

КУДЕРСКИЙ Л.А.

СОВРЕМЕННЫЙ АРЕАЛ РЫБ РОДА LUCIOPERCA И ИСТОРИЯ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ

Род *Lucioperca* содержит следующие пять видов рыб, обитающих в водоемах Европы, Азии и Северной Америки (Берг, 1949; Eddy and Surber, 1947): 1) *Lucioperca lucioperca* L. — судак, 2) *L. volgensis* (Gmelin) — берш, 3) *L. marina* Cuvier — морской судак, 4) *L. vitreum* (Mitchill), 5) *L. canadense* (Smith)¹.

Из европейско-азиатских видов наиболее широким географическим распространением обладает судак *L. lucioperca*. Он встречается в водоемах (озерах, реках и солоноватоводных участках морей), расположенных на территории Европы и Азии, — от реки Урала и Аральского моря на востоке до реки Рейна на западе и от южного побережья Каспийского и Черного морей до Полярного круга. В пределах ареала рассматриваемый вид образует следующие эколого-географические формы: полупроходную, жилую речную, жилую озерную и жилую солоноватоводную (Кудерский, 1958).

В бассейне Аральского моря встречается главным образом полупроходной судак, обитающий не только в опресненных участках, но и в районах с соленостью свыше 10‰ (Фортунатов, Курбатов и Райская, 1950). Аральский судак входит в реки Сыр-Дарью и Аму-Дарью, встречаясь в их среднем и нижнем течении (Берг, 1905; 1926; Филатов и Душлаков, 1927; Никольский, 1938, 1940; Никольский, Панкратова и Ягудина, 1933).

Кроме полупроходного судака, в бассейне Аральского моря обитает солоноватоводная форма этого вида, населяющая озера Судочье, Ащекуль (низовья Аму-Дарьи) и Камышлыбашские в низовьях Сыр-Дарьи (Филатов, Душлаков, 1926; Правдин, 1929; Никольский, Панкратова и Ягудина, 1933; Никольский и Панкратова, 1934; Рылов и Гладких, 1934).

Солоноватоводная форма судака есть также в реке Сарысу, в недалеком прошлом входившей в состав бассейна Аральского моря (Ерещенко, 1956). По Г.В. Никольскому (1931), судак, возможно, встречается в нижнем течении реки Чу, однако П.А. Дрягин (1936) считает, что факт нахождения упомянутого вида в этой реке требует уточнения.

В отличие от Аральского моря, в бассейнах Каспийского, Азовского и Черного морей наблюдаются не только большие стада полупроходного судака, но также речная и отчасти озерная формы этого вида.

¹ Американские авторы виды *L. vitreum* и *L. canadense* обычно выделяют в качестве самостоятельного рода *Stizostedion*.

В Каспийском море полупроходной судак образует небольшие стада в заливах южного побережья — Энзелийском, Астрабадском, Сефидруде, Атреке и др. (Ильин, 1927; Недошивин и Ильин, 1929; Недошивин, 1931; Берг, 1964; Державин, 1934; Кожин, 1957). Есть судак в озерах Ленкоранской низменности (Ольховское, Джильское и Каладагны), куда он заходит на нерест из соседних районов моря (Державин, 1946). Для размножения судак входит также в придаточные озера р. Куры — Аджикабул и систему Сарысу (Смирнов, 1943; Тарасевич, 1949). По р. Куре судак поднимается довольно высоко и заходит в некоторые притоки. По А.Н. Державину (1949), этот вид входит в низовья р. Аракса. Помимо полупроходного судака в озерах Ленкорани и нижней части бассейна р. Куры есть жилая форма, но в малых количествах и, вероятно, лишь недавно обособившаяся от полупроходной (Державин, 1946; Тарасевич, 1949). В Каспийском море в пределах Азербайджана судак промышляется также в Кизил-Агачском заливе (Мальт, 1932).

В небольших количествах рассматриваемый вид встречается в Мингечаурском водохранилище, в котором он разведен искусственно (Абдурахманов, 1961, 1959).

Далее к северу судак известен для р. Сулак, среднего и нижнего течения р. Терека¹, приморских дельтовых озер и Аграханского залива (Кузнецов, 1898; Арнольд, 1920; Дмитриев, 1929; Глебов, 1932). В некоторые годы он заходит в остаточные озера нижнего течения р. Кумы (Пробатов, 1947).

Помимо перечисленных участков полупроходной судак населяет северную часть Каспийского моря. Обитающее здесь волжско-уральское стадо каспийского полупроходного судака обладает, по сравнению с другими районами Каспийского моря, наибольшей численностью. За время с 1899 по 1940 г. в этом районе вылавливалось (исключая период первой мировой и гражданской войн) от 207 до 855 тыс. *ц* судака в год (Гольдентрахт, 1932; Суворов, 1948). Более половины этого вылова приходится на волжского судака (Кузьмин, 1953). Судак широко распространен по акватории Северного Каспия и, например, в восточной части он доходит до глубин в 9 м с соленостью 12‰ (Голованов, 1936). Молодь судака в восточной части встречается на участках с глубинами до 6,5 м и соленостью 10,32‰ (Картина, 1936). По В.С. Танасийчук (1955), мальки судака в Северном Каспии встречаются в воде с соленостью до 13 ‰.

Полупроходной судак Северного Каспия на нерест идет в реки Урал и Волгу. Помимо полупроходного судака, заходящего в низовья рек Урала и Волги, в бассейнах этих рек обитает жилой речной судак. Так, в бассейне р. Урал жилой судак широко распространен начиная с Уральска и обычен еще под Оренбургом (Навозов, 1912; Цеханович, 1936; Тихий, 1938). Судак есть также в притоках Урала реках Сакмаре и Илеке и солонатоводном озере Чархал (Бородин, 1896; Тихий, 1938).

В пределах волжско-уральского междуречья судак известен для солонатоводных Камыш-Самарских озер, наполняемых водами разливов рек Большой и Малый Узень (Тихий, 1938).

В р. Волге жилой речной судак встречается начиная с нижнего течения. При этом в Нижней Волге судак есть не только в русле, но и в пойменных озерах (Голынец, 1907; Пирожников, 1954).

¹ В среднем течении р. Терека судак, вероятно, постоянно обитает, являясь таким образом здесь речной формой.

Из притоков Средней Волги речной судак изредка вылавливается в реках Еруслане, Соке и Черемшане (Баженов, 1909; Бенинг, 1921), есть в Каме, Свияге, Ветлуге, Суре и ее притоке Пьяне, Оке (Варпа-ховский, 1886, 1891; Берг, 1906; Коркин, 1932; Аристовская и Лукин, 1948; Красильников, 1955). В бассейне Камы судак есть в Вятке и ее притоках Пижме, Чепце, Летке и др. и в некоторых вятских озерах (Дрягин, 1927, 1933; Лукаш, 1933). Далее он встречается в реках Меша, Шешма, Ик (Варпаховский, 1886; Покровский, 1909; Жданов и Муратова, 1935), Южной Кельтме, Чусовой с Сълвой, Вишере с Колвой, Большой Березовке (Меньшиков, 1929; Цеханович, 1936; Неволин, 1953). Вверх по Каме судак поднимается не до р. Чусовой, как часто указывается в литературе (Кесслер, 1877; Грицианов, 1907; Арнольд, 1920; Чугунова, 1931, 1949), а значительно выше, встречаясь не только в указанных притоках, но и далее вплоть до Бисерово (Лукаш, 1929, 1940). Есть судак также в нескольких озерах Пермской области – Чусовском, Редикорском, Дикарь, Верхней Старице и др. (Цеханович, 1936; Неволин, 1953) и в Камском водохранилище (Буки-рев и Соловьева, 1959), но отсутствует в озерах Средней Волги (Варпаховский, 1886, 1891; Лукин, 1949).

В реках Свияге и Суре судак, подобно Каме, также поднимается довольно высоко. Так, в Суре он встречается еще в пределах Пензенской области (Рузский, 1887; Магницкий, 1928). В р. Оке судак известен до Орловской области включительно (Тарачков, 1913). Из притоков Оки судак есть в Клязьме, Москва-реке, Осетре и некоторых клязьминских озерах (Доброклонский, 1887; Мочарский, 1887; Сабанеев, 1892; Бородулин, 1927).

Выше по Волге судак встречается как в самой Волге, например, у Костромы (Михайловский, 1898) и др., так и в притоках и в некоторых озерах. Он изредка залавливается в р. Которосле и озере Неро (Винокуров и Кулемин, 1933; Кулемин, 1933, 1934), до образования Рыбинского водохранилища был в низовьях Мологи и Шексны (Кулемин, 1944). Из Волги судак заходит в некоторые пойменные озера (Пушкарев, 1897).

В настоящее время судак населяет водохранилища Рыбинское (Тихий, 1953), канала имени Москвы (Себенцов, Биск и Мейснер, 1940; Никольский, 1946, 1948), Горьковское, Куйбышевское, Волгоградское.

В верховьях Волги, в отличие от ее нижележащих участков, судак обитает не только в реках. Здесь появляется типичная озерная форма этого вида, жизненный цикл которой полностью протекает в пределах озера. Озерный судак встречается в озерах Селигер, Полонец, Вселуг и др. (Анучин, 1897; Александров, 1912; Грезе, 1932; Белогуров, 1936), а также в бассейне Мологи (Грезе, 1933) и Шексны, где он населяет озера Белое, Ковжское, Азатское, Лозское (Кучин, 1902; Арнольд, 1927; Дрягин, 1941). Наряду с озерным судаком в верховьях Волги, в Мологе, Шексне, Суде и др. встречается речная форма этого вида (Кучин, 1902; Винокуров и Кулемин, 1933).

Для восточной части бассейна Черного моря известна солоноватоводная форма судака из озера Палиостоми (Филипшов, 1913; Тихий, 1929; Гудимович 1932; Барач, 1941). В южной части черноморского бассейна судак указывается для устья рек Кизилirmaка и Ешилirmaка (Берг, 1940).

В Азовском море полупроходной судак осваивает значительную часть акватории, встречаясь до глубин в 12 м и в воде с соленостью до 14 ‰ (Майский, 1938, 1951; Смирнов, 1946). Иногда он выходит в Черное море, где достигает Анапы и Новороссийска (Чугунова, 1931; Берг, 1949).

Для размножения азовский судак в основной своей массе входит в низовья Кубани и Дона, а также в небольших количествах заходит в Миусский лиман, р. Берду, речки, впадающие в Утлюкский лиман, и др. (Тихонов и Дмитриев, 1937; Чугунова, 1931, 1937; Троицкий, 1948).

Кроме полупроходного, в бассейнах Кубани и Дона встречается жилой речной судак. Он известен для нижнего и среднего течения р. Кубани, откуда заходит в ее притоки Псекупс и Афипис (Берг, 1912; Александров, 1927; Суханова и Троицкий, 1949). В р. Дон жилой судак появляется начиная с участка Аксай-Цимлянская (Чугунова, 1931, 1937) и распространен как в самом Дону, так и в его притоках. Так, судак встречается в Северном Донце до верхнего течения, причем есть в реке и некоторых пойменных озерах (Голодов, 1915; Солодовников, 1924, 1930; Шевченко, 1954). Затем он отмечен в реках Хопре, Вороне, Лесном Воронеже и других (Каврайский, 1893; Магницкий, 1928).

В последнее время судак появился во вновь созданных водохранилищах — Маньчских (Сыроватский, 1949, 1951), Цимлянском (Дрягин, Галкин и Сорокин, 1954; Лапицкий, 1956) и Волго-Донского канала имени В.И. Ленина (Михеев и Мейснер, 1953). Причем в Маньчских водохранилищах судак обитает в осолоненной воде. Из других рек, впадающих в Азовское море, судак в недалеком прошлом встречался в среднем и нижнем течении р. Молочной (Федий, 1955). В северо-западной части Черного моря он населяет лиманы Днепро-Бугский и Днестровский. Судак Днепро-Бугского лимана для нереста в основной массе входит в низовья Днепра, где поднимается до реки Ингулец и выше. Однако некоторая часть его остается нерестовать непосредственно в лимане (Рябков, 1896; Браунер, 1915; Сыроватский, 1929; Владимиров, 1953).

Кроме полупроходного, по всему бассейну Днепра широко распространен жилой речной судак (Емельяненко, 1914). В.И. Владимиров (1953) указывает, что эта форма присутствует в Никопольском промысловом районе нижнего течения Днепра. О наличии в промысле судака в Нижнем Днестре до днепровских порогов писали также Ф.Ф. Егерман (1927), С.П. Федий (1955 а) и другие. В настоящее время значительная часть нижнего течения Днепра расположена в пределах Каховского водохранилища, в котором судак должен стать одной из основных промысловых рыб (Владимиров, 1953; Павлов, 1953; Федий, 1955).

До образования Днепровского водохранилища судак обитал в соответствующей части Днепра, откуда заходил в притоки Самару, Суру и др. (Суворов, 1915; Сыроватский и Гудимович, 1927). В настоящее время он населяет это водохранилище и используется промыслом (Носаль и Ващенко, 1949; Мельников, 1955; Чаплипа, 1955).

Выше по Днепру рассматриваемый вид еще довольно многочислен в среднем течении (Кесслер, 1882; Носаль, 1949). В верховьях Днепра он доходит до Волочка и встречается в некоторых озерах (Домрачев, 1913; Воронцов, 1930).

Речной судак известен также для многих притоков Днепра. В среднем течении он весной заходит в водоемы системы Протоци (Короткий, 1949). Есть в реках Ворскла, Псёл, Омельник (Сабанеев, 1892; Беляев, 1954, 1955). В р. Рось известен изредка еще выше Белой Церкви (Великохатко, 1929), Далее судак есть в р. Десна, где он поднимается до верховьев и встречается в некоторых пойменных озерах (Тимофеев, 1915; Воронцов, 1928; Лебедев, 1944; Цееб, 1947; Носаль, 1949).

Из притоков Десны судак отмечен для р. Сейма (Сабанеев, 1892). Есть судак также в р. Припяти и ее притоках, а также в некоторых озерах (Ляшенко, 1949; Мовчан, 1954; Пенязь, 1957). Е.М. Воронцов (1927) указывает на наличие судака в реках Сож и Остер.

Кроме Днепра, в бассейне Днепро-Бугского лимана речной судак в небольшом количестве встречается в Южном Буге (Белинг, 1927; Юревич, 1933; Амброз, 1956). Есть судак в Днестровском лимане, в р. Днестр (Ярошенко, Ганя, Вальковская и Набережный, 1951; Замбриборщ, 1953) и Дубоссарском водохранилище (Карлов, 1958).

В бассейне Дуная судак известен начиная с дельты, причем встречается здесь в озерах, гирлах, кутах, плавнях (Гримм, 1895, 1895 а; Клер, 1912, а; Квинтилианов, 1940; Ляшенко, 1952). Так как Дунай не имеет обычного для ряда черноморских и азовских рек солоновато-водного предъустьевое лимана, то в низовьях его, по-видимому, нет типичного полупроходного судака, хотя, как указывает Пенчо Дренски (1951), весной эта рыба поднимается из дельты к среднему течению Дуная. По И.И. Павлову (1954), судак низовьев Дуная является озерно-речной рыбой.

Вверх по Дунаю судак известен до верхнего течения. В Венгрии он населяет ряд озер, в том числе и одно из больших озер Европы — Балатон (Клер, 1912; Unger, 1931). Из притоков Дуная этот вид есть в нижних участках рек Прут, Серет, Арджет, Олт, Жиу, в Тиссе с притоками и др. (Antipa, 1909; Кононов, 1946; Паламарчук, 1953).

Кроме Дуная, в западной части бассейна Черного моря судак встречается в низовьях р. Камчия и других и обитает в ряде прибрежных озер Румынии и Болгарии (Antipa, 1909; Максимов, 1914; Дренски, 1951).

Далее судак известен в некоторых альпийских озерах (Haempel, 1931; Чугунова, 1931), в р. Марица, впадающей в Эгейское море (Ковачев, 1921; Дренски, 1951). Ряд авторов указывает на наличие судака в реках Северной Италии и в р. Изонцо бассейна Адриатического моря (Арнольд, 1920, 1940; Чугунова, 1931; Дренски, 1951), но Л.С. Берг (1949) пишет, что его нет в реках По и Эч, а для р. Изонцо рассматриваемый вид приводится ошибочно.

До второй половины XIX в. естественной границей распространения судака на запад служила р. Эльба. Однако в результате хозяйственной деятельности человека он в настоящее время продвинулся до Франции и Голландии включительно. Теперь эта рыба встречается в реках Везер, Рейн, Сола, канале Рона-Рейн (с 1910—1912 г.), озере Боденском и др. (Siebold, 1863; Грацианов, 1907; Chevey, 1925; Чугунова, 1931).

В Балтийском море, подобно морям Черному, Азовскому и Каспийскому, судак известен как в самом море, так и в водоемах его бассейна. В море судак обитает в промысловых количествах в заливах Вислинском, Курском, Рижском, Финском (Гейнеман, 1904; Михин, 1925; Михин и Антипова, 1932; Берг, 1940 а; Борисов, 1940, 1940 а; Жуковский, 1947), Гданьской бухте (Demel, 1933).

Судак изредка встречается в северной части Финского залива в пределах финских шхер (Levander, 1900—1901, 1914; Schneider, 1900—1901; Granit, 1942—1943; Gottberg, 1947), а также иногда вылавливается у Аландских островов (Mela, 1.900; Mollis, 1948 и у Гогланда¹).

В водоемах бассейна Балтийского моря судак встречается, кроме самого моря, в нескольких озерах Дании² и южной Норвегии (Ottersström, 1932; Anderson, 1942). В Швеции он населяет главным образом озера среднешведской низменности и особенно большие озера Венерн, Маларен, Ельмарен, но встречается и в малых озерах. На севере Швеции этот вид доходит до бассейна р. Каликс включительно (Eckman, 1922; Anderson, 1942). В Финляндии судак распространен во многих озерах (Malmgren, 1863; Levander, 1906; Suomalainen, 1910; Järnefelt, 1921; Odenwall, 1927; Jääskeläinen, 1930; Brander, 1950). На север он доходит до бассейна р. Кемиеки (Гадд, 1914), где указан для озера Унаринъярви, расположенного под 67°25' северной широты (Nyman, Krogerus, Sahlberg, 1906).

¹ Medell. af soc. pro fauna et flora Fennica, N. 9. 1883.

² В озерах Дании судак разведен искусственно.

Но несмотря на такое широкое распространение, севернее озера Оулу-нъярви названная рыба в больших количествах не встречается и промысловое значение имеет лишь в озерах системы Тенгелиэйоки (Юлиторнио) (Järvi, 1952).

Для южной части бассейна Балтийского моря судак известен из р. Вислы и ее притоков Дунаец, Буг и др. (Воронков, 1907; Берг, 1949; Juszczuk, 1949); изредка встречается в р. Немане и некоторых озерах ее бассейна (Зограф, 1907; Жуков, 1958). В бассейне Западной Двины судак встречается в реках Западная Двина, Каспля и других и ряде озер в верховьях этих рек (Анучин, 1897; Борисов, 1913; Емельянов, 1926; Шмидт, 1949; Воронин, 1957). Озерный судак отмечается для некоторых озер Литовской ССР (Белюкас, 1953), Латвийской ССР (Борисов, 1913; Савина, 1948; Николаев, 1953) и Эстонской ССР (Эрм, 1955).

В восточной части Балтийского бассейна озерный судак встречается в малых озерах на территории бывшей Псковской губернии (Шкапский, 1912), Ленинградской, Новгородской и Вологодской областей (Берг, 1939), Карельского перешейка (Правдин, 1949, 1950) и Карельской АССР (Кудерский, 1961). Помимо малых озер судак населяет здесь следующие большие озера: Псковское, Чудское, Ильмень, Ладожское, Онежское, Белое (Варпаховский, 1886 а; Домрачев и Правдин, 1926; Петров, 1947).

Из перечисленных выше больших озер судак может заходить в связанные с ними реки. К. Кесслер (1864) в свое время писал, что в отдельные годы судак из Псковского озера весной заходил в р. Великую, однако случалось это далеко не всегда. Ильменьский судак в отдельные годы весной заходит в низовья рек Пола, Ловать, Шелонь, Мста (причем по р. Ловати доходит до г. Холма, а по р. Шелони до г. Порхова). «Но массовый заход в реки наблюдается не ежегодно и вообще редко» (Домрачев и Правдин, 1926, стр. 139). Есть указания о наличии судака в р. Волхов (Кесслер, 1864; Варпаховский, 1886 а; Домрачев и Правдин, 1926).

Ладожский судак, кроме р. Волхова, входит в низовья Свири (губа Загубье), Сяси и через реки Вуокса и Тайпале в озера Вуоксиярви и Сувантоярви (Арнольд, 1926; Правдин, 1931, 1950). По В.А. Эрм (1955), сеголетки судака оз. Выртсыярв ежегодно скатываются в Псковско-Чудское озеро по р. Эмаеги.

Помимо рек, связанных с перечисленными выше озерами, судак изредка встречается в реках Неве, Луге, Нарове (Кесслер, 1864; Grimm, 1889; Правдин, 1939; Лузанская 1940; Шерстюк, 1958).

Однако не ясно, является встречающийся в этих реках судак местной жилой формой или же это скатывающиеся вниз, или поднимающиеся вверх по течению особи, обитающие в озерах и Финском заливе.

Несмотря на отмеченные факты вхождения в реки, населяющий озера Балтийского бассейна (СССР, Финляндия, Швеция и т. д.) судак размножается непосредственно в последних, то есть является типичной озерной формой. Лишь в редких случаях достоверно известно о нересте озерного судака в низовьях рек. Так, по И.Н. Арнольду (1926), в губе Загубье, сообщаемой с низовьями р. Свири, происходит нерест судака, заходящего сюда из ближайших частей Ладожского озера. П.Ф. Домрачев и И.Ф. Правдин (1926) пишут, что в озере Ильмень эта рыба иногда мечет икру в низовьях рек Ловати, Пола и др. Подобное явление, однако, есть исключение из общего правила, и такие нерестилища используются лишь небольшим количеством особей и тем самым играют незначительную роль в воспроизводстве запасов озерного судака.

В последние годы благодаря проведенным рыбоводным работам ареал судака несколько расширился. Так, в 1934–1936 гг. этот вид был перевезен из

Белого озера в количестве 2000 производителей в озеро Кубенское, принадлежащее к бассейну р. Северной Двины (Дрягин, 1953; Титенков, 1953, 1955). В 1948–1954 гг. половозрелый судак из Чолмужской губы Онежского озера перевозился в Выгозерское водохранилище, где формируется промысловое стадо этого вида (Кудерский, 1961 а; Гуляева и Кудерский, 1964). Благодаря указанным перевозкам судак оказался в водоемах бассейна Белого моря, где до недавнего времени совершенно отсутствовал¹.

Значительно расширился ареал судака в Средней Азии и Западной Сибири, где эта рыба вселена в озера Балхаш и Иссык-Куль (Галак-тионова, 1958; Лужин, 1959; Иванов, 1960; Турдаков, 1961), Новосибирское водохранилище (Иоганзен и Петкевич, 1961), водоемы Казахстана (Куленов, 1962; Попов, 1963) и Челябинской области (Князев, 1960, 1961).

Помимо Советского Союза, Дании и Франции, судак за пределами естественного ареала вселяется в водоемы Турции, Швейцарии и Англии (Steinmann, 1948; Нюман, 1959).

В отличие от судака *L. lucioperca* берш *L. volgensis* имеет более ограниченное распространение. Он известен лишь для водоемов, относящихся к бассейнам Каспийского, Азовского и Черного морей, и совершенно отсутствует в настоящий период в Аральском и Балтийском бассейнах². При этом следует заметить, что берш имеет более ограниченную встречаемость не только в географическом отношении, но и осваивает меньшее число типов водоемов. Если судак обитает как в пресных (реки, озера), так и в солоноватых водоемах (Балтийское и южные моря, солоноватые озера), то берш встречается главным образом в первых. Причем жилая озерная форма берша известна для небольшого числа озер, в основном этот вид населяет реки.

Наиболее широко берш распространен в бассейне Каспийского моря. В р. Урал эта рыба встречается довольно часто, хотя и реже, чем судак (Навозов, 1912; Цеханович, 1936; Тихий, 1938). Распространен берш в р. Урал до Оренбурга.

В Волге *L. volgensis* обитает начиная с низовий и опресненного предъустьевое пространства (Александров, 1915). Однако в Северном Каспии, в отличие от судака, далеко в море не заходит (Александров, 1920; Танасийчук, 1951). Берш встречается в Ахтубе (Гольнец, 1907). До сооружения волжских гидростанций в небольших количествах ловился в пределах Саратовской области, Татарской АССР, Горьковской области и в Верхней Волге до Рыбинска (Кесслер, 1870; Грацианов, 1907; Логашев, 1933; Кулемин, 1944; Васильев, 1950; Шмидтов, 1951, 1953; Пирожников, 1954; Чугунова, 1949). В настоящее время изредка встречается в водохранилищах Куйбышевском, Горьковском, Рыбинском (Поддубный, 1959; Шаронов, 1960; Кожевников, 1961; Васильев, 1956). При этом в Рыбинском водохранилище *L. volgensis* сохранился в Волжском отроге и отсутствует в северных участках (Васильев, 1950, 1956; Световидова, 1960). Берш известен для ряда крупных притоков Волги, но и здесь он малочисленнее судака и не поднимается в верхние участки рек так высоко, как последний. Так, *L. volgensis* встречается в Шексне (Кесслер, 1870; Сабанеев, 1892; Грацианов, 1907) и Белом озере, куда он заходил из названной реки. После сооружения плотины в ее истоке берш прижился в Белом озере и стал в нем размножаться, оставаясь, однако, сравнительно малочисленной рыбой (Арнольд, 1927; Дрягин, 1933; Морозова, 1955).

¹ Для р. Северной Двины судак ошибочно указывался Н. Брусиловым (1833).

² В суббореальную эпоху берш обитал в некоторых водоемах Балтийского бассейна (Ладожское озеро), однако в последующий период он здесь вымер (Иностранцев, 1882).

Из других притоков Волги *L. volgensis* отмечался для Оки, Москва-реки, Суры, Самары, Камы, Вятки (Кесслер, 1870; Грацианов, 1907; Каврийский, 1893; Берг, 1949; Чугунова, 1949), но в Каме он крайне редок в среднем течении и отсутствует в верхнем (Меньшиков и Букирев, 1934; Цеханович, 1936).

В бассейне Азовского моря берш встречается лишь в системе р. Дон. В этой реке он обитает вплоть до Воронежской области включительно (Федоров, 1959, 1960), а из притоков — в р. Северный Донец (Чернай, 1852; Грацианов, 1907) и Веселовском водохранилище (Круглова и Бервальд, 1961). В Северном Донце берш нередко отмечается в промысловых уловах на участке от г. Змиева Харьковской области до поселка Белая Калитва Ростовской области (Короткий и Харитонов, 1958).

В созданном на Дону Цимлянском водохранилище *L. volgensis* на первых порах относился к редко встречающимся рыбам (Дрягин, Галкин и Сорокин, 1954; Лапицкий, 1958). Однако в последние годы численность его значительно увеличилась (Доманевский, 1960).

В р. Днепр берш встречался от нижнего течения до Кременчуга (Сабанеев, 1892; Егерман, 1927; Берг, 1949), но в небольших количествах (Амброз, 1956; Кононов, 1959). Единично отмечается для Южного Буга (Книпович, 1923; Амброз, 1956) и Днестра.

В Дунае *L. volgensis* известен для низовий и дельты (Третьяков, 1947; Ляшенко, 1952). Изредка встречается в Тиссе и Мораве (Берг, 1949), довольно многочислен в озере Балатон (Unger, 1931). В литературе приводятся сведения о встречаемости берша в некоторых солоноватоводных лиманах Румынии (Книпович, 1923; Чугунова, 1949).

Еще более ограниченное распространение свойственно морскому судаку *L. marina*. Этот вид известен из северо-восточной части Черного моря, где он обитает в Днепро-Бугском лимане и изредка заходит в низовья Днепра (Сыроватский, 1927; Амброз, 1956), а также Буга (Берг, 1949). Шире *L. marina* распространен в Каспийском море, встречаясь в его более осолоненных частях — в Среднем и Южном Каспии (Чугунова, 1932, 1936, 1949). Причем Каспийский морской судак, в отличие от черноморской популяции, избегает опресненных районов и в реки не заходит (Чугунова и Егерман, 1932; Берг, 1949).

По западному побережью Каспия *L. marina* многочислен от Астары до Сумгаита (Ловецкая, 1946). Единично отмечается в прибрежье Южного Дагестана (Чугунова, 1932). Вдоль иранского побережья Южного Каспия морской судак малочислен, встречаясь в уловах в виде прилова (Недошивин и Ильин, 1929; Кожин, 1957).

Большое промысловое значение *L. marina* имеет у восточного (туркменского) побережья Каспийского моря. Здесь эта рыба обычна на участке от Кизыл-су до Бекдаша, изредка встречаясь к югу до Гасан-Кули (Терещенко, 1951). Севернее морской судак распространен до Сегенды и Мангышлака (Чугунова, 1932).

Таким образом, ареал *L. marina* разорван и носит реликтовый характер.

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что из европеитско-азиатских видов рода *Lucioperca* наиболее широкой экологической валентностью обладает судак *L. lucioperca*. В то же время этот вид и наиболее активен. В Северном Каспии и Азовском море он совершает значительные нерестовые и нагульные миграции. Сравнительно далекие миграции наблюдаются у судака, обитающего в крупных озерах (Александрова и Кудерский, 1964).

В отличие от судака, берш является более редким и малочисленным видом, обладающим меньшей эврибионтностью. Хотя ареалы берша и судака

накладываются друг на друга и оба эти вида обитают совместно во многих водоемах, но *L. volgensis* в озерах встречается редко (Шмидтов, 1953). Кроме того, берш не может проникать так далеко в солоноватые воды, как судак, и если и выходит в море, то придерживается сильно опресненных участков. Далеких миграций этот вид не совершает. В частности, в Северном Каспии нерестовые и иные перемещения *L. volgensis* по протяженности уступают судаку, причем берш не выходит за границы приустьевое пространство Волги (Александров, 1920; Танасийчук, 1951).

Морской судак — солоноватоводная рыба, почти не заходящая в пресные воды. Протяженность его миграций незначительная. В связи с этим у *L. marina* наблюдается тенденция к образованию локальных стад с четко выраженными особенностями в морфологии (Чугунова и Егерман, 1932).

Американские виды рода *Luciperca* встречаются в бассейнах Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Наиболее широким распространением обладает *L. vitreum*. Этот вид с подвидами известен начиная с бассейнов рек Алабама (штат Джорджия), Теннесси (штат Алабама) и Арканзас (к югу от г. Литл-Рок). Далее к северу он обитает в водоемах Восточного Канзаса и бассейне рек Републикан и Платт (штат Небраска), широко распространен в больших реках Южной и Северной Дакоты. В бассейне р. Миссисипи, к северу от ее слияния с Миссури, *L. vitreum* часто встречается в водоемах штатов Миннесота и Висконсин. В частности, он обитает в реках Миннесота, Верхняя Миссисипи, Ред-Ривер, озерах Миль-Лак, Лич, Вермилион, Ред-Лейк, пограничном с Канадой Лесном озере и других. *L. vitreum* отмечается также для р. Огайо с притоками и обилиен в бассейне Великих озер (Jordan, 1877, 1877 а; Jordan and Evermann, 1896; Evermann and Kendall, 1902; Evermann, 1902; Dymond, 1922; Hubbs, 1926; Jordan, Evermann and Clark, 1930; Eddy and Surber, 1947; Rostlund, 1952; Langlois, 1954).

Самым восточным местообитанием *L. vitreum* в Соединенных Штатах Америки является озеро Шамплеин с заливом Миссискуой и реками Ламойле и Уинуски (бассейн р. Св. Лаврентия) (Evermann and Kendall, 1902 а).

Населяя перечисленные выше водоемы бассейна р. Миссисипи и Великих озер (бассейн р. Св. Лаврентия), рассматриваемый вид отсутствует в многочисленных реках, стекающих с Аппалачских гор на восток в Атлантический океан.

В Канаде *L. vitreum* широко распространен в бассейне р. Св. Лаврентия, где встречается не только в Великих озерах, но и во многих озерах, меньших по размерам (озера St. John, Simcoe, Couchiching и др.). Есть этот вид и в самой реке Св. Лаврентия на участке между Штатами Нью-Йорк и Квебек и в нижнем течении (Evermann and Kendall, 1902 б; Rawson, 1930).

Севернее *L. vitreum* обитает в водоемах, относящихся к бассейну Гудзонова залива, где отмечается для некоторых озер (озера Mistassini, Chibogaman) и низовий рек Мус, Олбани, Северн, Хейс. Западнее он указывается для системы рек Саскачеван — Нельсон, населяя здесь реки Ред-Ривер, Саскачеван, озеро Виннипег и др. Обитает в бассейне р. Черчилль. *L. vitreum* широко распространен в системе р. Макензи. Он встречается в озерах Малом Невольничьем, Большом Невольничьем, Большом Медвежьем, реках Пис-Ривер, Макензи. К северу *L. vitreum* распространяется выше Полярного круга, встречаясь у Арктик-Ред-Ривер и в дельте р. Макензи (Wynne-Edwards, 1952; Rostlund, 1952; Walters, 1955; Hubbs and Lagler, 1958; Hewson, 1959; Keleher, 1963).

Ареал второго американского вида *L. canadense* менее обширен. В частности, эта рыба не встречается севернее среднего течения рек Мус и Олбани, верхнего течения р. Северн, озера Виннипег и р. Саскачеван. Но в

бассейне р. Миссури *L. canadense* распространяется несколько далее к западу, по сравнению с *L. vitreum*.

Подобно европейскому судаку *L. luciperca* американский вид *L. vitreum* широко используется в рыбоводных целях (Nordqvist, 1895; Ф. К., 1914; Подлесный, 1928; Черфас, 1940; Davis, 1953). В результате хозяйственной Деятельности ареал его значительно расширился, и эта рыба в настоящее время встречается вплоть до Калифорнии (Evermann and Clark, 1931; Shapovalov, Dill and Cordone, 1959; Kimsey and Fisk, 1960).

Таким образом, ареал рыб рода *Luciperca* носит разорванный характер, состоя из двух частей — Европейско-Западноазиатской и Североамериканской. При этом в Европе и Азии значительная часть ареала тяготеет к бессточным системам Каспийского и Аральского морей, а также слабо связанному с океаном Азово-Черноморскому бассейну (рис. 1).

Указанная особенность ареала судаков давно отмечалась в литературе (Vaillant, 1872; Грацианов, 1907; Берг, 1916; Berg, 1932 и др.). Однако до настоящего времени нет общепринятой точки зрения о путях расселения этих рыб и времени возникновения разрыва их ареала.

По данному вопросу в литературе существует два противоположных мнения. Согласно одним авторам (Грацианов, 1907; Banarescu, 1960) судак проник из Евразии в Северную Америку посредством некогда существовавшей между ними сухопутной связи в области Берингова пролива — Берингии. Другие авторы (Линдберг, 1961, 1962, 1963) полагают, что расселение этих рыб в Северную Америку произошло из Европы через район Исландии. Наконец, по В.Н. Яковлеву (1961, стр. 214), «пути расселения судаков в Америку неясны».

В недавно вышедшей статье А.Н. Световидова и Е.А. Дорофеевой (1963) предполагается, что *Luciperca* проникли в Северную Америку из Европы. Однако при этом не исключается возможность расселения судаков посредством Берингии.

Прежде чем перейти к анализу возможных путей расселения рыб *Luciperca*, рассмотрим взаимную близость всех пяти видов этого рода в систематическом отношении и имеющиеся данные по их ископаемым остаткам.

При рассмотрении данных таблицы 1 прежде всего обращают на себя внимание своеобразные соотношения, наблюдающиеся между европейско-азиатскими видами *L. luciperca* и *L. volgensis*, с одной стороны, и североамериканскими видами *L. vitreum* и *L. canadense*, с другой. Так, *L. volgensis* отличается от близкого вида *L. luciperca* меньшими линейными размерами и меньшими показателями практически для всех счетных признаков (кроме плодовитости). Кроме того, обе рыбы различаются между собой по характеру питания. Судак — ярко выраженный хищник, лишь в первые годы жизни питающийся водными беспозвоночными. В отличие от судака берш поедает не только мелкую рыбу, но и во всех возрастах способен в основном питаться нектобенти-ческими беспозвоночными (Забелин, 1915; Световидов, 1953; Константинов, 1957; Доманевский, 1960).

Подобные же различия свойственны североамериканским видам рода *Luciperca*. Как видно из таблицы 1, *L. canadense* мельче, чем *L. vitreum*. Все счетные признаки у *L. canadense* имеют меньшие показатели по сравнению с *L. vitreum*. Исключением является лишь количество пилорических придатков. Однако здесь следует иметь в виду, что эти придатки у *L. canadense* собраны в две группы, из которых основная содержит от одного до четырех придатков; все они короче желудка. Вторая группа состоит из нескольких (один — три) рудиментарных придатков (Gill, 1894).

В таблице 1 приведены некоторые счетные признаки рыб рода *Lucioperca*.

Таблица 1

Сравнение счетных признаков рыб рода *Lucioperca*

Признаки	В и д ы				
	<i>L. volgensis</i>	<i>L. lucioperca</i>	<i>L. marina</i>	<i>L. vitreum</i>	<i>L. canadense</i>
Длина тела без <i>C</i> (см)	до 45	до 130	до 54—62	до 100	до 45
Лучей в <i>I D</i>	XII—XIV	XIII—XVII	(X) XI—XV (XVI)	XII—XVI	XI—XV
„ во <i>II D</i> колючих	I—II	I—IV	I—IV	I—II	I—II
„ „ <i>II D</i> ветвистых	20—22	19—24	(11) 12—17 (18)	19—21	17—19
„ в <i>A</i> колючих	II	II—IV	I—III	II	II
„ в <i>A</i> ветвистых	9—10	10—13 (14)	8—6	12—14	11—12
Чешуй в боковой линии	70—93	80—97	75—88	83—95	80—95
Количество позвонков	43	45—47 (48)	42—44	46	45
Количество пилорических придатков	3	4—9	5—7	3 (4—5)	4—8
Плодовитость (тыс. икринок)	75—1158	54—1185	13—126	25—284	—
Наличие клыков	есть слабые лишь у молодежи	есть	есть	есть	есть

Примечание. Данные по европейско-азиатским видам — по Бергу, 1949; Чу-гуновой 1949; Лукину и Штейнфельд, 1949; Кудерскому, 1958 а; по североамериканским видам — по Jordan and Evermann, 1896; Hubbs, 1926; Eddy and Surber, 1947; Langlois, 1954.

У *L. vitreum* обычно три пилорических придатка, но их число иногда увеличивается до 4—5 (Eddy and Surber, 1947), причем они имеют такую же длину, как и желудок. Благодаря отмеченному варьированию у отдельных особей обоих видов может наблюдаться одинаковое количество пилорических придатков (Eddy and Surber, 1947).

L. canadense и *L. vitreum* поедают обычно мелкую рыбу (Langlois, 1954), но при этом *L. vitreum* свойствен более хищный характер питания. Что касается *L. canadense*, то у этого вида наблюдается также питание водными насекомыми (Eddy and Surber, 1947).

В дополнение к приведенным данным не лишним будет отметить, что *L. volgensis* и *L. canadense* оказываются более тугорослыми по сравнению с *L. lucioperca* и *L. vitreum* (табл. 2). Если *L. lucioperca* достигает длины 130 см и веса 20 кг (Чугунова, 1949), а *L. vitreum* соответственно 100 см и 11 кг и даже в условиях северных озер (Большое Невольничье озеро) 78 см и 5 кг (Keleher, 1961), то *L. volgensis* и *L. canadense* имеют длину не более 45 см и вес до 1,5 кг (как исключение, 2—3 кг; Чугунова, 1949).

Ареалы *L. volgensis* и *L. canadense* менее обширные, чем у *L. lucioperca* и *L. vitreum*, причем оба первые вида сравнительно малочисленные, в то время как вторые относятся к числу важных промысловых объектов. *L. lucioperca* и *L. vitreum* в своем распространении достигают Полярного круга. В отличие от них *L. volgensis* и *L. canadense* тяготеют к более южным районам.

Таким образом, европейско-азиатские *L. lucioperca* и *L. volgensis* и североамериканские *L. vitreum* и *L. canadense* представляют собой своеобразные пары видов, или образно говоря, виды-спутники.

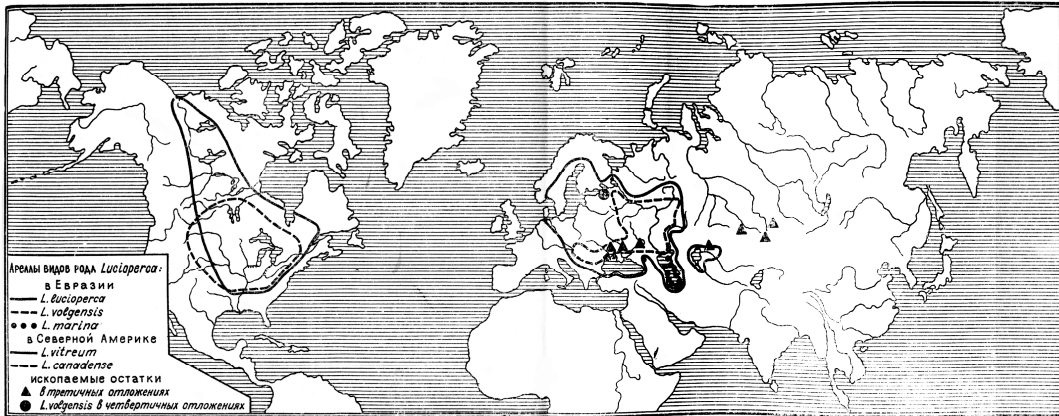


Рис. 1. Географическое распространение рыб рода *Lucioperca*

Несмотря на отмеченный параллелизм в соотношении между обеими парами видов, *L. volgensis* и *L. canadense* достаточно далеки друг от друга в систематическом отношении. Действительно, по счетным признакам *L. canadense* близок к *L. vitreum*. Оба эти вида отличаются от *L. volgensis* меньшим количеством лучей во втором спинном плавнике, большим числом лучей в анальном плавнике, большим количеством чешуи в боковой линии и позвонков. Кроме того, у *L. volgensis* по сравнению с *L. canadense* меньше пилорических придатков, а также слабо развиты клыки, присутствующие лишь у молоди.

Приведенные данные позволяют заключить, что между *L. volgensis* и *L. canadense* нет близкого родства в систематическом отношении. По-видимому, формирование *L. volgensis* и *L. canadense* как самостоятельных видов протекало без непосредственной взаимной связи, поэтому нет оснований выводить один вид из другого. Более правильно считать, что каждый из этих видов сформировался независимо от другого. При анализе параллелизма между *L. lucioperca* и *L. volgensis*, с одной стороны, и *L. vitreum* и *L. canadense*, с другой, обращает на себя внимание определенная аналогия, наблюдающаяся для упомянутых пар видов и для *Perca fluviatilis* с подвидами. Как известно, *P. fluviatilis* образует крупную быстрорастущую и мелкую тугорослую формы (Свидерская, 1930; Тюрин, 1935). Мелкий окунь, населяющий некоторые малокормные малые озера, отличается от типичного быстрорастущего не только меньшими максимальными размерами и замедленностью темпа роста, но и пониженными показателями для счетных признаков (Покровский, 1930, 1951; Мельянцев, 1949). Кроме того, мелкий окунь питается в основном беспозвоночными зоопланктона и бентоса, крупный — хищничает (Мельянцев, 1949; Кудерский, 1962 а).

Указанная аналогия между четырьмя видами *Lucioperca* и подвидами *Perca fluviatilis*, несомненно, заслуживает внимания, поскольку она проявляется у рыб одного и того же семейства. В отличие от окуня, внутривидовые формы у которого, по-видимому, не стойкие и способны переходить одна в другую, у рыб рода *Lucioperca* сформировались относительно стабильные пары видов, достаточно четко различающиеся между собою. В частности, *L. lucioperca* и *L. volgensis* различаются не только по приведенным в таблице 1 счетным признакам. По А.Н. Световидову и Е.А. Дорофеевой (1963), *L. volgensis* сильно отличается от *L. lucioperca* краниологически. Меньшие различия наблюдаются между *L. vitreum* и *L. canadense*. Однако не исключено, что в ходе дальнейшего изучения рыб рода *Lucioperca* возникнет необходимость в уточнении видовой самостоятельности некоторых из упомянутых выше видов.

Линейный и весовой рост некоторых видов рода *Luciperca*

Вид	Возраст (лет) ¹														
	1, 1+	2, 2+	3, 3+	4, 4+	5, 5+	6, 6+	7, 7+	8, 8+	9, 9+	10, 10+	11, 11+	12, 12+	13, 13+	14, 14+	15, 15+
	Д л и н а, с м														
<i>L. luciperca</i>	20,6	28,0	34,3	41,2	46,8	53,0	59,1	65,2	68,0	—	—	—	—	—	—
<i>L. volgensis</i>	—	—	20,8	25,5	29,9	32,1	36,5	38,2	42,0	—	—	—	—	—	—
<i>L. vitreum</i>	12,3	16,9	20,7	27,5	31,2	31,5	33,5	40,7	42,6	45,7	47,2	49,2	—	53,5	57,2
<i>L. canadense</i>	—	—	20,6	22,9	27,0	27,4	28,8	31,8	33,7	33,0	33,0	36,2	36,2	—	—
	В е с, г														
<i>L. luciperca</i>	118	303	481	909	1356	1953	2860	3740	4275	—	—	—	—	—	—
<i>L. volgensis</i>	—	—	125	227	369	447	640	780	1097	—	—	—	—	—	—
<i>L. vitreum</i>	43	71	113	269	411	439	539	879	950	1418	1418	1956	—	2041	3856
<i>L. canadense</i>	—	—	99	113	255	255	269	425	532	432	397	567	652	—	—

Примечание. Данные по росту *L. luciperca* и *L. volgensis* из района Волги, у Тетюшей (Лсгашер, 1933), *L. vitreum* и *L. canadense* — из озера Nipigon (Hart, 1928).

¹ Для *L. luciperca* и *L. volgensis* 1+, 2+, 3+ и т. д., для *L. vitreum* и *L. canadense* — 1, 2, 3 и т. д.

Исходя из изложенных данных, можно предположить, что на определенном этапе истории рода *Luciperca* от прародительского вида ответвились две формы, одна из которых дала начало паре *L. luciperca* — *L. volgensis*, вторая *L. vitreum* — *L. canadense*.

Естественно возникает вопрос, какие из рассмотренных четырех видов ближе к исходной форме. К.Г. Константинов (1957), анализируя данные по развитию окуневых рыб, считает, что видообразование шло в направлении от *L. volgensis* к *L. luciperca*. Однако имеющиеся палеонтологические данные свидетельствуют о более раннем появлении *L. luciperca*.

По В. Н. Яковлеву (1961), наиболее древние ископаемые остатки рыб рода *Luciperca* известны из верхнего олигоцена Приаралья. В Верхнем олигоцене — среднем или нижнем миоцене в водоемах Зайсанской впадины обитал *L. zaissanicus*, близкий к современному *L. luciperca* (Лебедев, 1959)¹. Остатки мелких *Luciperca* отмечаются в миоплиоценовых отложениях Чуйской степи (Горный Алтай), а кости судака — в плиоценовых отложениях по р. Ишиму (Лебедев, 1959); Сычевская и Девяткин, 1962). По В. И. Таращуку (1962), *L. luciperca* и *L. zaissanicus*, а также ближе не определенные остатки *Luciperca* обнаружены в нижне-, средне- и вехнеплиоценовых отложениях районов Одессы, Запорожья, Херсона. В низовьях р. Дон *L. luciperca* встречается в пограничных горизонтах третичного и четвертичного времени (Лебедев, 1960).

Многочисленны находки костей *L. luciperca* в четвертичных отложениях в пределах границ современного ареала (Stolpe, 1872, 1873; Lonnberg, 1908; Ekman, 1922; Horner, 1946 — 1948; Kalela, 1955 — 1956; Лебедев, 1960).

¹ По В.Н. Яковлеву (1964), остатки *Luciperca* обнаружены в миоценовых отложениях острова Ольхон (озеро Байкал).

В отличие от судака остатки берша в третичных отложениях пока не обнаружены¹. Редки они в осадках четвертичного времени (Лебедев, 1960), причём вне ареала известно лишь одно местонахождение костей берша у южного берега Ладожского озера (Иностранцев, 1882)².

На основании палеонтологических материалов филогенетические взаимоотношения между *L. lucioperca* и *L. volgensis* могут быть представлены в следующем виде: *L. zaissanicus* → *L. lucioperca* → *L. Volgensis*, либо *L. zaissanicus* → *L. lucioperca*. В этом случае отличия *L. volgensis* от *L. lucioperca* следует рассматривать как изменения, вызванные обитанием при более высокой температуре внешней среды (отсюда сокращение числа позвонков, лучей в плавниках и пр.) и меньшей обеспеченностью хищной пищей. В силу последней причины клыки, хорошо развитые у *L. lucioperca* и *L. zaissanicus*, исчезают у взрослых *L. volgensis*. Кроме того, у берша уменьшается число пилорических придатков, количество которых, как показал А.Н. Световидов (1953), находится в связи с размерами поедаемых рыбой кормовых организмов.

Среди видов *Lucioperca* своеобразное положение свойственно *L. marina*, как это видно из таблиц 1 и 4, содержащих данные по счетным и пластическим признакам. Названный вид во многом сходен и с североамериканскими и с европейско-азиатскими представителями рода *Lucioperca*, занимая как бы промежуточное положение. Наряду с этим по ряду признаков *L. marina* ближе к североамериканским видам, чем к *L. lucioperca* и *L. volgensis*. В частности, такое соотношение наблюдается в особенностях конфигурации черепа (Световидов и Дорофеева, 1963).

Таблица 3

Сравнение сетных признаков различных форм *Perca fluviatilis* L.
(по В. В. Покровскому, 1951)

Признаки	Типичный окунь <i>P. fluviatilis fluviatilis</i>		Медленнорастущий окунь <i>P. fluviatilis gracilis</i>	
	колебания	средние	колебания	средние
Лучей в I D	XIV—XVI	15,7	XIV—XVI	15,05
„ „ II D	I—III 12—17	16,18*	I—III 12—16	15,86*
„ „ P	13—16	14,77*	13—16	14,69*
„ „ A	II (7) 8—10	8,55**	II (7) 8—10	8,38**
Чешуй в боковой линии	62—74	67,52	(61) 63—72	65,60
Количество позвонков	41—43	41,92	40—42	41,44

* Для всех лучей.

** Для мягких лучей.

¹ Описанный Б.А. Штылько (1934) из неогеновых отложений Западной Сибири *Leobergia sibirica* близок не к бершу, как первоначально определил Б.А. Штылько, а к роду *Aspro* (Яковлев, 1963).

² Интересно отметить, что остатки берша найдены здесь в отложениях теплого суббореального времени. Таким образом, существование пары *L. lucioperca* — *L. volgensis* в более теплых участках ареала характерно не только для современного периода, но наблюдалось и в прошлом.

Отмеченная особенность *L. marina*, по-видимому, не случайна. Анализируя материалы таблиц 1 и 4, можно предположить, что *L. marina* наиболее близок к исходной форме, давшей начало роду *Lucioperca*. Об этом прежде всего свидетельствует то, что морской судак как бы совмещает в себе многие признаки, свойственные прочим видам *Lucioperca*. Кроме того, следует учитывать, что *L. marina* обитает в солоноватых водах, и условия существования его, по-видимому, наиболее близки к тем, в которых жили предки *Lucioperca*. Современный разорванный ареал *L. marina* носит реликтовый характер и свидетельствует о более широком географическом распространении этой рыбы в прежние эпохи.

Принимая во внимание вышеизложенное, филогенетические отношения рыб рода *Lucioperca* могут быть представлены в виде схемы (рис. 2).

Изложенные материалы о близости отдельных видов *Lucioperca* в систематическом отношении и палеонтологические данные важны для понимания истории формирования ареала этого рода.

Уже в олигоцене исходная солоноватоводная форма, возможно близкая к *L. marina*, дала начало пресноводному виду *L. zaissanicus*. В конце олигоцена — начале миоцена эта рыба обитала в пресных водах Западной Сибири. В плиоцене в названном районе начал встречаться судак *L. lucioperca*, а на Украине — *L. lucioperca* совместно с *L. zaissanicus*. Таким образом, в неогене *L. zaissanicus* и *L. lucioperca* были широко распространены во внутренних водоемах от Алтая на востоке почти до Карпат на западе.

Евразийская часть ареала пресноводных *Lucioperca* непосредственной связи с североамериканской частью, по-видимому, не имела. Об этом свидетельствует отсутствие в Северной Америке представителей *Lucioperca*, близких к *L. lucioperca*, и сходство *L. vitreum* и *L. canadense* с солоноватоводным *L. marina*. В то же время близость морского судака *L. marina* и пресноводных американских *Lucioperca* указывает на наличие связи между ними через солоноватые воды.

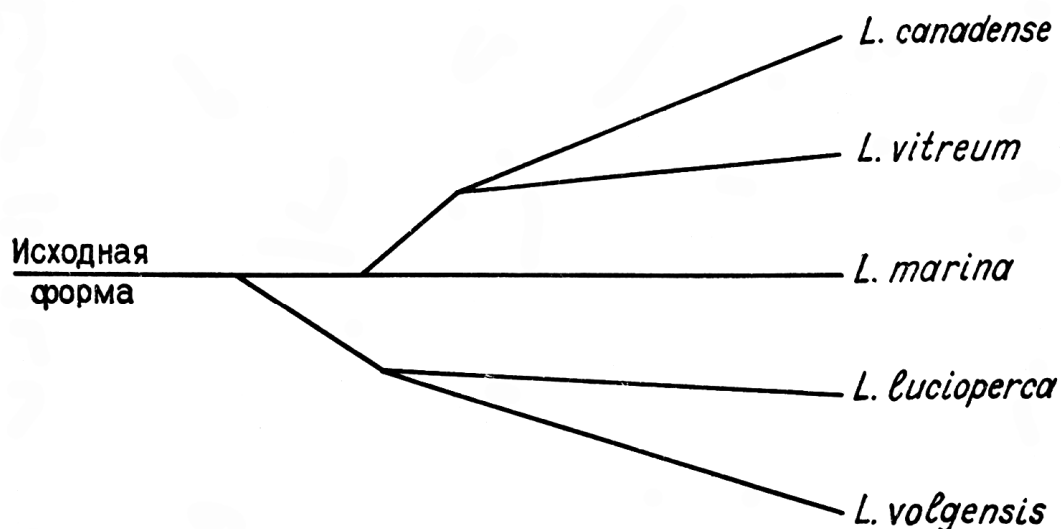


Рис. 2. Схема видообразования у рыб рода *Lucioperca*

Учитывая, что *L. marina*, с одной стороны, и *L. vitreum* — *L. canadense*, с другой, различаются между собой также четко, как *L. marina* и *L. lucioperca* — *L. volgensis*, можно считать, что эта связь почти столь же древняя, как и время отщепления *L. zaissanicus* — *L. lucioperca* от исходной формы. Иными словами, время проникновения рыб рода *Lucioperca* в пресные воды Северной Америки следует датировать концом палеогена.

Следовательно, хотя *L. marina* или близкие к нему формы в ископаемом состоянии пока не обнаружены, что прежде всего следует отнести за счет слабой изученности солоноватоводной третичной ихтиофауны, можно с достаточной вероятностью предположить, что этот вид (или сходный с ним) в конце палеогена и в неогене населял прибрежные участки южных морей, обладающие пониженной соленостью. При этом палеогеновый морской судак в своем распространении не ограничивался районами современных Черноморского и Каспийского бассейнов, а расселялся вдоль побережий к западу вплоть до Северной Америки, где, так же, как в Европе и Азии, проник в пресные воды¹.

Таблица 4

Сравнение пластических признаков и окраски рыб рода *Lucioperca*

<i>L. volgensis</i>	<i>L. lucioperca</i>	<i>L. marina</i>	<i>L. vitreum</i>	<i>L. canadense</i>
Щеки сплошь покрыты чешуей	щеки голые или покрыты чешуей только сверху	щеки голые или почти голые	щеки покрыты редкой чешуей	щеки, оперкулум и верх головы покрыты чешуей
У конца <i>ID</i> нет темного пятна	у конца <i>ID</i> нет темного пятна	у конца <i>ID</i> обычно темное пятно	у конца <i>ID</i> большое темное пятно	у конца <i>ID</i> нет темного пятна
Спинные плавники с рядами темных пятен	спинные плавники с рядами темных пятен	темные пятнышки на <i>IID</i>	спинные плавники с неясными темными крапинками	спинные плавники с рядами темных пятнышек
На теле 8—12 поперечных полос	на теле 8—12 поперечных полос	поперечных полос на теле обычно нет, реже они присутствуют	поперечных полос на теле нет	поперечных полос на теле нет
Ширина лба меньше или равна диаметру глаза	ширина лба меньше или равна диаметру глаза	ширина лба значительно больше диаметра глаза	ширина лба больше диаметра глаза	—
Верхняя челюсть доходит кзади до вертикали середины глаза или чуть дальше	верхняя челюсть заходит за задний край глаза	верхняя челюсть доходит до заднего края зрачка или почти до заднего края глаза	верхняя челюсть заходит кзади за вертикаль середины глаза, достигая заднего края орбиты	верхняя челюсть заходит кзади за вертикаль середины глаза, достигая заднего края орбиты
Расстояние между брюшными плавниками меньше ширины их основания	расстояние между брюшными плавниками меньше ширины их основания	расстояние между брюшными плавниками меньше или равно ширине их основания	расстояние между брюшными плавниками равно ширине их основания	расстояние между брюшными плавниками равно ширине их основания
Спинные плавники соприкасаются	спинные плавники разделены небольшим промежутком или соприкасаются	спинные плавники немного раздвинуты или соприкасаются	спинные плавники хорошо разделены; расстояние между ними больше диаметра глаза	спинные плавники хорошо разделены; расстояние между ними больше диаметра глаза

Проникновение морского судака так далеко на запад было возможно благодаря существованию в палеогене сухопутной связи Европы и Северной Америки. В пределах суши, располагавшейся между Европой и Америкой, по-видимому, существовали крупные речные системы, эстуарные участки которых могли быть использованы палеогеновым морским судаком для Расселения.

Из предыдущего текста следует, что в первой половине третичного периода рыбы рода *Lucioperca* имели непрерывный или почти непрерывный ареал, протягивающийся от Западной Сибири до восточной части Северной Америки. Впоследствии произошел разрыв ареала, обусловленный нарушением сухопутной связи Европы и Америки и возникновением в промежуточных районах условий среды, не пригодных для обитания *Lucioperca*.

¹ Аналогичное мнение о путях проникновения *Lucioperca* в водоемы Америки высказывают А.Н. Световидов и Е.А. Дорофеева (1963).