

УДК 597.583.1.574.24.574.56

## К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК В ПОПУЛЯЦИЯХ РЕЧНОГО ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS*

© 2013 г. А. Е. Бобырев

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

E-mail: abobyrev@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2013 г.

Разработана и исследована имитационная модель внутрисезонной динамики роста молоди речного окуня *Perca fluviatilis* на первом году жизни. Модель построена на биоэнергетических принципах и содержит описания основных физиологических процессов утилизации энергии, поступающей с пищей, включая соматический рост, траты на метаболизм и потерю части энергии с выделениями и непереваженными остатками пищи. Предполагается наличие двух разделённых в пространстве биотопов, различающихся условиями питания и условно обозначаемых как “прибрежье” и “пелагиаль”. Переход из прибрежного биотопа в пелагический происходит по мере истощения кормовых ресурсов в прибрежном биотопе при условии снижения реального рациона до заданного порогового уровня. Показано, что характер суммарного распределения особей генерации по массе, формирующегося к концу сезона роста, зависит главным образом от интенсивности обмена между биотопами. Соотношение численности молоди, локализуемой в разных биотопах, определяется пороговой величиной рациона, мотивирующей рыб к перемещению, а также продолжительностью нереста и, соответственно, периода вылупления личинок из икры.

**Ключевые слова:** речной окунь *Perca fluviatilis*, рост, экологические формы, биоэнергетика, имитационное моделирование.

DOI: 10.7868/S0042875213060015

Многим видам рыб с широким ареалом свойственна высокая экологическая пластичность, обусловленная разнообразием условий существования в водоёмах разных географических зон. Такого рода экологическая пластичность затрагивает практически все параметры жизненного цикла рыб, в том числе продолжительность жизни, сроки созревания, индивидуальную и популяционную плодовитость, темп роста и прочие.

Одним из видов, у которых внутривидовая изменчивость параметров жизненного цикла выражена особенно ярко, является речной окунь *Perca fluviatilis* (Шатуновский, Рубан, 2013), при этом наиболее “подвижным” параметром представляется темп роста. Помимо широкой географической изменчивости роста (Попова, 1971) для окуня многих водоёмов характерно образование экологических форм, представленных медленно- и быстрорастущими особями (Медников, 1963; Ширкова, 1966; Самохвалова, 1971; Конобеева и др., 1980; Спановская, Григораш, 1980; Кизина, Макарова, 1993; Дгебуадзе, 2001; Дятлов, 2002). В целом окунь принадлежит к видам с достаточно медленным темпом роста, что создаёт известные проблемы при попытках использовать его в качестве объекта аквакультуры. Тем не менее при повышенной температуре воды (23°C) за два года

удаётся дорастить его молодь до товарной массы – 350 г (Mélard et al., 2004); при этом за первые 3 мес. выращивания средняя индивидуальная масса увеличивается в 650 раз – с 0.007 до 4.56 г (Babiak et al., 2004). Естественно, в природных условиях подобный ростовой потенциал практически никогда не реализуется, более того, популяции окуня ряда водоёмов Европы и России отличаются крайней тугорослостью. Такая ситуация наблюдается, в частности, в мелких дистрофных водоёмах Карелии и Финляндии, где окунь является единственным представителем ихтиофауны (Жаков, 1984). Окунь способен занимать одновременно три ниши, выступая как планктофаг, бентофаг и хищник, что даёт ему возможность образовывать устойчивую саморегулирующуюся биологическую систему (Жаков, 1974). Одной из причин тугорослости может быть дефицит рыбной пищи, в результате которого переход на хищный образ жизни не реализуется и темп роста сильно замедляется (Deelder, 1951).

Согласно общепринятому мнению, образование экологических форм у окуня происходит уже на ранних этапах онтогенеза в результате того, что особи одной генерации оказываются в неодинаковых условиях и дифференцируются по характеру питания и темпу роста (Ильина, 1978; Спанов-

ская, Григораш, 1980; Дгебуадзе, 2001; Шатуновский, Рубан, 2013). Подобная дифференциация является адаптивной (Svanbäck, Eklöv, 2003) и имеет следствием соответствующие расхождения в морфологии и поведении рыб (Stolbunov, Pavlov, 2006; Olsson et al., 2007). Очевидно, что неодинаковость условий подразумевает действие либо пространственного фактора, проявляющегося в биотопической неоднородности среды, либо временного фактора, связанного с растянутостью нереста. На возможность формирования бимодальных размерных распределений особей одной генерации вследствие растянутости нереста указывал, в частности, Рикер (1983). Применительно к окуню Ладожского озера такого объяснения формирования разноразмерных экологических группировок придерживается Дятлов (2002): растянутость нереста означает соответственно и растянутость периода вылупления личинок из икры. Молодь, поздно вылупляющаяся из икры, оказывается в неблагоприятных температурных и кормовых условиях, в результате чего медленнее растёт и на всю жизнь остаётся в прибрежной зоне.

Цель исследования — анализ роли пространственного и временного факторов в процессах образования разноразмерных группировок окуня в пределах одного водоёма с использованием средств имитационного математического моделирования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Используемая в настоящей работе имитационная модель воспроизводит внутрисезонную динамику роста молоди рыб в течение 1-го года жизни, смертность при этом не учитывается. Модель построена на биоэнергетических принципах и содержит описания основных физиологических процессов утилизации энергии, поступающей с пищей ( $C$ ), включая соматический рост ( $\Delta B$ ), траты на метаболизм ( $R$ ), а также потерю части энергии с выделениями ( $U$ ) и непереваженными остатками пищи ( $F$ ):  $C = \Delta B + R + U + F$ . Траты на метаболизм ( $R$ ) в свою очередь подразделяются на компоненты, соответствующие стандартному обмену ( $R_S$ ), активному обмену ( $R_A$ ) и тратам на процессы ассимиляции пищи (пищевому обмену,  $R_D$ ):  $R = R_S + R_A + R_D$ .

Модель предполагает наличие двух разделённых в пространстве биотопов, условно обозначаемых как “прибрежье” и “пелагиаль” и различающихся условиями питания. Динамика биомассы кормовых организмов (зоопланктона) в обоих биотопах описывается с помощью разностного аналога логистического уравнения с заменой функции  $f(B_t)$ , предотвращающей появление отрицательных значений биомассы (Ризниченко, Рубин, 2004):

$$B_{t+1} = B_t \exp\left(r\left(1 - \frac{B_t}{K}\right)\right),$$

где  $B_t$  — биомасса кормовых организмов в момент времени  $t$ ,  $B_{t+1}$  — биомасса в последующий момент времени,  $r$  — коэффициент популяционного роста,  $K$  — ёмкость среды (предельная плотность насыщения). Численные значения параметров могут быть специфичными для каждого из биотопов.

В зависимости от географической широты местообитания продолжительность сезона роста окуня может составлять от 3–4 мес. (озёра северной Финляндии) до 8 мес. (балканские озёра) (Thorpe, 1977). В модели общая продолжительность сезона роста предполагается равной 150 сут., временной шаг составляет 1 сут. В начальный момент времени вся моделируемая популяция рыб локализуется в прибрежной зоне, т.е. вблизи нерестилищ. При растянутом нересте молодь окуня появляется в прибрежном биотопе равными долями в течение периода заданной продолжительности. Известно, что для окуня характерна высокая вариабельность дефинитивной массы икры (Самохвалова, 1971; Володин, 1979), что в свою очередь означает высокую вариабельность размеров вылупляющихся из икры личинок (Павлов, 2010). Учитывая это обстоятельство, начальная масса особей в модели задаётся как случайная величина, распределённая по нормальному закону.

Индивидуальные темпы потребления пищи полагаются зависимыми от обилия кормовых организмов и описываются с помощью аналога трофической функции Холлинга II типа:

$$C = \frac{aWB}{b+B}, \quad (1)$$

где  $C$  — потребление пищи (в единицах массы),  $W$  — индивидуальная масса тела,  $B$  — биомасса кормовых организмов,  $a$  — максимальный рацион, выраженный в долях массы тела,  $b$  — константа полунасыщения. Предполагается, что особи обладают равной конкурентоспособностью. Симметрия внутривидовых конкурентных отношений при расчёте индивидуальных темпов потребления пищи обеспечивается случайным характером перебора элементов массива, содержащего сведения о физиологическом состоянии рыб.

Переход из прибрежного биотопа в пелагический происходит (с определённой вероятностью) по мере истощения кормовых ресурсов в прибрежном биотопе при условии снижения реального рациона до заданного порогового уровня (выраженного в процентах максимального рациона).

Модель параметризована по данным литературы, относящимся к разным популяциям окуня из водоёмов России и северной Европы, и направлена на изучение механизмов, обеспечивающих возникновение и устойчивое существование в

## Параметры имитационной модели

Параметры	Обозначение и размерность	Значение
Численность молоди	$N$ , экз.	5000
Средняя начальная масса тела	$W_0$ , г	0.01
Коэффициент вариации начального распределения по массе	$CV$ , %	0–30
Зависимость трат на общий обмен от массы тела:		
– коэффициент пропорциональности	–	0.064
– показатель степени	–	0.78
Зависимость величины рациона от массы тела:		
– коэффициент пропорциональности	–	17.849
– показатель степени	–	–0.142
Константа полунасыщения трофической функции:		
– прибрежный биотоп	$b_1$ , г	15000
– пелагический биотоп	$b_2$ , г	13000
Вероятность миграции в пелагический биотоп	$P$ , % сут. <sup>-1</sup>	0–50
Пороговая величина рациона (относительно максимально-го), мотивирующая переход в пелагический биотоп	$Q$ , %	20–70
Продолжительность нереста	–/ сут.	1–30
Коэффициент популяционного роста зоопланктона	$r$ , сут. <sup>-1</sup>	0.45
Ёмкость среды для зоопланктона:		
– прибрежный биотоп	$K_1$ , г	50000
– пелагический биотоп	$K_2$ , г	100000

пределах одного водоёма разных экологических форм этого вида. Численные значения параметров представлены в таблице.

По данным Кудринской (1973), суточные траты личинок окуня на общий обмен ( $R$ ) связаны с массой тела ( $W$ ) степенной зависимостью:  $R = 0.064W^{0.78}$ . Вклад отдельных компонент обмена в общую величину может считаться примерно равным (Винберг, 1956). Известно, тем не менее, что траты на пищевой обмен ( $R_D$ ) зависят от величины рациона, при этом у ряда видов рыб эта зависимость носит линейный характер (Бретт, Гроувс, 1983). Для молоди окуня (массой тела 12 г) соотношение между пищевым и рутинным обменом варьирует от 0.8 при поддерживающем рационе до 1.7 – при максимальном (Solomon, Brafield, 1972). В модели предполагается, что компонента трат на пищевой обмен линейно возрастает по мере увеличения реального рациона рыб с угловым коэффициентом 1.7. Суммарные потери энергии с выделением и непереваженными остатками пищи ( $U + F$ ) у окуня относительно постоянны и составляют 26–32% (Craig, 1987). В модели величина этих потерь принята равной 30%.

Параметры трофической функции подобраны таким образом, чтобы воспроизводимая моделью сезонная динамика роста не противоречила наблюдаемым данным (масса тела, достигаемая к концу сезона роста, составляет около 20–30 г).

Выполнение данного требования предполагает, что параметр  $a$  в уравнении (1) не является константой, а представляет собой убывающую функцию от массы тела:  $a = f(W)$ . Снижение относительного рациона по мере роста рыб является общей закономерностью (Бретт, Гроувс, 1983). По данным Кудринской (1973), суточный рацион окуня на личиночных стадиях развития может достигать 40.5% массы тела. Аналогичные сведения (до 43% массы тела в сутки) приводятся для молоди жёлтого американского окуня *Perca flavescens* (Mills, Forney, 1981) – вида, экологически сходного с европейским речным окунем (Thorge, 1977). В дальнейшем при увеличении массы особей относительный рацион снижается. Данные, представленные Кудринской (1973), достаточно хорошо ( $R^2 = 0.84$ ) аппроксимируются степенной функцией:  $C = 17.849W^{-0.142}$ , где  $C$  – суточный рацион, % массы тела;  $W$  – масса тела, г (рис. 1). Предполагая, что максимальный возможный рацион на 10% превышает его наибольшие наблюдаемые значения, получаем для параметра  $a$  уравнения (1):  $a = (17.849W^{-0.142} + 10) / 100$ , где  $a$  имеет смысл максимального суточного рациона, выраженного в долях массы тела. Неравноценность биотопов по условиям питания молоди окуня передаётся в модели за счёт более высокого значения константы полунасыщения при питании в прибрежной зоне ( $b_1$ ) по сравнению с пела-

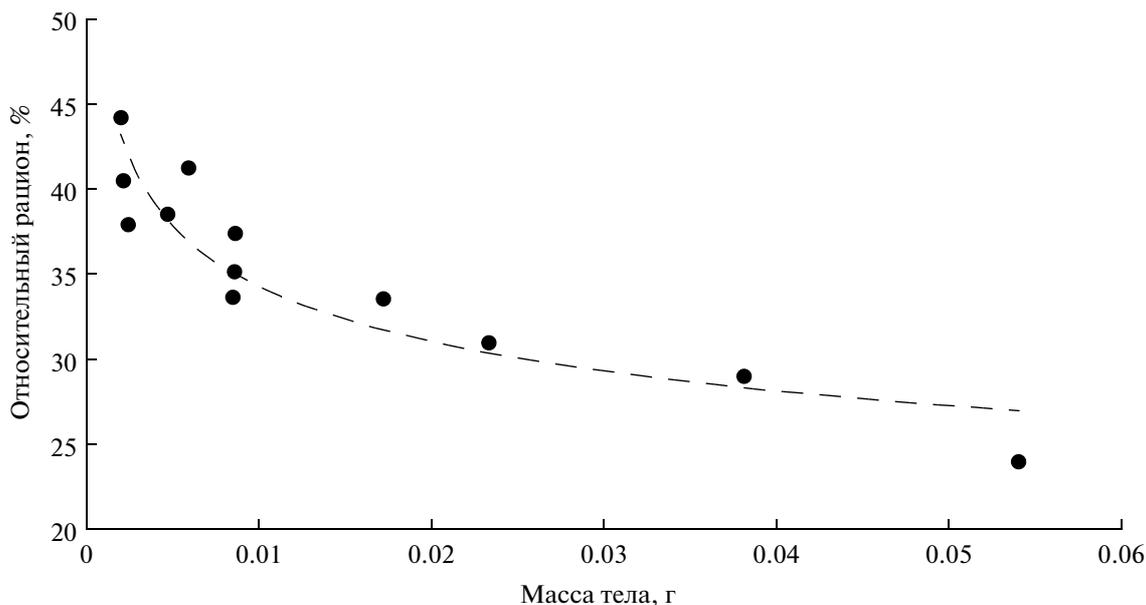


Рис. 1. Зависимость относительного рациона молоди окуня *Perca fluviatilis* от массы тела: (●) — эмпирические данные (по: Кудринская, 1973), (---) — аппроксимирующая функция.

гической ( $b_2$ ) (таблица). Из этого следует, что при равной концентрации кормовых организмов питание в пелагическом биотопе оказывается более эффективным и обеспечивает более высокий рацион.

Коэффициент популяционного роста зоопланктона принят равным  $0.45 \text{ сут.}^{-1}$ , что соответствует эмпирическим данным, относящимся к планктонным ракообразным рода *Daphnia* (Rinke, Vijverberg, 2005; Gliwicz, Maszczyk, 2007; Rinke et al., 2008). Плотность насыщения популяции зоопланктона в пелагическом биотопе ( $K_2$ ) превышает таковую в прибрежном ( $K_1$ ) (таблица).

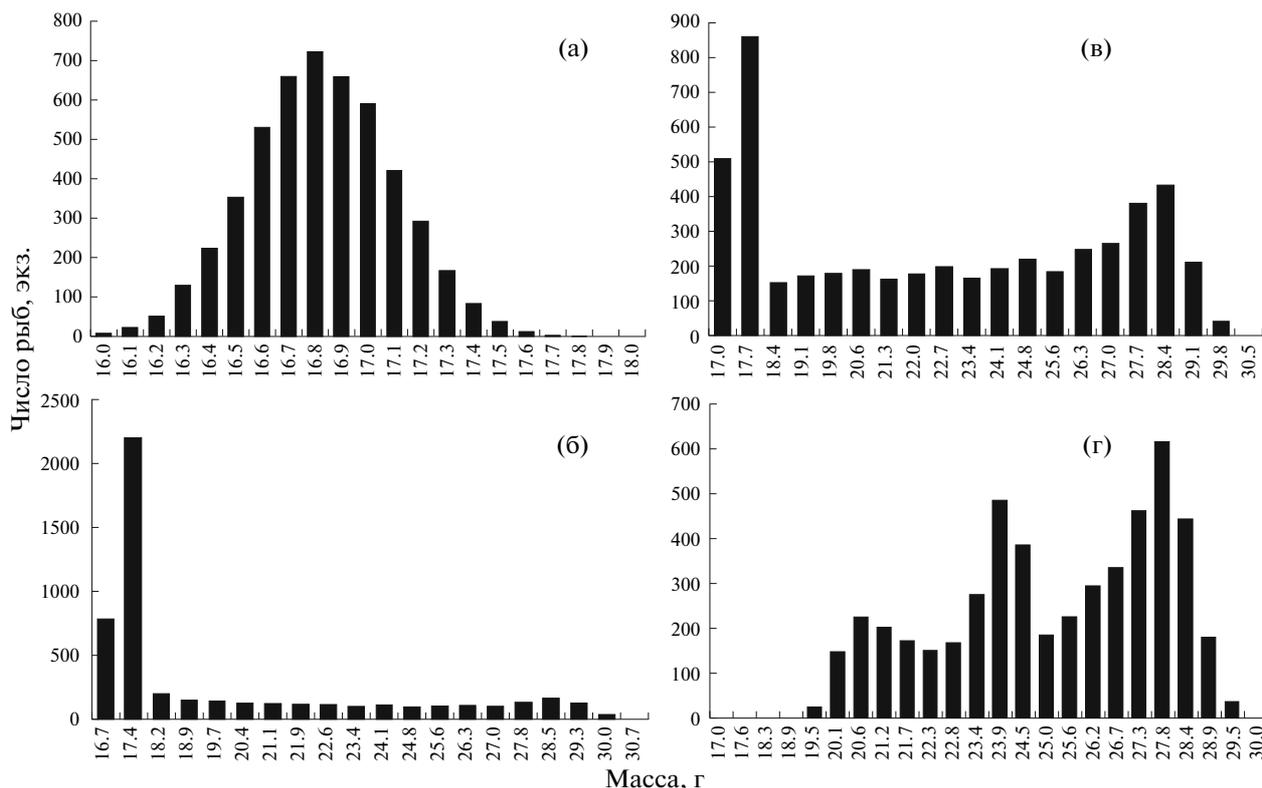
К числу варьируемых параметров модели относятся: предельная плотность насыщения кормовых организмов в прибрежном и пелагическом биотопах, параметры трофической функции (константа полунасыщения), вероятность перехода молоди окуня в пелагический биотоп при дефиците пищи в прибрежном, пороговое значение реального рациона, мотивирующее рыб к миграции из одного биотопа в другой, коэффициент вариации начального распределения особей по массе тела, продолжительность периода нереста. Расчётный алгоритм модели записан и реализован в программной среде Borland Delphi 7.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования модели указывают на то, что наиболее сильное влияние на итоговую картину распределения молоди рыб по биотопам оказывают параметры вероятности перехода из

одного биотопа в другой и пороговое значение реального рациона, стимулирующее этот переход. В ситуациях, когда эта вероятность невелика ( $<10\%$ ), что может интерпретироваться как следствие пространственной удалённости биотопов или повышенного риска, сопровождающего миграцию, к окончанию сезона формируется чёткая многовершинность суммарного распределения особей генерации по массе. Зависимость характера этого распределения от вероятности перехода из прибрежного биотопа в пелагический представлена на рис. 2. В отсутствие возможности подобного перехода ( $P = 0\%$ , рис. 2а) вся молодь локализуется в прибрежной зоне, а итоговое распределение особей по массе оказывается унимодальным, близким к нормальному. Увеличение потребностей в пище по мере роста рыб достаточно быстро приводит к истощению кормового ресурса, в результате чего рост приостанавливается и итоговые показатели средней массы тела не превышают 17 г. Следует отметить, что для небольших северных озёр эффекты подрыва молодью окуня собственной кормовой базы довольно типичны и воспроизведены, в частности, в ранее разработанных моделях динамики его популяций (Меншуткин, 1971; Жаков, 1984).

Увеличение вероятности перехода в пелагический биотоп при дефиците пищи в прибрежном приводит к соответствующим трансформациям распределения по массе. При  $P = 2\%$  в сутки (рис. 2б) около 40% рыб по окончании сезона мигрируют в пелагиаль. Процесс откочёвки при этом оказывается растянутым во времени почти на 1.5 мес., в силу чего в правой части распределе-



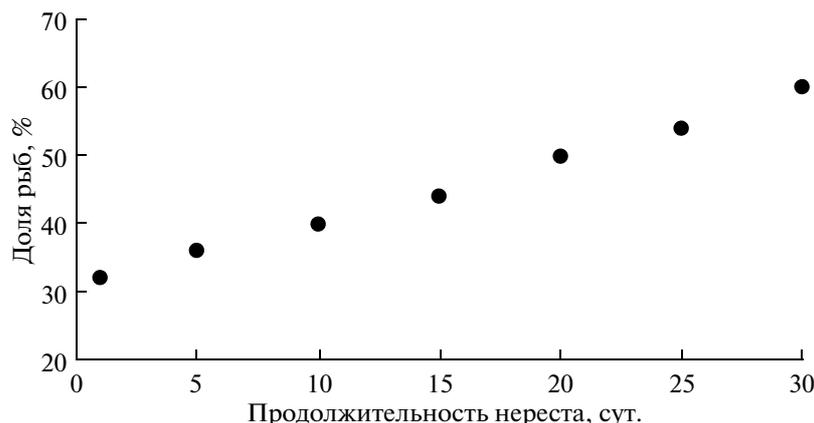
**Рис. 2.** Распределение молоди окуня *Perca fluviatilis* по массе в конце сезона роста в зависимости от вероятности перемещения рыб в пелагический биотоп ( $P$ ) при дефиците пищи в прибрежном: а –  $P = 0\%$ ; б –  $P = 2\%$ ; в –  $P = 5\%$ ; г –  $P = 8\%$  в сутки. Параметры модели:  $Q = 50\%$ ,  $CV = 0\%$ , нерест одномоментный; неизменяемые параметры см. в таблице.

ния формируется достаточно длинный «хвост», представленный рыбами, прибывшими в пелагическую зону в разные сроки. Дальнейшее возрастание миграционной активности приводит к существенному увеличению численности молоди, перемещающейся к окончанию сезона в пелагический биотоп. При  $P = 5\%$  в сутки (рис. 2в) их доля составляет около 75% численности генерации; при  $P = 8\%$  (рис. 2г) – более 90%. Вследствие разрежения популяции окуня в прибрежной зоне улучшаются условия питания за счёт ослабления конкуренции, в результате чего левая граница распределения постепенно смещается в область более высоких значений массы тела. В последнем случае ( $P = 8\%$ , рис. 2г) немногочисленные рыбы, оставшиеся в прибрежье, получают преимущество перед мигрантами, поскольку популяция зоопланктона восстанавливает свою численность и обеспечивает благоприятные для роста условия. Общее распределение особей генерации по массе при этом может приобретать достаточно сложную форму.

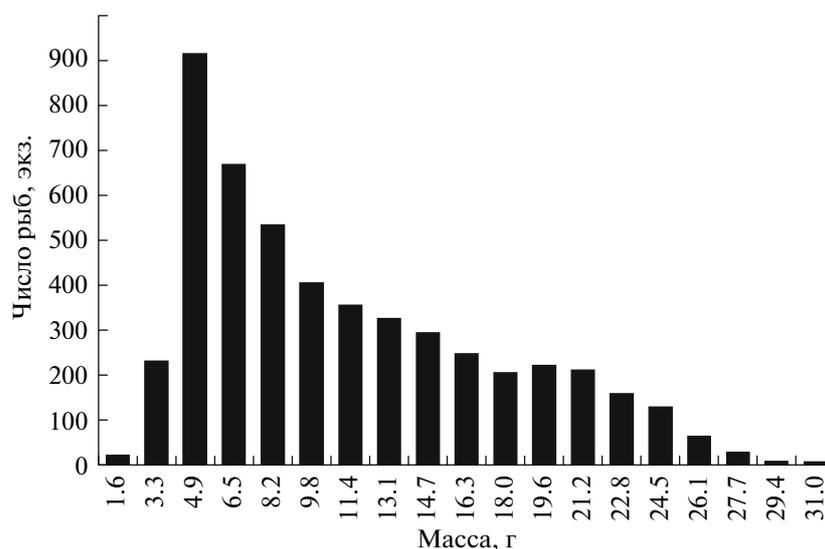
Результаты имитационных экспериментов свидетельствуют, что характер результирующих распределений зависит от степени индивидуальной вариабельности по массе тела в начальный момент времени. При возрастании коэффициен-

та вариации начального распределения до определённого предела (2–5%) многовершинность результирующего распределения сохраняется, хотя пики при этом становятся все менее обособленными. При дальнейшем увеличении вариабельности начальной массы ( $CV = 10–30\%$ ) итоговое суммарное распределение приобретает унимодальную форму за счёт сильной трансгрессии распределений в двух биотопах. Изменение порогового значения рациона, при котором осуществляется переход в пелагический биотоп, влияет не столько на характер распределения особей по массам, сколько на итоговое соотношение численности рыб, локализуемых в конце сезона в разных биотопах.

Согласно одной из существующих гипотез (Дятлов, 2002), возникновение различных экологических форм окуня в пределах одного водоёма может быть обусловлено растянутостью его нереста и, соответственно, продолжительностью периода вылупления личинок. Результаты модельных экспериментов свидетельствуют о том, что основными условиями формирования обособленных размерных групп окуня являются различия в обеспеченности кормом и сравнительно небольшая интенсивность обмена между биотопами. При этих условиях распадение исходного



**Рис. 3.** Изменения численности молоди окуня *Perca fluviatilis* (% общей численности генерации), локализуемой к концу сезона роста в прибрежном биотопе, в зависимости от продолжительности нереста. Параметры модели:  $Q = 20\%$ ,  $CV = 20\%$ ,  $P = 5\%$ ; неизменяемые параметры см. в таблице.



**Рис. 4.** Распределение молоди окуня *Perca fluviatilis* по массе в конце сезона роста при растянутом нересте (30 сут.). Параметры модели:  $Q = 50\%$ ,  $CV = 5\%$ ,  $P = 2\%$ ; неизменяемые параметры см. в таблице.

униmodalного распределения по массе на отдельные группы происходит даже при дружном, одномоментном вылуплении личинок. Тем не менее растянутость нереста действительно оказывает определённое влияние на результирующие распределения по массе, приводя к относительному увеличению доли рыб, характеризующихся медленным ростом и остающихся в прибрежном биотопе (рис. 3). В качестве примера на рис. 4 приведены результаты имитационного эксперимента, предусматривающего появление молоди в прибрежном биотопе равными долями в течение 30 сут. При принятых в эксперименте условиях около 80% общей численности молоди остаются в прибрежной зоне, демонстрируя весьма низкий темп роста (средняя масса, достигаемая к концу

сезона, около 10 г). Обращает на себя внимание присутствие в составе прибрежной группировки значительного числа рыб с крайне низкими показателями роста, масса тела которых составляет 5 г и менее. Очевидно, эта часть распределения сформирована особями, поздно вылупившимися из икры и имеющими небольшую начальную массу тела.

Используемая в настоящей работе модель, естественно, не претендует на полный учёт всех факторов, способствующих возникновению разноразмерных группировок окуня в пределах одного водоёма. Очевидно, что биотопическая неоднородность среды не сводится к различиям в обилии кормовых организмов. Существенное значение имеет их видовой и размерный состав,

определяющий, с одной стороны, доступность кормового ресурса для потребителя, а с другой — распределение энергетических выгод и затрат, связанных с потреблением пищи. Расхождение отдельных частей популяции окуня по нишам планктофагов, бентофагов и хищников может происходить уже в возрасте сеголеток (Ильина, 1970). Переключение на другие объекты питания неизбежно ведёт к изменениям параметров энергетического обмена, не предусматриваемым в модели. Важную роль могут играть и различия в температурных условиях, которые также моделью не учитываются. Помимо всего прочего, сами способы формализации биоэнергетических закономерностей жизнедеятельности рыб пока ещё далеки от совершенства (Chipps, Wahl, 2008). Большинство имеющихся биоэнергетических моделей приводит к завышенным оценкам величины рационов и, соответственно, скорости роста (Neu, 1993); применительно к молоди речного окуня завышение прогнозируемых рационов по сравнению с регистрируемыми в полевых условиях может достигать 150% и более (Worischka, Mehner, 1998). Причина подобных несоответствий усматривается в нехватке эмпирических данных, препятствующей созданию адекватных математических описаний динамики отдельных компонент энергетического бюджета (Chipps, Wahl, 2008).

Несмотря на то что разработанная модель оперирует ограниченным набором факторов, она тем не менее позволяет прояснить некоторые вопросы, связанные с формообразованием в условиях пространственно-временной неоднородности среды. Подчеркнём, что факторы гетерогенности среды в настоящее время всё шире вовлекаются в теоретические и модельные представления о динамике сообществ гидробионтов и их отдельных популяций (Boisclair, 2001; Медвинский и др., 2006). В отношении речного окуня, обладающего ярко выраженной экологической пластичностью, учёт таких факторов при построении моделей динамики его популяций представляется весьма полезным.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 11-04-00072).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бретт Д.Р., Гроувс Т.Д.Д. 1983. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 203–274.
- Винберг Г.Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ГУ, 253 с.
- Володин В.М. 1979. Плодовитость окуня *Perca fluviatilis* L. Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 4(117). С. 672–679.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Дятлов М.А. 2002. Рыбы Ладожского озера (распространение, морфометрия, экология, промышленное использование). Петрозаводск: КНЦ РАН, 281 с.
- Жаков Л.А. 1974. Состав и сукцессии озерных ихтиоценозов в связи со спецификой фаунистических комплексов рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 14. Вып. 2(85). С. 237–248.
- Жаков Л.А. 1984. Формирование и структура рыбного населения озер северо-запада СССР. М.: Наука, 143 с.
- Ильина Л.К. 1970. О разнокачественности молоди и неравномерности прироста чешуи у сеголеток окуня *Perca fluviatilis* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 1. С. 170–174.
- Ильина Л.К. 1978. Влияние состояния мелководий и гидрометеорологических условий на распределение и численность молоди окуня в Рыбинском водохранилище // Тр. ИБВВ АН СССР. № 39/42. С. 136–157.
- Кизина Л.П., Макарова Н.П. 1993. Эколого-морфологическая характеристика окуня (*Perca fluviatilis* L.) низовьев дельты Волги // Биология речного окуня. М.: Наука. С. 69–79.
- Конобеева В.К., Конобеев А.Г., Поддубный А.Г. 1980. О механизме образования скоплений молоди окуня *Perca fluviatilis* L. в открытой части водохранилищ озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища) // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 2. С. 258–271.
- Кудринская О.И. 1973. Условия питания и обеспеченность пищей личинок судака и окуня в верхнем участке Кременчугского водохранилища // Пищевые потребности и баланс энергии у рыб. Киев: Наук. думка. С. 5–37.
- Медвинский А.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. и др. 2006. Концептуальная модель динамики озерного сообщества оз. Сямозеро // Биофизика. Т. 51. Вып. 2. С. 358–366.
- Медников Б.М. 1963. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования // Зоол. журн. Т. 42. № 1. С. 70–77.
- Меншуткин В.В. 1971. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука, 196 с.
- Павлов Д.А. 2010. Стратегия размножения рыб и динамика популяций // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 217–240.
- Попова О.А. 1971. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 102–152.
- Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. 2004. Биофизическая динамика продукционных процессов. М.; Ижевск: ИКИ, 464 с.
- Рикер У.Е. 1983. Количественные показатели и модели роста рыб // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 346–402.
- Самохвалова Л.К. 1971. Биология и состояние запасов окуня // Тр. АтлантНИРО. Вып. 46. Сырьевая база Курского залива и пути ее рационального использования. С. 136–147.
- Спановская В.Д., Григораш В.А. 1980. О разнокачественности сеголеток окуня // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 6(8). Саратов: Изд-во Саратовск. ГУ. С. 36–45.

- Шатуновский М.И., Рубан Г.И. 2013. Внутривидовая изменчивость репродуктивных стратегий у речного окуня (*Perca fluviatilis*) // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 79–87.
- Ширкова А.П. 1966. Окунь Псковско-Чудского водоема // Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин: Валгус. С. 221–227.
- Babiak I., Mandiki R.S.N.M., Ratsinjomanana K., Kestemont P. 2004. Intra-cohort survival and growth characteristics in full- and half-siblings of Eurasian perch *Perca fluviatilis* fry // Proc. III Int. percid fish symp. Madison: Univ. Wisconsin Sea Grant Inst. P. 13–14.
- Boisclair D. 2001. Fish habitat modeling: from conceptual framework to functional tools // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. № 1. P. 1–9.
- Chippis S.R., Wahl D.H. 2008. Bioenergetics modeling in the 21st century: reviewing new insights and revisiting old constraints // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 137. P. 298–313.
- Craig J.F. 1987. The biology of perch and related fish. London; Sydney: Croom Helm., 333 p.
- Deelder C.L. 1951. A contribution to the knowledge of the stunted growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) in Holland // Hydrobiologia. V. 3. P. 357–378.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P. 2007. *Daphnia* growth is hindered by chemical information on predation risk at high but not at low food levels // Oecologia. V. 150. P. 706–715.
- Mélard C., Rougeot C., Mandiki R.S.N.M. et al. 2004. Genetic growth improvement of *Perca fluviatilis*: a review // Proc. III Int. percid fish symp. Madison: Univ. Wisconsin Sea Grant Inst. P. 49–50.
- Mills E.L., Forney J.L. 1981. Energetics, food consumption and growth of young yellow perch in Oneida Lake, New York // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 110. P. 479–488.
- Ney J.J. 1993. Bioenergetics modeling today: growing pains on the cutting edge // Ibid. V. 122. P. 736–748.
- Olsson J., Svanbäck R., Eklöv P. 2007. Effects of resource level and habitat type on behavioral and morphological plasticity in Eurasian perch // Oecologia. V. 152. P. 48–56.
- Rinke K., Vijverberg J. 2005. A model approach to evaluate the effect of temperature and food concentration on individual life-history and population dynamics of *Daphnia* // Ecol. Model. V. 186. P. 326–344.
- Rinke K., Hulsmann S., Mooij W.M. 2008. Energetic costs, underlying resource allocation patterns, and adaptive value of predator-induced life-history shifts // Oikos. V. 117. P. 273–285.
- Solomon D.J., Brafield A.E. 1972. The energetic of feeding, metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) // J. Anim. Ecol. V. 41. P. 699–718.
- Stolbunov I.A., Pavlov D.D. 2006. Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* and perch *Perca fluviatilis* // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S213–S219.
- Svanbäck R., Eklöv P. 2003. Morphology dependent foraging efficiency in perch: a trade-off for ecological specialization? // Oikos. V. 102. P. 273–284.
- Thorpe J. 1977. Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814 // FAO Fish. Synopsis. № 113. Rome: FAO, 138 p.
- Worischka S., Mehner T. 1998. Comparison of field-based and indirect estimates of daily food consumption in larval perch and zander // J. Fish Biol. V. 53. P. 1050–1059.