

УДК 597.4/5574.32

## РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ СУДАКА *Sander lucioperca* (L.) НИЖНЕЙ ВОЛГИ (ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА МИКРОЭЛЕМЕНТНОГО СОСТАВА ОТОЛИТОВ)

© 2016 г. Д. С. Павлов\*, \*\*, К. Ю. Самойлов\*, К. В. Кузищин\*,  
М. А. Груздева\*, Л. А. Пельгунова\*\*

\*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
119234 Москва, Ленинские горы, д. 1/12

\*\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
117071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

e-mail: KK\_office@mail.ru

Поступила в редакцию 09.12.2015 г.

Методом рентгенофлуоресцентного микроанализа изучено содержание  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Sr}^{2+}$  в отолитах судака из Нижней Волги. Исследована выборка (95 экз.) из участка Волго-Ахтубинской водной системы на удалении ~250–270 км от Каспийского моря. Установлено, что у одной части рыб содержание  $\text{Sr}^{2+}$  в отолитах низкое, у другой части в отолитах выделяются участки с повышенным содержанием  $\text{Sr}^{2+}$  – величина соотношений ионов  $\text{Sr}/\text{Ca} > 6.00 \times 10^{-3}$  и достигает максимальных значений  $10.02 \times 10^{-3}$ . Рыбы, имеющие низкое содержание  $\text{Sr}^{2+}$  в отолитах, в течение всей жизни живут в реке. Судаки, у которых содержание  $\text{Sr}^{2+}$  в отолитах повышено, демонстрируют смену среды обитания, покидая пресные воды для нагула в море. Одни из них вышли в море в возрасте сеголетков, но в последующем вернулись в реку. Жизненный цикл других состоял из серии нескольких последовательных выходов в Северный Каспий и возвратов в р. Волгу. Третью группу судаков представляли рыбы, которые выходили в море после 1–2 лет пребывания в пресной воде и нагуливались в море в течение 1–2 лет без захода в пресные воды. Установлено, что группировка судака Нижней Волги формируется из пресноводных (жилых и реодромных), полупроходных и проходных особей.

**Ключевые слова:** *Sander lucioperca*, жизненная стратегия, миграционное поведение, анадромия, резидентность, регистрирующие структуры, микрохимический состав отолилов, рентгенофлуоресцентный анализ.

DOI: 10.7868/S0320965216040112

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение особенностей жизненного цикла рыб имеет важное значение для решения широкого круга вопросов, в том числе связанных с необходимостью оптимизации подходов в использовании биоресурсов. Особую актуальность эти исследования имеют для рыб, совершающих переходы из пресных вод в морские и обратно. Достаточно хорошо разработаны методы расшифровки пресноводного и морского периодов жизни по регистрирующим структурам для проходных видов рыб, например лососёвых – сем. Salmonidae [5, 7, 11, 14, 16]. Периодизация жизненного цикла и связанный с ней анализ структуры популяций полупроходных рыб представляет значительные трудности, требует применения новых методов и выполнения исследований разных видов с привлечением больших выборок [46]. Подробные сведения о миграциях из рек в эстуарии и моря для многих видов

полупроходных рыб отражены в единичных работах [30, 46, 48].

Один из видов, характеризующихся сложным характером миграций, – судак *Sander lucioperca* (L.). В литературных источниках имеются указания на то, что жизненный цикл судака из нижнего течения рек бассейнов Каспийского, Азовского, Черного и Балтийского морей весьма сложен, разные авторы предполагали множественные переходы особей между пресными, солоноватыми и морскими водами [4, 8, 21, 24, 31, 32, 35, 36, 39]. Однако детальный анализ миграций судака из этих водных бассейнов отсутствует.

В последние годы для решения вопросов, связанных с ретроспективной расшифровкой жизненного цикла рыб, меняющих среду обитания, применяют методы микрохимического анализа отолилов, позволяющие достаточно точно определить наличие морского или пресноводного периодов в онтогенезе особи [34, 41, 44, 50]. Эти ме-

тоды основаны на том, что накопление ионов элементов в отолитах рыб напрямую зависит от их содержания во внешней среде — например, в морских водах существенно больше  $Sr^{2+}$  по сравнению с пресными. Эффективность методов “микрoхимии отолитов” подтверждена на разных группах костистых рыб [10, 15, 34, 38, 40, 47, 49]. В связи с этим важна адаптация и применение этого метода для решения вопросов периодизации жизненного цикла и выявления структуры популяций у полупроходных и эстуарных видов рыб [45, 46]. Судак Нижней Волги — интересный объект для такого рода исследований, поскольку способен менять среду обитания и совершать кормовые миграции в Каспийское море с разной дальностью и продолжительностью.

Цель работы — изучение разнообразия жизненной стратегии судака нижеволжского бассейна. Задачи исследования включали определение соотношения двухвалентных ионов (Ca и Sr) в отолитах судака, проведение ретроспективной оценки жизненного цикла и выявление разнообразия миграционного поведения судака по данным микрохимического анализа отолитов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2014 г. исследована выборка судака (95 экз.) из участка Волго-Ахтубинской системы Нижней Волги. Рыбу отлавливали в р. Ахтуба на участке от д. Бугор до пос. Харабали (удаление от моря ~250–270 км) (рис. 1). Река Ахтуба в этом районе протекает единым руслом, ширина в межень варьирует от 190 до 420 (в среднем 313) м, глубина на плесах 4–7 (до 10–11) м, в русловых ямах — до 22 м. Все рыбы для данного исследования выловлены в русле на глубинах 4–8 м на ограниченном участке длиной 2.3 км. Для анализа выбраны половозрелые особи, в качестве регистрирующей структуры использован наибольший отолит — сагитта.

Препараты отолитов изготавливали по оригинальной модифицированной методике [15] — отолит шлифовали с двух сторон (макулярной и антимакулярной) до получения ровного тонкого шлифа толщиной  $\leq 50$  мкм так, чтобы зона примордиумов соприкоснулась с обеими поверхностями шлифа. Препараты отолитов шлифовали вручную на тканевых абразивных материалах с последовательным переходом размера зерна от 400 до 12000 единиц шкалы ANSI-74. Шлифованный с обеих сторон препарат помещали на пластиковое предметное стекло в каплю нагретого до 93–95°C жидкого полимера CrystalBond 509 (“AgemcoProducts, Inc”), далее стекло охлаждали до затвердевания полимера. Полученный препарат промывали дистиллированной водой и протирали салфеткой, смоченной в 96%-ном этиловом спирте.

Для проведения количественного анализа микроэлементов использован метод рентгенофлуоресцентного микроанализа (РФА) отолитов рыб [15] с помощью энергодисперсионного спектрометра Tornado M4 (“Bruker AXS”, Германия). РФА — метод элементного анализа, основанный на взаимодействии вещества образца с высокоэнергетическим рентгеновским излучением, которое приводит к испусканию вторичного рентгеновского излучения (рентгеновская флуоресценция). Вторичное излучение характеристическое, так как атомы каждого химического элемента излучают фотоны со строго определенной энергией, которую прибор и фиксирует [26]. Измерения проводили без вакуума при максимальной мощности трубки (50 кВ, 600 мкА), диаметр рентгеновского луча 20 мкм. На экранном изображении отолита вручную намечали трансекту из точек, в которой измеряли содержание  $Ca^{2+}$  и  $Sr^{2+}$  от примордиума к краю отолита в направлении нарастания колец. В результате для каждого отолита выстраивали трансекту, в которой через равные промежутки в точках с интервалом 20 мкм определяли весовую долю ионов Sr и Ca и вычисляли их соотношение (далее по тексту — “соотношение Sr/Ca”). На фотографии отолита расстояния от точек трансекты и от границ опаковых и гиалиновых колец до примордиума рассчитывали в программе Image J, версия 1.4.3.67 (BrokenSymmetry-Software), по полученным расстояниям в Statistica 8.0 строили графические профили соотношения Sr/Ca от зоны примордиумов к краю отолита.

Интерпретация трансект, или ретроспективная расшифровка жизненного цикла рыбы по полученным индивидуальным графическим профилям (трансектам), основана на том, что соотношение элементов в отолите достаточно жестко коррелирует с соленостью воды, в которой обитает особь [27, 28, 33, 34, 41–43, 45]. Так, если на участке трансекты отображены низкие значения соотношения Sr/Ca (для разных видов рыб этот уровень варьирует от  $0.5 \times 10^{-3}$  до  $6.0 \times 10^{-3}$ ), то принято считать, что этот период жизни особь провела в пресной воде. Когда на трансекте отображается существенное возрастание значений соотношения Sr/Ca, то это свидетельствует о переходе особи из пресной воды в морскую. Для разных групп рыб индикатором этого перехода является 3–4-кратное возрастание соотношения Sr/Ca [27, 33, 34, 42–47, 50]. Для рыб, выходящих из пресных вод в солоновато-водные эстуарии, возрастание соотношения Sr/Ca на трансектах не столь резкое — в 1.4–2 раза [30, 46, 48]. В связи с тем что нагул судака в Каспийском море происходит при относительно низкой солености (6–8‰ [2, 3, 18]), индикатором перехода из пресной воды в море и обратно авторы приняли полутора-двукратное изменение значений ионов Sr/Ca по трансекте.

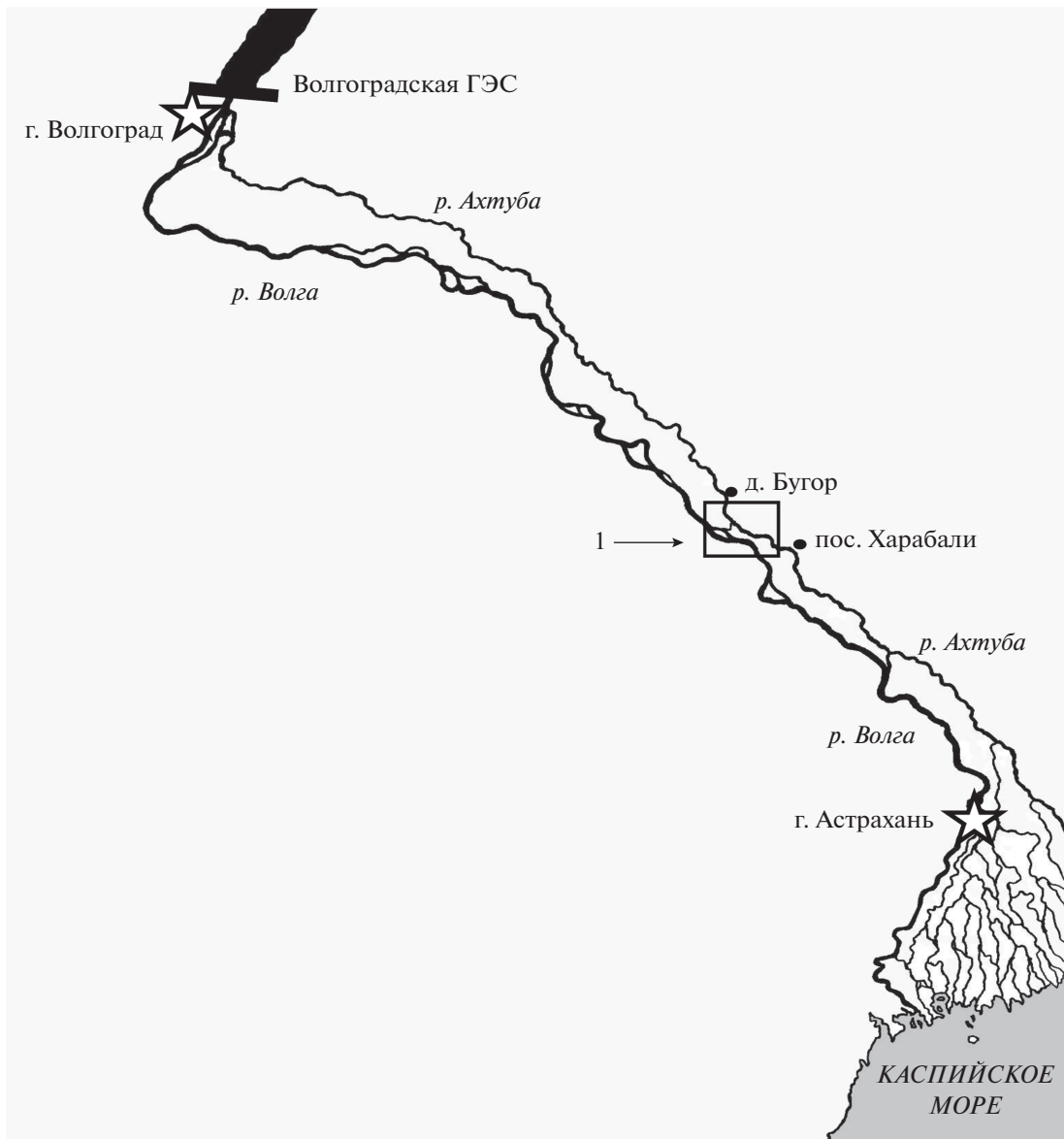


Рис. 1. Район сбора материала (1).

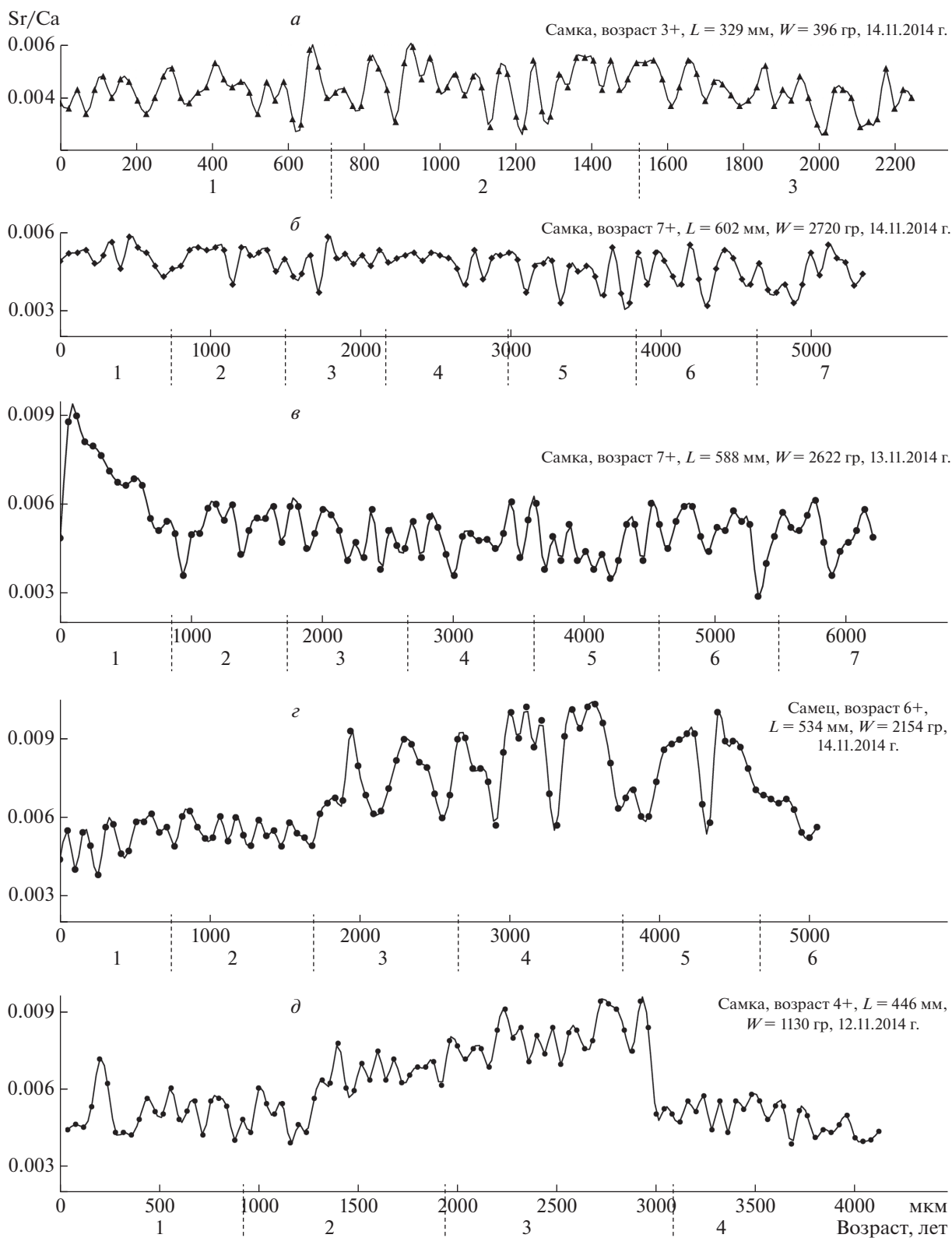
## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В изученной выборке судака содержание  $Sr^{2+}$  и  $Ca^{2+}$  в отолитах существенно варьирует. Трансекты на всех отолитах характеризуются колеблющимися значениями соотношения  $Sr/Ca$  на всем протяжении, от первого года жизни до момента поимки рыбы. В то же время можно выделить два основных типа трансект.

На трансектах I типа на всем их протяжении соотношение  $Sr/Ca$  варьирует от  $2.12 \times 10^{-3}$  до  $5.99 \times 10^{-3}$  (среднее квадратическое отклонение  $SD = 0.002$ ) и не выходит за уровень  $6.00 \times 10^{-3}$  (рис. 2а и 2б).

Трансекты II типа имеют иное строение. Некоторые их участки, как у предыдущего типа, характеризуются небольшой величиной соотношения  $Sr/Ca$ , но другие участки, наоборот, указывают на повышенное содержание  $Sr$  в точках измерений – величина соотношений  $Sr/Ca > 6.00 \times 10^{-3}$  и достигает максимальных значений  $10.02 \times 10^{-3}$ ,  $SD = 0.0022$  (рис. 2в–2д). Хотя в таких участках “повышенного содержания стронция” и сохраняется высокая вариабельность соотношения  $Sr/Ca$ , значения отрицательных экстремумов на графике  $\leq 5.50 \times 10^{-3}$  ( $SD = 0.0017$ ).

Форма трансект II типа изменчива. У некоторых особей повышенная величина соотношения



**Рис. 2.** Трансекты жизненной истории судака *Sander lucioperca* из русловых участков р. Ахтуба: *a, б* – отолит I типа, низкое содержание Sr в течение всей жизни рыбы (*a* – неполовозрелая особь, *б* – половозрелая); *в* – отолит II типа, высокое содержание Sr в первый год жизни и низкое – в последующие годы; *г* – отолит II типа, низкое содержание Sr в первые два года жизни и ряд последовательных пиков высокого содержания Sr на 3–5-м годах жизни; *д* – отолит II типа, высокий уровень соотношения Sr/Ca в начале первого года и на 2–3-м годах жизни (без резких отрицательных экстремумов) и низкий – в середине и конце первого года и на 4-м году жизни; *L* – длина рыбы, *W* – масса. По оси абсцисс – расстояние от примордиума, мкм.

Sr/Ca (до  $9.87 \times 10^{-3}$ , SD = 0.0021) наблюдается только в первый год жизни, в последующие годы падает до  $(2.77...5.79) \times 10^{-3}$ , SD = 0.0012 (рис. 1а). У других рыб в первый или второй годы жизни соотношение Sr/Ca низкое, но затем оно увеличивается, причем высокие значения перемежаются с низкими. В результате график выглядит как ряд последовательных пиков, где максимальное значение соотношения Sr/Ca в точках максимальных экстремумов достигает  $(7.93...10.02) \times 10^{-3}$ , SD = 0.0021, минимальных —  $(5.68...5.87) \times 10^{-3}$ , SD = 0.0016 (рис. 2а). Как правило, зоны с повышенным содержанием Sr впоследствии закрываются зонами с низким его содержание. Выявлен ещё один вариант трансекты II типа. У таких рыб в зонах повышенного содержания Sr, в целом, сохраняются колебания соотношения Sr/Ca, но даже в точках отрицательных экстремумов оно превышает  $6.00 \times 10^{-3}$  (рис. 2д).

В изученной выборке преобладали рыбы с отолитами I типа — 76.8%. Особей с отолитами II типа обнаружено 22 из 95, или 23.1%. Из них две особи имели трансекты с повышенным содержанием Sr в первый год жизни (рис. 2е), две особи с высоким содержанием Sr в течение двух лет жизни (рис. 2д) и 18 особей имели трансекты с рядом последовательных пиков высокого содержания Sr (рис. 2г).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ содержания соотношения Sr и Ca в отолитах позволяет предположить, что выборка судака из русловых участков Волго-Ахтубинской водной системы представлена рыбами с разными формами миграционного поведения.

Так, рыбы, которые имели отолиты с трансектами I типа (рис. 2а и 2б), с низким содержанием Sr, в течение всей жизни обитали только в реке и могут считаться “пресноводными”. По своей биологии такие рыбы соответствуют ранее описанным некоторыми авторами, так называемым туводным речным, которые реализуют свой жизненный цикл в пресных водах, но при этом могут совершать достаточно протяжённые миграции в пределах рек или водохранилищ [6, 9, 20, 24]. В то же время группировка пресноводного судака скорее всего гетерогенна по своему составу и состоит из оседлых особей, перемещения которых исчисляются сотнями метров, и реодромных рыб, совершающих миграции внутри речного бассейна на десятки и даже сотни километров [17]. Причины существенных колебаний соотношения Sr/Ca в отолитах пресноводных судаков до конца неясны. Не исключено, что несколько повышенное содержание Sr в некоторых участках отолитов пресноводных судаков могут отражать их питание проходными рыбами нижеволжского бассейна —

сельдью *Alosa kessleri* (Grimm) и воблой *Rutilus rutilus caspius* (Jakowlew). Известно, что потребление пищи морского происхождения может вызывать повышение содержания Sr в отолитах до 10–15% [29, 37]. В то же время Калиш [34] отрицал влияние пищи на накопление Sr в отолитах некоторых видов рыб.

Судаки с трансектами II типа, судя по повышенному содержанию Sr в некоторых зонах отолитов, демонстрируют смену среды обитания — в разном возрасте они покидали пресные воды р. Волги и выходили на нагул в Северный Каспий. Полученные авторами данные хорошо согласуются с данными по распределению молоди судака в Северном Каспии — известно, что разновозрастные особи часто нагуливаются при солености ~6‰, а часть рыб — при солености 8–9 и даже 11–12‰ [2, 3, 18].

Среди судаков с трансектами II типа выделяются особи, демонстрирующие разные варианты миграционного поведения. Одни рыбы характеризуются кратковременным выходом в море в возрасте сеголетков, после чего возвращаются в пресные воды и в последующем обитают только в реке как резидентные (рис. 2е). Ранее возможность выноса личинок и мальков судака в море подвергалась сомнению, разные авторы придерживались мнения, что ранняя молодь судака задерживается в дельтовых районах [12, 19]. Однако современные исследования показали, что зона распространения молоди судака в Северном Каспии весьма велика и меняется в зависимости от величины стока р. Волги [1–3, 18]. Таким образом, данные авторов подтверждают факт выхода сеголетков судака в прибрежные районы Каспийского моря и их успешное выживание.

Часть особей живет 1–2 года в пресной воде, после чего выходит в море, но возвращается обратно в реку осенью. Жизненный цикл таких рыб состоит из серии нескольких последовательных выходов в Северный Каспий и возврат в р. Волгу (рис. 2г). Вероятно, рыбы этой группировки не уходят далеко в море и их нагул происходит недалеко от дельты. Не исключено, что неоднократные переходы из пресных вод в Северный Каспий и обратно в течение года может служить подтверждением нагула судака в участках авандельты, как это описано ранее [13, 21, 24].

Кроме того, выявлены особи, которые после 1–2 лет пребывания в пресных водах выходят на нагул в море и могут нагуливаться в течение 1–2 лет без захода в пресные воды (рис. 2д). Эти рыбы, скорее всего, уходят на нагул далеко в море и зимуют там же, в Каспии, пропуская нерест. Содержание Sr у таких рыб самое высокое  $((6.9...10.02) \times 10^{-3}$ , SD = 0.0020). О существовании судаков, которые нагуливаются в море 1–2 года, указывали Танасийчук [21, 24] и Дирипаско [8]. Результаты

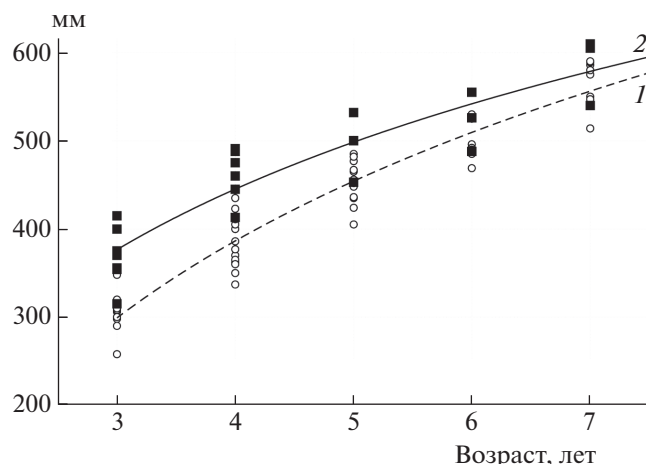


Рис. 3. Рост (мм) пресноводного (1) и полупроходного (2) судака *Sander lucioperca* в выборке из р. Ахтуба (участок д. Бугор — пос. Харабали).

исследований авторов подтверждают предположение о существовании у судака дальних морских мигрантов. По сути, такие рыбы должны называться не “полупроходными”, а “проходными”.

В изученной выборке среди рыб, выходящих на нагул в Каспий, преобладают полупроходные рыбы, нагуливающиеся в условиях слабой солености (20 особей из 22), тогда как рыбы, далеко мигрирующие в открытое море (проходные), составляют меньшинство — их обнаружено всего две.

Полученные данные хорошо соответствуют результатам исследований микроэлементного состава отолитов судака из бассейна Балтийского моря [30]. Кэфманн с соавт. [30] установили, что в Кильском канале, где соленость колеблется от 0

до 7‰, в отолитах судака, нагуливающегося в солоновато-водной части канала, соотношение Sr/Ca достигает величины  $\geq 5.7 \times 10^{-3}$  [30], что соответствует данным авторов по проходному и полупроходному судакам из Нижней Волги в период их морского нагула.

Среди пресноводных и мигрантных судаков встречаются особи в возрасте от 3+ до 7+ лет, соотношение самцов и самок в обеих группах примерно равно 1 : 1. Во всех возрастных классах судаки, выходящие в море, были крупнее, но наиболее выраженные различия проявляются у рыб возрастных классов 3+ и 4+ лет (рис. 3). Эти данные подтверждают большую эффективность нагула судака в морских водах по сравнению с пресными [4, 21–24, 35, 36].

Группировка судака из русловых участков р. Ахтуба исследованного района, удаленного от моря на значительное расстояние (~250–270 км), оказалась гетерогенной по своему составу. В ней сосуществуют особи с разной степенью выраженности анадромии и резидентности, различающиеся протяженностью миграций и временем нахождения в пресных и морских водах (рис. 4).

Природа изменчивости судака по степени выраженности мигрантного образа жизни в достаточной степени не изучена, существовало мнение как о наследственной закрепленности свойств [25], так и об эпигенетической природе наблюдаемой изменчивости [4, 22–24].

Результаты авторов демонстрируют сложный характер миграционного поведения судака в русловых участках нижеволжского бассейна. Однако для уточнённых оценок разнообразия жизненной стратегии нижеволжского судака требуется привлечение дополнительного материала, преж-



Рис. 4. Разнообразие типов жизненной стратегии судака *Sander lucioperca* из русловых участков Нижней Волги.

де всего, проведения мониторинга структуры популяции и привлечения материалов из участков дельты р. Волги, расположенной в непосредственной близости от моря. Кроме того, остается открытым вопрос о внутриречных миграциях реодромного судака. Данные по таким миграциям носят отрывочный характер. В связи с этим отдельные блоки схемы на рис. 4 требуют дальнейшей верификации.

**Выводы.** Группировка судака Нижней Волги формируется из пресноводных (жилых и реодромных), полупроходных и проходных особей, причем группировки из разных участков (дельта и русло р. Волги или русло р. Ахтуба) являются открытой популяционной системой и находятся в тесном взаимодействии друг с другом. Полученные результаты свидетельствуют о том, что структура популяции нижеволжского судака есть результат микроэволюционных процессов, направленных на эффективное приспособление вида к гетерогенным, нестабильным условиям обитания.

Авторы выражают благодарность М.А. Арифиллину за всестороннее содействие в выполнении работы, а также А.В. Палкину, А.Е. Давыдову, Р.Ф. Афлятонову, С.И. Серегину, В.М. Марышеву, А.А. Шипилову и О.Н. Лыкову за активную помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-50-00029 “Депозитарий МГУ” и технической поддержке охотничье-рыболовной базы “Успех” (ЗАО “Дельта Ахтубы”).

Рентгенофлюоресцентный анализ выполнен при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-14-01171 в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белоголова Л.А. Биология и формирование численности молоди полупроходных рыб в Северном Каспии в условиях зарегулированного стока реки Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 25 с.
2. Белоголова Л.А. Динамика численности и распределения молоди полупроходных рыб в Северном Каспии в период зарегулирования стока Волги // Экология молоди и проблемы воспроизводства каспийских рыб. М.: Всерос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 2001. С. 37–58.
3. Белоголова Л.А. Динамика численности и выживаемость молоди воблы, леща и судака в Северном Каспии в современный период // Рыб. хоз-во. 2010. № 4. С. 69–71.
4. Белый Н.Д. О биологических группах судака *Lucioperca lucioperca* (L.) // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 2 (35). С. 279–289.
5. Бугаев В.Ф. Азиатская нерка. М.: Колос, 1995. 464 с.
6. Гордеев Н.А., Ильина Л.К. Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1977. С. 8–21.
7. Дгебугадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2009. 315 с.
8. Диринаско О.А. Фенетическое разнообразие судака *Stizostedion lucioperca* Азовского моря // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 249–256.
9. Дмитриева Е.Н. Нерестилища судака *Lucioperca lucioperca* L. и берша *Lucioperca volgensis* (Gmelin) в реке Урал // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 3. С. 934–937.
10. Зиммерман К.Е., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // Докл. РАН. Сер. Общ. биол. 2003. Т. 389. № 2. С. 274–278.
11. Казаков Р.В. Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. 576 с.
12. Коблицкая А.Ф. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока // Тр. Астрахан. зап. вед. 1958. Вып. 4. С. 209–235.
13. Кушнаренко А.И., Фомичев О.А., Сидорова М.А. и др. Состояние запасов и прогноз добычи полупроходных рыб на 2005 год // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2003 год. Астрахань: Касп. НИИ рыб. хоз-ва, 2004. С. 293–305.
14. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. 1970. Т. 70. № 3 (6). С. 341–352.
15. Павлов Д.С., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. Разнообразии жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлюоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. РАН. Сер. Общ. биол. 2013. Т. 450. № 2. С. 240–244.
16. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 2001. 199 с.
17. Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2014. 413 с.
18. Попов Н.Н. Формирование популяции судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) Урало-Каспийского бассейна: Дис. ... канд. биол. наук. Атырау, 2014. 150 с.
19. Серебров Л.И. Значение рек дельты Волги для нереста рыб // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 14. Вып. 5. С. 156–160.
20. Стрельников А.С. Состояние популяции судака *Stizostedion lucioperca* Рыбинского водохранилища в условиях новых коммерческих отношений // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 4. С. 481–487.

21. *Танасийчук В.С.* О биологии мальков судака Северного Каспия // *Вопр. ихтиологии.* 1955. Вып. 3. С. 87–103.
22. *Танасийчук В.С.* Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб // *Тр. Касп. НИИ рыб. хоз-ва.* 1957. Т. 13. С. 3–88.
23. *Танасийчук В.С.* Биология размножения и закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб в связи с изменением водности Волги и Урала: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1958. 17 с.
24. *Танасийчук В.С.* Об адаптивных возможностях судака *Lucioperca lucioperca* (L.) // *Вопр. ихтиологии.* 1974. Т. 14. Вып. 5 (88). С. 806–813.
25. *Трусов В.З.* О биологических группах судака в связи с его разведением в водохранилищах // *Изв. Всесоюз. НИИ озер. и рыб. хоз-ва.* 1958. Т. 14. С. 112–120.
26. *Armstrong R.H., Morrow I.E.* The Dolli Varden char, *Salvelinus malma* // *Charrs. Salmonid fishes of the genus Salvelinus.* Hague: Junk Publ., 1980. P. 99–141.
27. *Casselman J.M.* Chemical analyses of the optically different zones in eel otoliths: Proc. of the 1980 North American Eel Conference. Ont. Fish. Tech. Rep. Ontario, 1982. № 4. P. 74–82.
28. *Doubleday Z.A., Harris H.H., Izzo C., Gillanders B.M.* Strontium randomly substituting for calcium in fish otolith aragonite // *Anal. Chem.* 2014. V. 86. P. 865–869.
29. *Farrell J., Campana S.E.* Regulation of calcium and strontium deposition on the otoliths of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1996. V. 115A. № 2. P. 103–109.
30. *Kafemann R., Adlerstein S., Neukamm R.* Variation in otolith strontium and calcium ratios as an indicator of life-history strategies of freshwater fish species within a brackish water system // *Fish. Res.* 2000. V. 46. P. 313–325.
31. *Kafemann R., Finn J.E., Thiel R., Neukamm R.* The role of freshwater habitats for the reproduction of bream in a brackish water system // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1998. V. 45. № 2. P. 213–233.
32. *Kafemann R., Thiel R., Finn J.E.* Die Bedeutung abiotischer Schlüsselfaktoren für die Fischgemeinschaft im Nord-Ostsee-Kanal // *Fischökologie.* 1998. V. 1. P. 1–20.
33. *Kalish J.M.* Otolith microchemistry: Validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1989. V. 132. P. 151–178.
34. *Kalish J.M.* Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids // *Fish Bull US.* 1990. V. 88. № 4. P. 657–666.
35. *Klinkhardt M.B., Winkler H.M.* Einfluss der Salinität auf die Befruchtung und Entwicklungsfähigkeit der Eier von viersüßwasserfischarten – Plotz (*Rutilus rutilus*), Barsch (*Perca fluviatilis*), Kaulbarsch (*Gymnocephalus cernua*) und Zander (*Stizostedion lucioperca*) // *Wiss. Z. Univ. Rostock. N-Reihe.* 1989. Bd 38. S. 23–30.
36. *Lehtonen H., Hansson S., Winkler H.* Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area // *Ann. zool. fenn.* 1996. V. 33. P. 525–535.
37. *Limburg K.E.* Otolith strontium traces environmental history of subyearling American shad *Alosa sapidissima* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. V. 119. P. 25–35.
38. *Meyer-Rochow V.B., Cook I., Hendy C.H.* How to obtain clues from the otoliths of an adult fish about the aquatic environment it has been in as a larva // *Comp. Biochem. Physiol.* 1992. V. 103A. № 2. P. 333–335.
39. *Nellen W.* Beitrage zur Brackwasserökologie der Fischeim Ostseeraum // *Kieler Meeresforschungen.* 1965. Bd 11. S. 192–198.
40. *Otake T., Ishii T., Nakahara M., Nakamura R.* Drastic changes in otolith strontium/calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 112. P. 189–193.
41. *Radtke R.L.* Strontium-calcium concentration ratios in fish otoliths as environmental indicators // *Comp. Biochem. Physiol.* 1989. V. 92(A). P. 189–193.
42. *Radtke R.L., Dempson J.B., Ruzicka J.* Microprobe analyses of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, otoliths to infer life history migration events // *Polar Biol.* 1997. V. 19. № 1. P. 1–8.
43. *Radtke R.L., Kinzie R.A., Folsom S.D.* Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies // *Environ. Biol. Fish.* 1988. V. 23. P. 205–213.
44. *Radtke R.L., Svenning M., Malone D. et al.* Migrations in an extreme northern population of Arctic charr *Salvelinus alpinus*: insights from otolith microchemistry // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. V. 136. № 1–3. P. 13–23.
45. *Secor D.H., Henderson-Arzapalo A., Piccoli P.M.* Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1995. V. 192. P. 15–33.
46. *Secor D.H., Houde E.D., Henderson-Arzapalo A., Piccoli P.M.* Tracking the migrations of estuarine and coastal fishes using otolith microchemistry // *ICES Anadromous/Catadromous Committee.* 1993. V. 41. 16 p.
47. *Secor D.H., Piccoli P.M.* Age- and sex-dependent migrations of striped bass in the Hudson River as determined by chemical microanalysis of otoliths // *Estuaries.* 1996. V. 19. № 4. P. 778–793.
48. *Secor D.H., Rooker J.R.* Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? // *Fish. Res.* 2000. V. 46. P. 359–371.
49. *Tzeng W.N., Tsai Y.C.* Changes in otolith microchemistry of the Japanese eel, *Anguilla japonica*, during its migration from the ocean to the river of Taiwan // *J. Fish. Biol.* 1994. V. 45. P. 671–683.
50. *Volk E.C., Blakley A., Schroder S.L., Kuehner S.M.* Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids: Using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters // *Fish. Res.* 2000. V. 46. P. 251–266.



## The Diversity of Life Strategies of the Zander *Sander lucioperca* (L.) in the Lower Volga

D. S. Pavlov<sup>a, b</sup>, K. Yu. Samoilov<sup>a</sup>, K. V. Kuzishchin<sup>a</sup>, M. A. Gruzdeva<sup>a</sup>, and L. A. Pelgunova<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Moscow State University, 119234 Moscow, Leninskie gory, 1/12, Russia

<sup>b</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, Leninskii Pr., 31, Russia

Strontium (Sr) and calcium (Ca) contents and Sr/Ca ratios in otoliths of walleye, *Sander lucioperca* were studied. The sample of 95 specimens from Lower Volga region was studied, the fish were obtained in the section of the Akhtuba River at the distance of 250–279 km upstream from the Caspian Sea. A part of specimens in the sample had low strontium content throughout the otolith. The other fish had increased both Sr content and Sr/Ca ratios in core zones of otolith or near its outer edge: the Sr/Ca ratio was over  $6.00 \times 10^{-3}$  with the maximum at  $10.02 \times 10^{-3}$ . The fish with low Sr/Ca ratio live in a freshwater and demonstrate a resident life history strategy. The walleyes that had increased ratios of Sr/Ca in outer zones of otolith demonstrate a migratory life history strategy. Those fish leave freshwater of Volga and use a brackish water of Northern Caspian Sea. Some of migratory fish make outmigration to the sea at age of young-of-the-year, stay in a brackish water for one year or less and then return back to fresh water the rest of its life. The other migrate walleyes migrating back and forth from freshwater to the sea several times during their life. Finally, some fish leave freshwater for 1–2 years, staying full this time in the Northern Caspian Sea. The conclusion is that the walleye stock in the Lower Volga have a complicated composition and consists of freshwater (residents and reodromic ones) and migratory (anadromous and semi-anadromous) fish.

*Keywords:* life history strategy, migratory behavior, anadromy, residency, recording structures, otolith micro-chemistry, X-ray fluorescent analysis