев Г. Ф. Первые результаты мечения рыб в Камском водохранилище // Биологические ресурсы Камских водохранилищ, Пермь: ПГУ. – 1975. – Вып. 1.– С. 92–101.
 127. Постнов Д. И. Закономерности формирования и рациональное использование биологических ресурсов Горьковского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. Наук: 03.02.06. – Калининград, 2013. – 24 с.
 128. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 376 с.
 129. «Об утверждении Перечня особо ценных и ценных видов водных биологических ресурсов»: [Приказ Минсельхоза России от 23.10.2019 N 596 (ред. от 18.02.2020) (Зарегистрировано в Минюсте России 13.12.2019 N 56800)]. Москва, 2019.

130. «Об утверждении правил рыболовства для Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна»: [Приказ Минсельхоза России от 13.10.2022 N 695 (ред. от 11.03.2025) (Зарегистрировано в Минюсте России 29.11.2022 N 71185)]. Москва, 2022.
131. Пушкин Ю. А. О размножении рыб Камского водохранилища в районе Усть-Гаревой // Ихтиологическая и гидробиологическая характеристика Камских водохранилищ. Пермь. Ученые записки. – 1965. – №125. – С. 85–93.
132. Пушкин Ю. А. Оценка состояния промысловой ихтиофауны Камских водохранилищ // Основы рационального использования рыбных ресурсов Камских водохранилищ. Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1978. – С. 3–13.
133. Пушкин Ю. А. 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. – 1980. – С. 91–103.
134. Пушкин Ю. А. Обзор исследований по росту рыб Камских водохранилищ // Биология водоемов Западного Урала: Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1985. – С. 86–107.
135. Пушкин Ю.А. Обзор исследований по плодовитости рыб бассейна реки Камы // Сб. науч. тр. “Проблемы и перспективы рыбоводства и рыболовства в Пермской области”. – 1988. – Вып. 281. – С. 18.
136. Пушкин А. Ю. Рыбное хозяйство Западо-Уральского региона (бас. Р. Камы) // Биологические ресурсы Камских водохранилищ и их использование. Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1992. – С. 5–27.
137. Пушкин Ю. А., Антонова Е. Л. Тюлька *Clupeonella delicatula caspia morphatscharchalensis* (Borodin) как новый компонент ихтиофауны Камских водохранилищ // Тр. Перм. лаборатории ГосНИОРХ. – 1977. – Т.1. – С. 30–47.
138. Пушкин Ю. А., Зиновьев Е. А. Размерно-возрастная изменчивость внешнеморфологических признаков хищных рыб камских водохранилищ // Основы рационального использования рыбных ресурсов Камских водохранилищ: Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1975. – С. 35–52.
139. Пушкин Ю. А., Зиновьев Е. А. Оценка состояния промысловой ихтиофауны камских водохранилищ // Основы рационального использования рыбных ресурсов

- камских водохранилищ. Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1978. – С. 3–13.
140. Пушкин Ю. А., Зиновьева С. Н. Современное состояние сырьевых ресурсов и промысла на Камском водохранилище // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1986. – С. 3–11.
 141. Пушкина Н. П. К вопросу о численности и росте молоди рыб в Камском водохранилище // Ученые записки ПГУ №125. – 1965. С. 79-84.
 142. Пушкина Н. П. Об условиях воспроизводства рыб в Камском водохранилище // биология рыб бассейна Средней Камы. – №261. – 1971. С. 31-42.
 143. Пушкина Н. П. Особенности распределения молоди рыб в бассейне Камы // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Межвузовский сборник научных трудов. Пермь. – 1980. – С 111–119.
 144. Рабазанов Н. И., Бархалов Р. М., Бутаева А. К., Ашумова С. Г. 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. – 2017. – 32(2). С. 75–81.
 145. Рекомендации ФГБНУ «ВНИРО» по предельно допустимым объёмам выпуска водных биологических ресурсов в целях формирования ежегодных планов проведения мероприятий по искусственному воспроизводству водных биологических ресурсов в водных объектах Азово-Черноморского, Волжско-Каспийского, Восточно-Сибирского, Дальневосточного и Западно-Сибирского рыбохозяйственных: бассейнов в 2025 году (по материалам «АзНИИРХ», «ВНИИПРХ», «Госрыбцентр», отдела воспроизводства лососевых рыб ФГБНУ «ВНИРО») // Выписка (выдержка) из протокола заседания. 2025. – 9 С.
 146. Решетников Ю. С., Акимов Н. В., Попова О. А. Аномалии в системе воспроизводства рыб при антропогенном воздействии // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2000. – Т. 2. № 2. – С. 274.
 147. Рихтер В. А., Ефанов В. Н. Об одном из подходов к оценке естественной смертности рыбных популяций // Тр. АтлантНИРО. – 1977. – Вып. LXXIII. С. 77–85.
 148. Родионова Л. А. Питание основных видов рыб Камского водохранилища // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. – 1986. – С. 63–70.

149. Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Под. Ред. Герасимова Ю. В. Ярославль: Филигрань, 2015. – 418 с.
150. Рюкшиев А. А. Сравнительная экологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) в естественном ареале и водоемах вселения (на примере Карелии): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06. Петрозаводск, 2010. – 23 с.
151. Самойлов К. Ю. Структура популяции и фенетическое разнообразие судака *Sander lucioperca* (L.) Волго-Ахтубинской системы Нижней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06. Москва, 2017. – 27 с.
152. Сахаров В.А. Плодовитость судака *Stizostedion lucioperca* (L.) озера Ильмень // Сб. науч. тр. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. – 1985. – Вып. 237. – С. 91.
153. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ. № 2015611815 Российская Федерация. Fish Reader : № 2014663677 : заявл. 18.12.2014 : опубл. 06.02.2015 / В. В. Безматерных. EDN CRPMEV.
154. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ. № 2021618173 Российская Федерация. Fish Explorer: № 2021617448: заявл. 18.05.2021: опубл. 24.05.2021 / В. В. Безматерных. EDN НОВМFO.
155. Северов Ю. А. О дополнительных возможностях оценки показателей уловов рыболовов-любителей // Рыбное хозяйство. – 2017. – №1. – С. 44–46.
156. Семенченко Н. Н., Островская Е. В. Рост и биологическая характеристика обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) р. Амур // Известия ТИНРО. – 2020. – Т.200. Вып. 3. – С. 571–585.
157. Семенченко Н. Н., Подорожнюк Е. В. Обыкновенный судак *Sander lucioperca* (L.) р. Амур: результаты акклиматизации // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2014. – Вып. 6. – С. 611.
158. Семченко И. А. Биология судака Сылвенского залива Камского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири. – Новосибирск, 1972. – С. 273–274.
159. Соловьева Н. С. О плодовитости рыб Средней Камы // Ученые записки ПГУ. – 1965. – №125. – С. 95–99.
160. Соловьева Н. С., Зиновьев Е. А. Изменение ихтиофауны Средней Камы после зарегулирования стока // Биология рыб бассейна Средней Камы. – Пермь, 1971 – Вып. 2. – С. 3–30.

161. Соловьева Н. С., Зиновьев Е. А. Особенности формирования ихтиофауны и перспективы развития рыбного комплекса // Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Ученые записки ПГУ. – 1975. – №338. – С. 3–15.
162. Степанов М. В. Морфо-биологическая характеристика черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. канд. биол. Наук: 03.02.06. – Борок, 2011. – 23 с.
163. Степанов М. В., Кияшко В. И. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordmann)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2008. – № 4. – С. 86–89.
164. Степанов М. В., Терещенко В. Г. Пространственное распределение тюльки в предзимоважный период в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. – 2009. – № 1. – С. 86–90.
165. Тарасова Н. Г., Беляева П. Г. Фитопланктон различных участков Камского водохранилища в период летней межени. Известия Самарского научного центра Российской Академии наук. – 2022. – Т. 24. №5. – С 97–102.
166. Троицкая В. И. Ихтиофауна Камского водохранилища и некоторые черты её формирования в 1956–1959 гг. Тр. Уральского отд. ВНИОРХ. – 1961. – Т. 5. С. 176–194.
167. Тюрин П. В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. – 1972. – Т. 71. С. 71–128.
168. Усольцев Э. А. Материалы по морфометрии и возрастной изменчивости судака Камского водохранилища. Биология рыб бассейна средней Камы: Ученые записки ПГУ. Пермь. – 1969. – №195. – с. 31–40.
169. Фортунатова К. Р., Попова О. А. / Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 1973. – 298 с.
170. Целищева Е. М. Видовой состав и структура сообществ зоопланктона Камского водохранилища. Материалы III международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» с таксономическим тренингом для молодых ученых. Калининград. – 2018. – С. 213–216.

171. Целищева Е. М., Безматерных В. В. Особенности структуры и распределения летнего зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутренних вод. – 2025. – №1. – Том 18. – С. 61–77.
172. Целищева Е. М., Лазарева В. И. Многолетняя динамика зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутренних вод. – 2021. – №4. – С. 392–404.
173. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., Изд-во Акад. наук СССР, 1959. – 164 с.
174. Чучукало В. Н., Напазаков В. В. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. – 1999. – Т. 126. – С. 160–171.
175. Шайдулина А. А. Особенности уровня режима в районе переменного подпора Камского водохранилища // Географический вестник. – 2016. – 4(39). – С. 44–56.
176. Шакирова Ф. М., Анохина О. К., Смирнов А. А., Валиева Г. Д. Современная промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* Куйбышевского водохранилища // Вопр. рыболовства. – 2022. – Т. 23. № 3. – С. 91–99.
177. Шакирова Ф. М., Говоркова Л. К., Анохина О. К. Современное состояние Нижнекамского водохранилища и возможности рационального освоения его рыбных ресурсов // Известия Самарского научного центра Российской Академии наук. – 2013. – Т. 15. № 3 (1). – С. 518–527.
178. Шакирова Ф. М., Северов Ю. А., Латыпова В. З. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоема // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2015. – № 3. – С. 77–98.
179. Шакирова Ф. М., Северов Ю. А., Удачин С. А., Валиева Г. Д. Питание судака (*SANDER LUCIOPERCA* (L, 1758)) Центральной части Куйбышевского водохранилища в разные годы // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. – 2017. – Т. 19. № 5(2). – С. 346–354.
180. Шаповалов М.Е. Результаты интродукции судака *Sander lucioperca* в озере Ханка // Изв. ТИНРО. – 2018. – Т. 192. – С. 47–63.
181. Шашуловский В. А., Ермолин В. П. Состав ихтиофауны Волгоградского водохранилища // Вопросы ихтиологии. – 2005. – Т. 45, № 3. – С. 324–330.

182. Шилоносов Г. М., Селетков О. В., Сычев А. Л., Зиновьев Е. А. О нересте и плодовитости рыб в заливе Б. Туй Камского водохранилища // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала (вопросы рыбного хозяйства). Пермь. – 1986. – С. 155–159.
183. Яржомбек А. А. Рост рыб и возможный вылов // Труды ВНИРО. 2006. – С. 233–237.
184. Abdolmalaki S., Psuty I. The effects of stock enhancement of pikeperch (*Sander lucioperca*) in Iranian coastal waters of the Caspian Sea // ICES Journal of Marine Science, 2007, 64(5). P. 973–980.
185. Álvarez-Noriega M., White C.R., Kozłowski J. et al. Life history optimisation drives latitudinal gradients and responses to global change in marine fishes // PLoS Biol., 2023, V. 21. № 5. P. 19.
186. Andersson M., Degerman E., Persson J., Ragnarsson-Stabo H. Movements, recapture rate and length increment of tagged pikeperch (*Sander lucioperca*) – a basis for management in large lakes // Fisheries Management and Ecology, 2015, 22(6). P. 450–457.
187. Argillier C., Barral M., Irz P. Growth and diet of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in two french reservoirs // Arch. Pol. Fish., 2003, Vol. 11. Fasc. 1. P. 99–114.
188. Bagenal T.B. & Tesch F. W. Age and growth. In: T.B. Bagenal (ed.). Methods for assessment of fish production in fresh waters // Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1978. Pp. 101–136.
189. Balik U., Cubuk H., Ozkok, R. & Uysal R. Size composition, growth characteristics and stock analysis of the Pikeperch, *Sander lucioperca* (L. 1758), population in Lake İğirdir. Turk. J. Vet. Anim. Sci., 2004, 28. P. 715–722.
190. Bertalanffy L. von. Quantitative laws in metabolism and growth. – Quart Rey, Biol., 1957, 32 (3). P. 217–231.
191. Becer Z. Reproductive characteristics of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L., 1758)) in Egirdir Lake // Turkish J. of Zool, 1999 P. 919.
192. Bouamra A., Belaifa B., Chaoui L., Kara M. H., Arab A. Age and growth of pike perch *Sander lucioperca* (Percidae) in the Ghrib reservoir (Northwest Algeria) // Revue d'Ecologie, 2017, Vol. 72 (1). P. 83.

193. Bousseba M., Ferraj L., Ouahb S., Ouizgane A., Moujtahid A., Droussi M. and Hasnaou M. Food preferences of Pike Perch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in Morocco, 2020, E3S Web of Conferences 150, 0.
194. Chandler, M., See, L., Copas, K., Bonde, A. M. Z., López, B. C., Danielsen, F. Contribution of Citizen Science towards International Biodiversity Monitoring // Biol. Conservation 213, 2017, P. 280–294.
195. Collette B. B., Ali M. A., Hokanson K. E. F., Nagiec M., Smirnov S. A., Thorpe J. E., Weatherley A. H., Willemsen J. Biology of the percids. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1977, Vol. 34(10) P. 1890–1899.
196. Dekhkonova D. R. The ecological characteristics of pike perch (*Sander lucioperca*) in the East Arnasay water basin // Science and innovation, 2023, Vol. 2. № 1. P. 34–45
197. Enberg, K., Jørgensen, C., Dunlop E.S., Heino M., Dieckmann U. Implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery // Evolutionary applications, 2009. 2(3), P.394–414. doi:10.1111/j.1752-4571.2009.00078.x
198. Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations // Journal of Applied Ichthyology, 2006, 22(4). P. 241-253.
199. Gerasimov Y.V., Strel'nikova A.P. Specific features of feeding in underyearlings of zander (*Sander lucioperca*) (*Percidae*) of the Rybinsk reservoir in various years // J. Ichthyol, 2016, V. 56. P. 390–396.
200. Hahlbeck E., Müller H. Results of the investigations of pike-perch carried out in the German coastal waters of the Baltic Sea from 1992 to 2002 // Inf. Fischwirtsch. Fischereiforsch, 50, 2003. P. 71–80.
201. Harper D. G., Blake R. W. Energetics of piscivorous predator-prey interactions // J Theor Biol., 1988, V. 134. P. 59–76.
202. Hilborn R., Buratti C., Díaz Acuña E., et al. Recent trends in abundance and fishing pressure of agency-assessed small pelagic fish stocks // Fish and Fisheries., 2022, V. 23. P. 1313–1331.
203. Ilhan A. & Sari H.M. Length-weight relationships of fish species in Marmara Lake, west Anatolia, Turkey. Croa. J. Fish., 2015, V. 73. P. 30–32.
204. Im J., Kong D., Ghil S. 2016. Effects of water temperature on gonad development in the cold-water fish, Kumgang fat minnow *Rhynchocypris kumgangensis* // Cytologia. V. 81. № 3. P. 311. <https://doi.org/10.1508/cytologia.81.311>

205. Jakubavičiūtė E., Arula T., Dainys J., Audzijonyte A., Deweberc J. T., Gorfinea H. Status and future perspectives for pikeperch (*Sander lucioperca*) stocks in Europe // 2022. P. 1–44. <https://doi.org/10.1101/2022.12.20.521162>
206. Kamilov B., Mirzayev U. and Mustafayeva Z. Age and growth of pike-perch (*Sander lucioperca* (L.)) in Tudakul reservoir, Uzbekistan // International Journal of Fisheries and Aquatic Studies, 2017, 5(3). P. 361–364.
207. Keskinen T., Marjomäki T. J. Diet and prey size spectrum of pikeperch in lakes in central Finland // Journal of Fish Biology, 2004, V. 65. P. 1147–1153.
208. Kotakorpi M. S., Olin M., Ruuhijärvi J., Kulo K. & Lappalainen J. Movements of pikeperch (*Sander lucioperca*), roach (*Rutilus rutilus*) and bream (*Abramis brama*) in a boreal lake, Lake Vesijärvi, Finland // Fisheries Management and Ecology, 2023 <https://doi.org/10.1111/fme.12670>
209. Kuzminova N. S. The current state of juveniles of mass commercial fish species in the coastal zone of the Black Sea // Bulletin of Zaporizhzhya National University. 3, 2012.
210. Rudneva I. I., Kuzminova N. S., Dorokhova I. I. Age dynamics of some morphophysiological and biochemical parameters of the Black Sea horse mackerel *Trachurus mediterraneus* // Bulletin of St. Petersburg State University, 2014, 3, 1. P. 39–47.
211. Lappalainen J., Dorner H., Wysujack K. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) – a review // Ecol. Freshwater Fish., 2003, V. 12. № 2. P. 95.
212. Lehtonen H., Hansson S., Winkler H. Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area // Annales Zoologici Fennici, 1996, 33(3-4). P. 525–535.
213. Le Cren, E.D. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*) // J. Anim. Ecol., 1951, 20. P. 201–219.
214. McKinley, D. C., Miller-Rushing, A. J., Ballard, H. L., Bonney, R., Brown, H., Cook-Patton, S. C. Citizen Science Can Improve Conservation Science, Natural Resource Management, and Environmental protection // Biol. Conservation 208, 2017, P. 15–28.
215. M’Hetli M., Ben Khemis I., Hamza N., B. Turki and O. Turk. Allometric growth and reproductive biology traits of pikeperch *Sander lucioperca* at the southern edge of its range // J. Fish Biol., 2011, V. 78. № 2. P. 567–579.

216. Mikheev P.B., Kazarinov S.N., Melnikova A.G., Ponomov S.V., Petrenko N.G., Nikiforov A.I., Puzik A.Y., Elchenkova O.N. Artificial enhancement of sturgeon stock in freshwater reservoirs: a case study on sterlet *Acipenser ruthenus* of the Kama reservoir // Aquaculture and fisheries, 2024, V. 9. №2. P. 287–294.
217. Nagiec M. Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland // Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1977, 34(10). P. 1581–1585.
218. Nikolioudakis N., Palomera I., Machias A., Somarakis S. Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus* // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2011, V.437. P. 215–228.
219. Ozyurt C. E., Kiyaga V. B., Mavruk S., Akamka E. Spawning, maturity length and size selectivity for pikeperch (*Sander lucioperca*) in Seyhan Dam Lake // J. Animal and Veterinary Advances, 2011, V. 10. № 4. P. 545.
220. Ozyurt E. C., Mavruk E., Kiyaga V. B. Effects of predator size and gonad maturation on food preference and feeding intensity of *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) // Turkish J. Fish and Aquat. Sci., 2012, V. 12. № 2. P. 315.
221. Pinkas L. O., Iverson M. S., Ingrid L. K. Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito In California Waters // Fish Bulletin., 1971, V. 152. P. 1–105.
222. R Core Team. [Электронный ресурс]. – 2024. – Режим доступа: <https://www.r-project.org>
223. Sajeevan M., Kurup B. M. Evaluation of feeding indices of cobia *Rachycentron canadum* (Linnaeus, 1766) from northwest coast of India // Journal of the Marine Biological Association of India., 2013, V. 55(2). P. 5–10.
224. Scharf F. S., Juanes F., Rountree R. A. Predator size– prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2000, V. 208. P. 229– 248.
225. Svårdson G., Molin G. The impact of climate on Scandinavian populations of the *Sander*, *Stizostedion lucioperca* (L.) // Rep. of the Inst. of Freshwater Res. Drottningholm., 1973, V. 53. P. 112.
226. Trip L., Clements E. D., Raubenheimer K. D., Choat J. H. Temperature-related variation in growth rate, size, maturation and life span in a marine herbivorous fish over a latitudinal gradient // J. Anim. Ecol., 2014, V. 83. № 4. P. 866–875.

227. Vayghan A., Ghanbarzadeh M. Stock status and future perspectives for pikeperch, *Sander lucioperca* in Aras Dam Reservoir, Northwest Iran // Journal of Environmental Sciences, (2025): P. 1–11
228. Wysujack K., Kasprzak P., Laude U., Mehner T. Management of a pikeperch stock in a long-term biomanipulated stratified lake: efficient predation vs. low recruitment. Hydrobiologia, 2002, 479 (1-3). P. 169–180.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

(справочное)

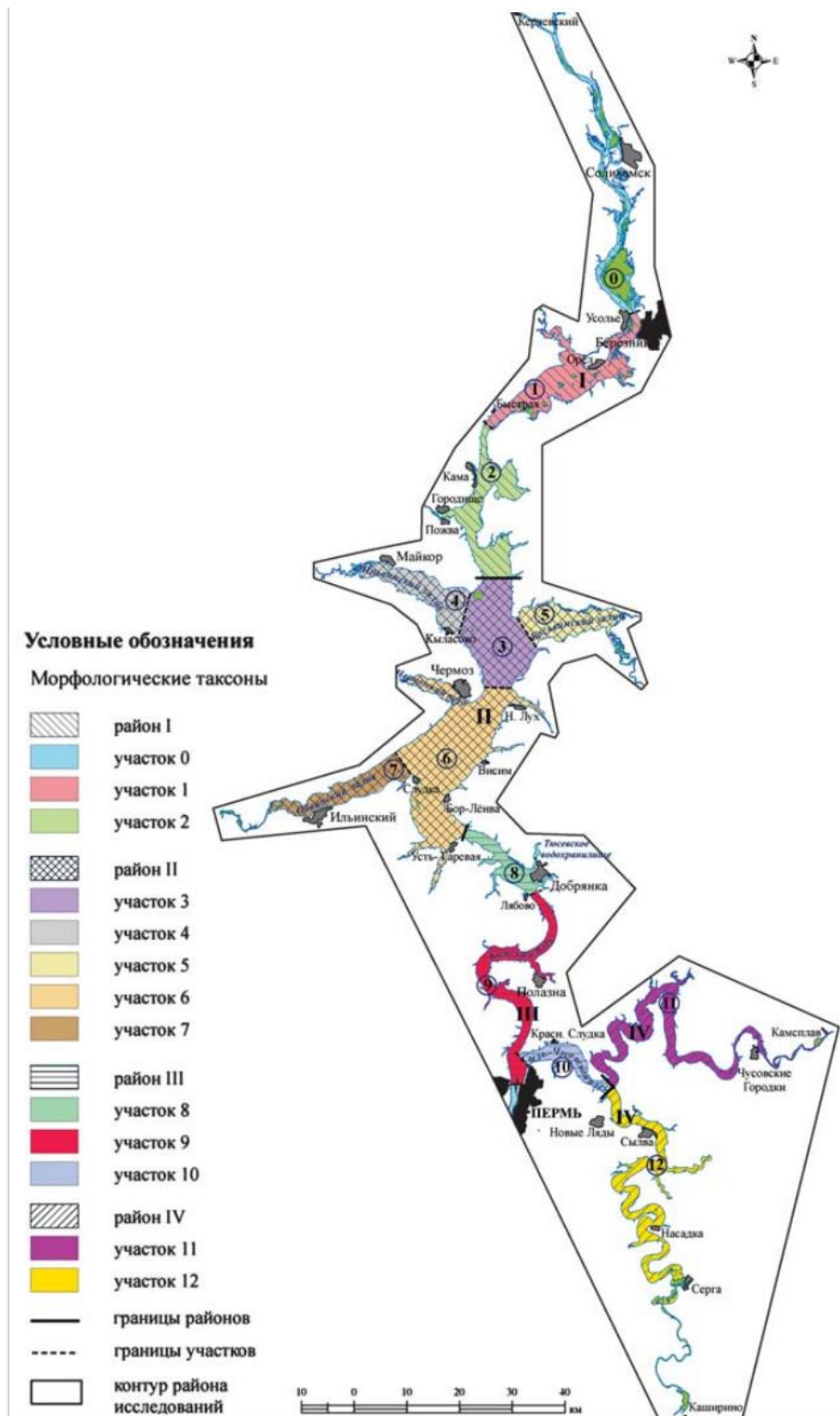


Рисунок А.1 – Схема гидролого-морфологического районирования Камского водохранилища (Михалев, Мацкевич, 2010).

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица Б.1 – Состав ихтиофауны бассейна Камского водохранилища

Отряды, семейства и виды рыб	Статус вида		Фаунистический комплекс
	встречаемость в водоеме	промысловое значение*	
отр. <i>Acipenseriformes</i> – осетрообразные			
сем. <i>Acipenseridae</i> – осетровые			
1. <i>Acipenser ruthenus</i> (Linnaeus, 1758) – стерлядь	обычен, занесен в Красные Книги ПК и РФ	–	Древний верхнетретичный равнинный
отр. <i>Clupeiformes</i> – сельдеобразные			
сем. <i>Clupeidae</i> – сельдевые			
2. <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840) – черноморско-азовская тюлька	обычен	–	Понто-каспийский морской
отр. <i>Salmoniformes</i> – лососеобразные			
п/отр. <i>Salmonoidei</i> – лососевидные			
сем. <i>Salmonidae</i> – лососевые			
3. <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1973) – таймень	Редок, занесен в Красные Книги ПК и РФ	–	Бореальный предгорный
сем. <i>Thymallidae</i> – хариусовые			
4. <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758) –европейский хариус	редок	–	Бореальный предгорный
отр. <i>Esocoiformes</i> – щукообразные			
сем. <i>Esocidae</i> – щуковые			
5. <i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенная щука	обычен	+++	Бореальный равнинный
отр. <i>Cypriniformes</i> – карпообразные			
сем. <i>Cyprinidae</i> – карповые			
6. <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ	обычен	+++	Понто-каспийский пресноводный
7. <i>Ballerus ballerus</i> (Linnaeus, 1758) – синец	обычен	++	Понто-каспийский пресноводный
8. <i>Ballerus sapa</i> (Pallas, 1814) – белоглазка	обычен	–	Понто-каспийский пресноводный
9. <i>Blicca bjorkna</i> (Linnaeus, 1758) – густера	обычен	++	Понто-каспийский пресноводный

Продолжение таблицы Б.1

10. <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758) – уклейка	обычен	+	Понто-каспийский пресноводный
11. <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный жерех	обычен	+	Понто-каспийский пресноводный
12. <i>Chondrostoma nasus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный подуст	редок	–	Понто-каспийский пресноводный
13. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	обычен	++	Бореальный равнинный
14. <i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный елец	обычен	–	Бореальный равнинный
15. <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенная плотва	обычен	+++	Бореальный равнинный
16. <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенная красноперка	редок	–	Понто-каспийский пресноводный
17. <i>Squalius cephalus</i> (Linnaeus, 1758) – голавль	редок	–	Понто-каспийский пресноводный
18. <i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758) – чехонь	обычен	+++	Понто-каспийский пресноводный
19. <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782) – серебряный карась	редок	+	Бореальный равнинный
20. <i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758) – сазан	редок	–	Древний верхнетретичный равнинный
21. <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный пескарь	обычен	–	Бореальный равнинный
22. <i>Romanogobio albipinnatus</i> (Lukasch, 1933) – белоперый пескарь	обычен	–	Бореальный равнинный
23. <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758) – линь	редок	–	Бореальный равнинный
сем. Cobitidae – вьюновые			
24. <i>Cobitis taenia</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенная щиповка	обычен	–	Бореальный равнинный
25. <i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758) – вьюн	редок	–	Древний верхнетретичный равнинный

Продолжение таблицы Б.1

отр. Siluriformes – сомообразные			
сем. Siluridae – сомовые			
26. <i>Silurus glanis</i> (Linnaeus, 1758) – европейский обыкновенный сом.	обычен	+	Древний верхнетретичный равнинный
сем. Ictaluridae – икталуровые			
27. <i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818) – канальный сомик	объект аквакультуры, сформировал самовоспроизводящуюся популяцию в зоне отводного канала Пермской ГРЭС		
отр. Gadiformes – трескообразные			
сем. Lotidae – налимовые			
28. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим	обычен	++	Арктический пресноводный
отр. Perciformes – окунеобразные			
п/отр. Percoidei – окуневидные			
сем. Percidae – окуневые			
29. <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш	обычен	–	Бореальный равнинный
30. <i>Perca fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758) – речной окунь	обычен	++	Бореальный равнинный
31. <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак	обычен	+++	Древний верхнетретичный равнинный

* Примечание: +++ – средняя доля в промысловых уловах (2020–2024 гг.) более 10%; ++

– доля в промысловых уловах 1–10%; + – доля в промысловых уловах менее 1%.

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица В.1 – Показатели абсолютной плодовитости (*ИАП*) судака Камского водохранилища в зависимости от длины тела в мае 2018–2023 гг., тыс. икр.

Станция	Размерные ряды, см							
	35,1 – 40,0	40,1 – 45,0	45,1 – 50,0	50,1 – 55,0	55,1 – 60,0	60,1 – 65,0	65,1 – 70,0	70,1 – 75,0
В целом по водоему (2018–2023 гг.)	$\frac{111,0 \pm 7,71}{61,2 - 169,5}$	$\frac{162,4 \pm 6,96}{85,4 - 317,8}$	$\frac{236,4 \pm 7,75}{142,2 - 417,4}$	$\frac{306,8 \pm 14,03}{200,2 - 430,4}$	$\frac{415,9 \pm 22,31}{348,7 - 595,4}$	$\frac{501,1 \pm 40,71}{385,5 - 572,4}$	$\frac{741,7 \pm 72,17}{597,4 - 815,9}$	$\frac{1\,028,2 \pm 56,04}{941,0 - 1\,184,1}$
<i>n</i> , экз.	18	42	48	18	10	4	3	4

Примечание: над чертой – среднее арифметическое значение показателя (*M*), ошибка среднего (*SE*), количество рыб (*n*), под чертой пределы варьирования показателя (*min–max*).

Таблица В.2 – Возрастная динамика абсолютной плодовитости (*ИАП*) судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг., тыс. икр.

Район	Показатель	Возраст, годы									
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	15
В целом по водоему (2018–2023 гг.)	<i>АП</i>	$\frac{99,2 \pm 7,89}{60,7 - 148,9}$	$\frac{154,0 \pm 6,62}{82,6 - 253,8}$	$\frac{206,7 \pm 6,9}{141,1 - 309,8}$	$\frac{267,8 \pm 11,10}{185,8 - 361,5}$	$\frac{297,8 \pm 17,37}{182,7 - 417,4}$	$\frac{418,0 \pm 17,62}{319,0 - 538,6}$	$\frac{592,3 \pm 88,06}{385,7 - 815,9}$	$\frac{857,9 \pm 133,04}{597,4 - 1035,2}$	811,9	$\frac{1068,3 \pm 115,80}{952,5 - 1184,1}$
	<i>L</i> , см	$\frac{38,2 \pm 0,56}{34,0 - 41,4}$	$\frac{42,0 \pm 0,31}{38,7 - 47,7}$	$\frac{46,2 \pm 0,26}{43,5 - 50,9}$	$\frac{49,3 \pm 0,39}{44,5 - 53,0}$	$\frac{51,2 \pm 0,59}{47,2 - 57,0}$	$\frac{57,4 \pm 0,85}{52,5 - 62,5}$	$\frac{60,8 \pm 2,26}{55,4 - 66,1}$	$\frac{71,5 \pm 1,16}{69,5 - 73,5}$	68,0	$\frac{73,8 \pm 0,75}{73,0 - 74,5}$
	<i>W</i> , г	$\frac{764,2 \pm 30,14}{639 - 1045}$	$\frac{1023,8 \pm 27,37}{733 - 1573}$	$\frac{1388,0 \pm 26,75}{1080 - 1855}$	$\frac{1754,0 \pm 36,98}{1393 - 2220}$	$\frac{1900,9 \pm 61,12}{1312 - 2288}$	$\frac{2732,2 \pm 99,59}{2224 - 3352}$	$\frac{3502,5 \pm 493,6}{2513 - 4820}$	$\frac{5393,3 \pm 476,9}{4445 - 5955}$	4585	$\frac{6790,0 \pm 410,0}{6380 - 7\,200}$
	<i>n</i> , экз.	11	40	38	18	18	12	4	3	1	2

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Таблица Г.1 – Показатели относительной плодовитости (*ОП*) в размерных классах судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг., шт. на 1 г тела без внутренностей.

Показатель	Размерные ряды, см							
	35,1 – 40,0	40,1 – 45,0	45,1 – 50,0	50,1 – 55,0	55,1 – 60,0	60,1 – 65,0	65,1 – 70,0	70,1 – 75,0
<i>ОП</i>	<u>149,1±14,89</u> 87,0 – 225,5	<u>184,4±6,28</u> 108,8 – 313,1	<u>182,3±5,11</u> 124,0 – 284,5	<u>184,8±6,21</u> 135,7 – 246,0	<u>198,2±6,57</u> 172,8 – 244,9	<u>185,4±13,43</u> 150,0 – 215,0	<u>199,8±20,46</u> 160,0 – 226,0	<u>200,5±7,55</u> 184,0 – 220,0
<i>n, экз.</i>	18	42	48	18	10	4	3	4

Таблица Г.2 – Возрастная динамика относительной плодовитости (*ОП*) судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг., шт. на 1 г тела без внутренностей

Показатель	Возраст, лет									
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15
<i>ОП</i>	<u>156,8±13,67</u> 87,3 – 254,9	<u>182,5±6,26</u> 108,8 – 313,1	<u>182,7±5,15</u> 124,0 – 256,6	<u>190,2±7,30</u> 137,7 – 257,8	<u>190,8±8,41</u> 135,7 – 284,5	<u>190,8±6,90</u> 149,8 – 226,8	<u>209,3±13,16</u> 189,2–244,9	<u>191,2±17,48</u> 159,5–219,8	226,2	<u>193,8±9,6</u> 184,2–203,4
<i>L, см</i>	<u>38,2±0,56</u> 34,0 – 41,4	<u>42,0±0,31</u> 38,7 – 47,7	<u>46,2±0,26</u> 43,5 – 50,9	<u>49,3±0,39</u> 44,5 – 53,0	<u>51,2±0,59</u> 47,2 – 57,0	<u>57,4±0,85</u> 52,5 – 62,5	<u>60,8±2,26</u> 55,4 – 66,1	<u>71,5±1,16</u> 69,5 – 73,5	68,0	<u>73,8±0,75</u> 73,0 – 74,5
<i>W, г</i>	<u>764,2±30,14</u> 639 – 1045	<u>1023,8±27,37</u> 733 – 1573	<u>1388,0±26,75</u> 1080–1 855	<u>1754,0±36,98</u> 1393–2220	<u>1900,9±61,12</u> 1312–2288	<u>2732,2±99,59</u> 2224–3352	<u>3502,5±493,6</u> 2513–4820	<u>5393,3±476,9</u> 4445–5955	4585	<u>6790,0±410,0</u> 6380–7200
<i>n, экз.</i>	11	40	38	18	18	12	4	3	1	2

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Таблица Д.1 – Показатели *ГСИ* в размерных группах судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг.

Показатель	Размерные ряды, см							
	35,1 – 40,0	40,1 – 45,0	45,1 – 50,0	50,1 – 55,0	55,1 – 60,0	60,1 – 65,0	65,1 – 70,0	70,1 – 75,0
<i>ГСИ</i>	<u>8,1 ± 0,54</u> 3,33 – 13,08	<u>9,3 ± 0,27</u> 5,62 – 13,20	<u>10,3 ± 0,27</u> 5,71 – 15,12	<u>11,4 ± 0,43</u> 7,98 – 15,86	<u>13,2 ± 0,57</u> 10,57 – 16,36	<u>11,5 ± 0,80</u> 9,56 – 13,24	<u>13,3 ± 0,91</u> 11,47 – 14,42	<u>13,6 ± 0,76</u> 12,11 – 15,32
<i>n, экз.</i>	18	42	48	18	10	4	3	4

Таблица Д.2 – Показатели *ГСИ* в возрастных группах судака Камского водохранилища в мае 2018–2023 гг.

Показатель	Возрастной класс									
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15
<i>ГСИ</i>	<u>7,6±0,85</u> 3,33-13,1	<u>9,1±0,23</u> 5,6-13,20	<u>9,9±0,29</u> 5,71-13,1	<u>10,9±0,36</u> 8,43-15,12	<u>11,3±0,43</u> 8,0-15,9	<u>12,3±0,45</u> 9,6-14,9	<u>14,3±0,82</u> 12,4-16,4	<u>13,1±1,13</u> 11,5-15,32	13,9	<u>13,3±1,18</u> 12,1-14,45
<i>n, экз.</i>	11	40	38	18	18	12	4	3	1	2

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Таблица Е.1 – Сезонная динамика питания судака в 2022–2023 гг., (по доле численности жертв в желудках) %.

Вид жертв / Показатель	2022 г.		2023 г.			2024 г.
	Сентябрь	Октябрь	Август	Сентябрь	Октябрь	Май
Тюлька	89,47	77,37	96,24	84,95	27,45	53,76
Окунь	2,63	—	—	1,08	3,92	7,53
Лещ	7,89	2,19		—	3,92	8,60
Ёрш	—	15,33	3,76	10,22	35,29	10,75
Судак		4,38	—	1,08	27,45	—
Синец				—	1,96	
Чехонь		0,73			—	
Уклейка		—		0,54		15,05
Щука				0,54		1,08
Плотва				0,54		3,23
Налим				0,54		—
Язь				0,54		
Всего рыб в желудках судака, экз.	38	137	186	186	51	93
Брюхоногий моллюск	—	4	—	2	—	—
Не идентифицированная переваренная рыба	12	5	—	24	1	—
Наполненных желудков, шт.	46	53	109	72	34	67
Пустых желудков, шт.	23	44	28	75	9	13