

УДК 597.0/5-11

К ЭКОЛОГИИ РЕЧНОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS LINNAEUS, 1758*) ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ

П.А. Попов

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирск, E-mail: popov@iwer.nsc.ru

*В статье содержится анализ информации по экологии речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) из рек, озер и водохранилищ Сибири, в которых этот представитель семейства окунеобразных (*Percidae*) наиболее многочислен в озерах мезотрофного типа в лесостепной и таежной зонах региона. Успешно приспосабливается к жизни в водоемах с широким спектром условий, но в озерах с концентрацией солей более 2,0-2,5 ‰ не размножается. Состояние численности окуня в большинстве водоемов Сибири удовлетворительное.*

Ключевые слова: речной окунь; экология; водоемы Сибири.

Дата поступления 12.04.2017

Отряд окунеобразных (*Perciformes*) является одним из наиболее многочисленных по числу ныне живущих в морях и континентальных водоемах видов рыб. Наибольшее число пресноводных окунеобразных обитает в экваториальных и тропических водах, по мере продвижения к высоким широтам видовое разнообразие этих рыб заметно снижается [1]. В пресных водах России известно 6 видов из семейства *Percidae* [2]. Из них в водоемах (реках, озерах и водохранилищах) Сибири обитает два вида-аборигена – обыкновенный ерш (*Gymnocephalus cernuus*) и речной окунь (*Perca fluviatilis*), а также один вид-вселенец – обыкновенный судак (*Sander lucioperca*) [3]. Речной окунь в водоемах Сибири не является редким и, тем более, исчезающим видом [3]. Однако в ряде водоемов региона его численность в последние десятилетия заметно сократилась как в результате ухудшения условий его обитания [4-5], так и в связи с чрезмерным выловом [6].

Изучение различных сторон биологии окуня представляет несомненный интерес с целью выявления адаптивных возможностей этого вида к условиям обитания в водоемах разных ландшафтно-географических зон, в сравнительно

простых и, напротив, сложных по составу ихтиоценозах, в условиях загрязнения и других форм антропогенного влияния. Будучи по типу питания бентофагом-хищником, окунь является элементом верхнего трофического звена водных экосистем и, в силу этого, как и другие хищные рыбы, накапливает в органах и тканях повышенные концентрации многих химических веществ, включая тяжелые металлы [4, 7] и радионуклиды [5, 8]. Цель настоящей публикации – анализ и обобщение информации по экологии окуня из водоемов Сибири. Помимо вышеназванных аспектов, данная работа может способствовать формированию научной основы охраны и эксплуатации промысловых запасов этого вида рыб.

Морфология. Характерными меристическими признаками строения тела этой рыбы являются: $D_1 - XII-XVII$, $D_2 - I-IV - 12-17$, $P - I-II - 10-16$, $V - I - 5-6$, $A - I-III - 7-11$. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге – 16-29, число прободенных чешуй в боковой линии – 53-74, позвонков – 38-44, кариотип: $2n = 48$, $NF = 48$. Подвиды окуня не выделены, но его морфоэкологические формы описаны [9-10]. Так озерные популяции окуня из озер Тувы по сравнению с реч-

ными популяциями имеют большее количество жаберных тычинок и другие отличия в морфологии и экологии [11].

Окраска чешуйного покрова окуня носит адаптивный характер и в той или иной степени изменяется в зависимости от условий обитания популяций [12]. Характеристика феногеографической и популяционной изменчивости окраски окуня из водоемов Евразии дана в работе [13]. Заметные изменения морфологии окуня (и ерша) выявлены в среднем течении р. Лены в связи с возрастающим в последние десятилетия загрязнением реки [14].

Нередко окунь образует несколько морфо-экологических форм в одном и том же водоеме. При этом прибрежный окунь питается преимущественно беспозвоночными, растет медленно и не достигает больших размеров, а живущий на глубоких участках водоема является в значительной степени хищником и растет заметно быстрее. Как правило, такого рода группировки окуня в репродуктивном отношении друг от друга не изолированы [10, 15].

Распространение. Окунь широко встречается в водоемах Евразии, но по побережью Тихого океана он известен только в реках Охотского моря, отсутствует на Сахалине и на Курильских островах [16-17]. В историческом прошлом этот вид обитал в бассейне Амура, но затем по неизвестным причинам исчез [18]. В 1919 г. окунь в количестве 160 экз. был завезен из оз. Иван (бассейн Витима) в оз. Кенон и уже через три года стал в нем многочисленным. К 1950 г. окунь проник и в ряд других водоемов бассейна Верх. Амура [18]. Вселен окунь в водоемы Австралии, Новой Зеландии, Южной Африки и Азорских островов [2, 9].

Окунь – озерно-речная рыба, но встречается и в распресненных прибрежных участках морей и в озерах с повышенной соленостью (до 7-10 г/л). Однако лучше всего окунь приспособлен к жизни в прибрежной, заросшей

гидрофитами зоне средних по глубине (от 2,5-4,0 м) мезотрофных пресноводных озер. В реках населяет, как правило, их нижние и средние участки. Устойчив к закислению воды (снижению рН до 5) и низким концентрациям кислорода – порог выживания окуня колеблется от 0,5 до 1,0 мг О₂/л [19-21]. Показано [22], что молодь окуня довольно устойчива к летнему прогреву водоемов, хотя и уступает в этом на 3-4°C в верхней части температурного градиента молоди серебряного карася (*Carassius auratus*). Однако в условиях р. Нижний Рейн речной окунь полностью отсутствовал на участках с рН 6; при рН 7 выклев личинок составлял 9 %, а при рН 5 он снижася до 4 % [23]. Возможно, такая реакция окуня связана не только с закислением, но и загрязнением вод этой реки другими химическими ингредиентами [24].

В бассейне Оби окунь встречается повсеместно – от верховьев до Обской губы включительно. На территории Горного Алтая обитает в Бии и Катунь, в оз. Телецком, в ряде озер бассейна р. Чульчи, куда был вселен из оз. Телецкого в 1951 г. Г.Д. Дулькейтом (цит по: [11]). В водоемах высокогорий Алтая он отсутствует. В пределах степной зоны Алтайского края населяет, кроме русла Оби и ее притоков, незаморные материковые и пойменные озера, некоторые пруды. Здесь встречаются озера, в которых кроме окуня другие виды рыб отсутствуют [25]. Обычен окунь во многих пресных и солоноватоводных озерах Обь-Иртышского междуречья, особенно многочислен в оз. Чаны [26]. Встречается на всех участках Новосибирского водохранилища [27].

В таежной зоне Западной Сибири окунь обитает во многих незаморных, часто малокормных озерах, нередко совместно с малочисленной в них щукой (*Esox lucius*) или является единственным представителем ихтиофауны озера. Отсутствует окунь в Байдарацкой губе, известен в водоемах восточной территории

Ямала [28], немногочислен в бассейне Надыма и р. Таз [29], не обнаружен в р. Юрибей (Гыданский полуостров) [30].

В бассейне Енисея окунь также является обычным видом. В верховьях реки он обитает в озерах Бол. Енисея, в Саяно-Шушенском и Красноярском водохранилищах. Многочислен в левобережных таежных притоках Енисея (Кас, Сым, Дубчес, Елогуй, Турухан), но в реках лесотундры и тундры малочислен [31]. Сравнительно многочислен в Ангаре и ангарских водохранилищах [32]. Повсеместен, хотя и малочислен, в правобережных притоках Ниж. Енисея [33-34] и в озерах плато Путорана, в Курейском и Хантайском водохранилищах, редок в глубоководной зоне Хантайского озера, но обычен в его заливах, а также в окрестных пойменных и материковых озерах [35]. Отсутствует этот вид в оз. Таймыр [36], но в некоторых небольших озерах, расположенных на этом полуострове и имеющих термокарстовое происхождение, обитает тугорослая форма окуня [35-36]. В бассейне р. Хатанги окунь обычен в пойменных озерах, малочислен в речных водах, а в дельте, губе и Хатангском заливе не встречается [32].

В Байкале окунь обитает в хорошо прогреваемых летом мелководных заливах, сорах и бухтах, из которых выходит изредка в открытую часть озера [37]. Обитает окунь и в притоках Байкала, кроме их верховьев, имеющих горный характер, в Забайкалье живет во всех озерах Ципо-Ципиканской системы и в Баунтовских озерах В бассейне Витима этот вид также обычен, но предпочитает селиться на равнинных участках основного русла и притоков, в старицах и пойменных озерах, есть и в оз. Орон [38].

Широко расселился окунь в реках и озерах Восточной Сибири, но не везде он здесь многочислен. Сравнительно большие концентрации этой рыбы отмечены в некоторых озерах Маастахской и Сылахской групп в низовьях Вилюя. Одним из основных промысло-

вых видов рыб является окунь в Вилюйском водохранилище [39].

Возраст и рост. В верховьях Оби (в том числе в озерах Телецком и Чаны) окунь живет до 11+, в Средней и Нижней Оби – до 16+ (достигая в среднем 46 см длины и 1,1 кг массы) [6]. В озерах предгорий Алтая и в Склюихинском водохранилище (бассейн р. Алей) окунь в 3+–7+ имеет всего 7-12 см длины и 10-50 г массы, в оз. Уткуль (Верх. Обь) в этих же возрастах – 14-29 см и 90-850 г., соответственно. Медленно растет окунь в озерах степной зоны Алтайского края [25].

В озерах Тувы и в низовьях Енисея в уловах встречается окунь до 19+ [40], в Турухане – до 13+ с максимальной длиной 36 см и массой 1,4 кг [31]. В Курейском водохранилище окунь доживает в небольшом числе до 22+, достигая 33 см длины и более 900 г массы [34]. В Хантайском водохранилище в первые годы его существования (начало 1970-х гг.) возраст окуня не превышал 8+–10+, но к концу столетия в уловах из этого водоема стали встречаться особи окуня в возрасте до 19+ [35]. Однако как и у многих других рыб этого водохранилища, размеры окуня в одних и тех же возрастных группах постепенно снижались. Например, в 1977 г. особи в 6+ имели 469 г массы, а в 1999 г. – только 99 г [41]. В Хатанге окунь старше 8+ в уловах не отмечен [3].

В Байкале наиболее крупные особи окуня отмечены в заливах Мухор и Мухор-Халэ, в бухте Безымьянной, сравнительно мелкие особи – в оз. Загли-Нур. В Баунтовских озерах встречается окунь в 12+, в бассейне Витима он достигает более 36 см длины и около 1 кг массы [38]. Хорошо растет окунь в озерах Большое Еравное, Гусиное, Арахлей, реках Верх. Ангара, Кичера и Конда. В бассейне Вилюя вылавливаются особи окуня массой до 2 кг и более. В Вилюйском водохранилище окунь живет до 18+ и достигает 37 см длины и 1 кг массы [39].

Рост окуня существенно зависит от многих условий его обитания, но преж-

де всего – обеспеченности кормом и продолжительности нагула, что, например, наблюдается в Новосибирском водохранилище и в пойменных водоемах Средней Оби [6].

Размножение. В оз. Телецкое окунь становится половозрелым в 3+–4+, в степных озерах Алтайского края – в 1+–2+, в пойменных и материковых озерах Верх. Оби – в 2+–3+ при достижении 12-14 см длины и 50-100 г массы, в оз. Чаны – в 2+–3+ при 11-14 см длины и 39-65 г массы, в водоемах Нижней Оби – в 3+–4+ [11, 14, 25-27].

В верховьях Енисея и в Братском водохранилище окунь созревает в 2+–3+, частично (в горных озерах Тувы) – в 4+, в Турухане – в 4+–5+ при 20 см длины и 200 г массы, в низовьях Енисея – в 3+–5+ [32], в Хатанге – в 3+–4+ при 13-23 см длины и 100-150 г массы [32-34, 40].

В Байкале окунь половозрелым становится в основном в 2+–3+. В Посольском соре впервые созревающие рыбы имеют в 1+–2+ 8–10 см длины и 9-20 г массы [37]. В малокормном озереспутнике Байкала – Загли-Нур окунь созревает в 1+–2+ при длине 7-10 см. Несмотря на хороший рост окунь сравнительно поздно достигает репродуктивного возраста в северных притоках Байкала – реках Баргузин, Верхняя Ангара, Кичера, а также в Баунтовских озерах [38]. В водоемах на юге Забайкалья окунь приступает к размножению в 2+–4+, в оз. Кенон – в 2+–3+ при 11-13 см длины и 30-50 г массы, в водоемах Якутии – в 2+–3+, но в северных районах республики – в 3+–4+ [39].

В популяциях быстрорастущего окуня половозрелость рыб наступает позже, чем в популяциях тугорослого, но относительная масса гонад и диаметр выметываемых икринок у рыб первого типа больше, что обеспечивает лучшую выживаемость личинок и воспроизводство в целом [42].

Нерестится окунь в течение года в водоемах Сибири однократно. Икра откладывается в виде длинных студенистых лент на отмершую травянистую растительность и затопленные или поваленные в воду деревья и кустарники. Такая лента имеет длину 12-70 см, ширину 3-7 см, клейкостью не обладает и держится в толще воды, будучи обмотанной вокруг стеблей растений. В озерах Ниж. Оби нередки случаи выметывания окунем икры на песчаные и даже заиленные участки грунта [43].

В оз. Телецкое нерест окуня происходит в конце мая – начале июня при температуре воды 8-10 °С, на глубине 0,5-1,5 м, на нижнем участке Бии – в первых числах мая, в низовьях Катуня – во второй половине мая, в пойменных водоемах Верхней Оби и в озерах степной зоны Алтайского края – в первой декаде мая при температуре воды 9-11 °С [25]. В оз. Чаны окунь нерестится в мае в течение 3-5 суток при температуре воды 12-15 °С и минерализации воды 0,5-0,9 ‰ [26]. В отличие от плотвы и язя, чановский окунь более индифферентен в отношении нерестового субстрата, аэрации воды и других условий нереста и инкубации икры. Достоверно выявлено [44], что успешный нерест окуня в оз. Чаны возможен только в воде с минерализацией до 2,0-2,5 ‰, а поимки сеголетков этой рыбы на участках водоема с более высокой минерализацией объясняются миграцией молоди с мест размножения в места нагула.

В водоемах Средней Оби окунь размножается в первой половине мая при температуре воды 10-13 °С [11], в придаточной системе Нижней Оби – во второй половине мая при температуре воды 8-1 °С [43]. В водоемах Тувы, Саяно-Шушенском, Красноярском и Братском водохранилищах, в таежных притоках Среднего Енисея окунь нерестится в последней декаде мая – первой декаде июня при температуре 8-12 °С [40], в Хатанге – в последних числах июня – начале июля [36].

В Байкале нерест окуня происходит с середины мая до середины июня, наиболее интенсивно – в первой половине этого периода, в Чивыркуйском заливе – на глубине от 2 до 6 м. Заход рыб в нерестовые реки озера начинается задолго до ледохода – в начале – середине апреля, в северной части водоема – в конце апреля. Стартовая температура нереста составляет 10 °С. Икру байкальский окунь выметывает на отмершие стебли хвоща, тростника, роголистника, реже на коряги, камни и песок на глубине 20-90, иногда 250 см [45].

В водоемах Якутии размножение окуня наблюдается в первой половине июня при температуре воды 10-15 °С, в прибрежной зоне озер или на разливах рек, нередко на участках с довольно быстрым течением. В Вилюйском водохранилище нерест окуня начинается в первых числах июня в освободившихся ото льда заливах и длится 15-20 дней при температуре воды 2,6 °С – в начале нереста и до 9,2 °С – в последующие дни; икра откладывается на глубине 1,0-1,2 м, но при наполнении водохранилища она оказывается постепенно на глубине 4-5 м; при этом значительная часть икринок гибнет в результате суточных колебаний температуры воды [39].

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) окуня, как и у многих других видов рыб, существенно зависит от возраста и, особенно, массы тела самок, нередко она имеет прямопропорциональный характер [10]. В оз. Телецкое ИАП окуня колеблется, в зависимости от указанных параметров, в пределах 13-42 тыс. икринок, в озерах степной зоны Алтайского края – 4,0-26, в пойменных водоемах Верхней Оби – 4,5-23, в оз. Чаны – 10-85, в водоемах Средней Оби – 22-81, Нижней Оби – 24-126 тыс. икринок [11, 25-26, 43]. В Байкале ИАП нормально растущей формы окуня – 40-100 тыс. икринок, тугорослой формы из сора Провал: в 3+ – 11, в 4+ – 22, в 5+ – 30, в 7+ – 37 тыс. икринок [45]. В водоемах бассейнов рек Ви-

люй и Оленек ИАП окуня колеблется от 14 до 162, в Вилюйском водохранилище – от 6,1 до 98 тыс. икринок [39].

Диаметр выметанных икринок у окуня составляет 2,0-2,5 мм. Развитие оплодотворенных яйцеклеток происходит в зависимости от температуры воды в течение 10-14 сут. По наблюдениям на нерестилищах в притоках Байкала уже на вторые сутки после оплодотворения в зиготе образуется тело зародыша, на третьи сутки закладываются глазные, слуховые капсулы и миотомы, на четвертые – сердце. В последующие дни формируется система кровообращения. Выклев личинок происходит дружно, после чего в кладке остаются пустые ячейки и икринки с уродливыми эмбрионами, которых бывает до 15 % [45].

Личинки окуня при вылуплении имеют 4-6 мм длины и почти полностью резорбированный желточный мешок, в связи с чем начинают активно плавать и питаться. Сразу после выклева личинки окуня стремятся попасть в воду с повышенной температурой, что способствует их росту и развитию. В условиях эксперимента выявлено, что с момента выклева личинки постепенно перемещаются в температурном градиенте до 26 °С на 25-е сутки; летальные значения колебались в диапазоне от 32 до 33,7 °С [46]. В другом эксперименте молодь окуня покидала зону температурного оптимума и следовала за кормовым объектом даже в том случае, если он находился в зоне повышенной или даже сублетальной температуры; при этом терморегуляционное поведение рыб визуально не менялось [47]. Вскоре после вымета икры текущего года у окуня начинается развитие икринок генерации следующего года, что хорошо просматривается на гистологических препаратах яичников [48].

Питание. Основу питания окуня в первые недели после рассасывания желточного мешка составляют водоросли и организмы зоопланктона, в качестве дополнительной пищи – мелкие организ-

мы бентоса и нектобентоса [44, 48]. Молодь рыб в пищевом рационе окуня начинает встречаться по достижении им в ряде водоемов 30 мм длины [44, 48-49]. По мере роста окуня роль беспозвоночных в его питании уменьшается, а роль рыбной пищи – увеличивается. Однако как правило, беспозвоночные присутствуют в пище и взрослого окуня. Например, смешанный тип питания (беспозвоночными и рыбой) в течение всей жизни окуня отмечен в оз. Чаны [6, 26, 37, 40]. Изменения в характере питания окуня в онтогенезе выявлены в Оби, Байкале, Баунтовских озерах, водоемах Якутии [37-39].

В озерах Бол. Енисея (Азас, Борзухоль и др.) спектр питания взрослого окуня состоит из беспозвоночных планктона и бентоса, воздушных насекомых, детрита, молоди рыб (окунь, плотва, ерш). В небольших, изолированных от речной системы, озерах окунь отличается тугорослостью и небольшой долей в его питании рыб [40]. В дельте Селенги в пище окуня во все сезоны года и по частоте встречаемости и по удельному весу преобладает многочисленный здесь ротан-головешка (*Percottus glenii*) [37]. В литорали Байкала окунь питается амфиподами, рыбами (в том числе своего вида) и их икрой, осенью и зимой потребляет и детрит [49]. В большинстве озер Вилюйской низменности пища взрослого окуня состоит из собственной молоди, плотвы (*Rutilus rutilus*), пеляди (*Coregonus peled*) и ерша, в период нереста пеляди – и ее икры. В р. Колыме основная пища молоди окуня – кладоцеры и копеподы, что обусловлено их высокой численностью и приуроченностью к зоне прибрежных зарослей. Взрослый окунь питается в этой реке преимущественно рыбами, среди которых преобладает молодь сиговых [39].

Суточный ритм питания и рацион окуня изучался И.И. Чупровой и И.Г. Топорковой [50] в августе 1981 г. в условиях Посольского сора Байкала.

Авторами на основе анализа 1479 желудочно-кишечных трактов рыб (молоди и взрослых) установлено, что максимальная интенсивность питания отмечается в полдень и в 20 ч, но в некоторые дни ритм питания не выражен. У рыб всех изучавшихся возрастов траты энергии на обмен веществ в 2-4 раза превышали траты на прирост массы рыбы; относительный среднесуточный прирост массы тела наиболее высок у окуня в 1+ и снижается у рыб старших возрастов.

Таким образом, в целом спектр питания взрослого окуня в большинстве водоемов Сибири широк и представлен как беспозвоночными, так и рыбами, в том числе своего вида. В мезотрофных и эвтрофных водоемах с богатым бентосом и нектобентосом окунь использует организмы этих жизненных форм как основной корм и является лишь факультативным хищником. Явление каннибализма характерно для окуня в тех озерах, где он обитает в качестве единственного вида рыб, как, например, в оз. Красиловском (правобережье Верхней Оби) [25] и во многих озерах Забайкалья [38], или вместе со щукой, как это имеет место в ряде озер Ханты-Мансийского округа [43]. В то же время, в целом ряде озер в бассейне Сред. Оби явление каннибализма у окуня в аналогичных ситуациях не наблюдалось [11]. Зимой окунь, как правило, активен и питается, хотя и менее интенсивно, чем в период открытой воды. В период нереста (выметывания половых продуктов) окунь не питается, но сразу же по окончании его начинает активно кормиться [6, 26, 37, 40].

Вылов. В бассейнах всех крупных рек Сибири окунь является одним из основных промысловых видов рыб. В верховьях Оби в середине XX в. промысловые уловы окуня достигали 0,5-1,0 тыс. ц в год, но к концу века сократились до 0,15-0,20 тыс. ц [25]. В оз. Чаны наибольшие уловы окуня в XX в. отмечены в 1943-1953 гг. – 8,3-33,0 тыс. ц в год (в среднем – 17,8). Во второй половине столетия ежегодная

добыча окуня в этом водоеме колебалась в пределах от 2,4 до 9,2, чаще составляя около 2,0-2,5 тыс. ц. В 1991-2002 гг. доля окуня в суммарном вылове рыб в озере [26] равнялась 15,7-27,2 (в среднем – 19,3 %, или 3,2 тыс. ц).

В бассейне Оби в пределах Томской и Тюменской областей в 1958-1966 гг. окуня добывалось от 8,3 до 21,3 тыс. ц в год (в среднем – 13,7), в 1981—1988 гг. – 5,5-9,8 (в среднем – 7,7). В удовлетворительном, а в ряде водоемов в хорошем состоянии находятся промысловые запасы окуня в бассейне этой реки и в настоящее время [51].

В бассейне Енисея (кроме водохранилищ) с 1958 по 1966 г. ежегодно вылавливалось 0,8-2,9 тыс. ц окуня (в среднем – 1,5), с 1976 по 1985 гг. – 2,0-3,6 (в среднем – 2,5). В настоящее время величина добычи окуня учитывается в составе категории «мелкий частик»; промысловые запасы этой рыбы в Енисее находятся в удовлетворительном состоянии [52].

В Байкале лов окуня ведется в прибрежно-соровой зоне, главным образом в пределах Селенгинского сора и в Чивыркуйском заливе. В 1938-1955 г. в озере вылавливалось от 2,4 до 15,1 тыс. ц окуня в год (в среднем – 6,8),

в 1958-1966 гг. – 4,3-11,8 (в среднем – 7,0). В начале 1990-х гг. численность окуня в этих районах заметно снизилась в результате его бактериального заболевания псевдомонозом, но затем вновь стала расти [53].

В водоемах Якутии с 1940 по 2000 гг. ежегодно вылавливалось от 0,050 (1941) до 5,4 (1985), в среднем – 1,4 тыс. ц окуня, что гораздо меньше возможной прогнозной величины его добычи в регионе [39].

Заключение

Изложенный фактический материал по экологии речного окуня подтверждает приведенный в начале работы тезис о высоких адаптивных свойствах этого вида рыб, следствием чего является широкое распространение окуня в пределах Сибири, вплоть до побережья Северного Ледовитого океана, его успешное приспособление к жизни в водоемах разной степени трофности, сравнительно высокая численность во многих реках, озерах и водохранилищах региона. Однако это не исключает необходимость дальнейшего изучения экологии (и биологии в целом) этого вида рыб в рамках задач теории и практики мониторинга ихтиофауны Сибири.

Список литературы

1. Романов В.И. Рыбы России в системе мировой ихтиофауны. – Томск: «Дельта-план», 2010. – 276 с.
2. Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова – М.: Наука, 2003. – Т. 1. – 378 с.
3. Попов П.А. Рыбы Сибири. – Новосибирск: НГУ, 2007. – 526 с.
4. Попов П.А., Андросова Н.В. Содержание тяжелых металлов в мышечной ткани рыб из водоемов бассейна реки Оби // Вест. Томского государственного университета. Биология. – 2014. – № 4 (28). – С. 122-136.
5. Мунтян С.П. Изучение популяций рыб в условиях радиоактивного загрязнения среды // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. – М., 1993. – С. 187-191.
6. Цапенков А.В., Визер А.М., Ростовцев А.А. Сравнительная характеристика роста и плодовитости окуня Верхней и Средней Оби // Аквакультура России: вклад молодых. – Тюмень, 2012. – С. 166-168.
7. Komov V.T., Pronin N.M., Mendsaikhan B. Mercury content in muscles of fish from Khovsgol and Baikal lakes // Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei. – Halle, 2012. – P. 92-93.

8. Егорейченков Е.А., Осипов Д.И., Пряхин Е.А. Окраска плавников окуня, обитающего в радиоактивно загрязненной р. Теча // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды. – Челябинск, 2014. – С. 22-23.
9. Попова О.А., Андреев В.Л., Макарова Н.П., Решетников Ю.С. Изменчивость морфологических показателей речного окуня в пределах ареала // Биология речного окуня. – М.: Наука, 1993. – С. 4-55.
10. Стерлигова О.П., Ильмас Н.В., Савосин Д.С. Окунь *Perca fluviatilis* разнотипных водоемов Карелии // Уч. зап. Петрозаводского госуниверситета. Общая биология. – 2016. – № 2. – С. 57-62.
11. Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кривошеков Г.М. Рыбы Западной Сибири. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. – 120 с.
12. Шайкин А.В. Анализ стабильности развития и изменчивости рисунка обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis*) в различных частях ареала // Биология речного окуня. – М.: Наука, 1993. – С. 56-68.
13. Зеленецкий Н.М. Феногеография и популяционная изменчивость окраски окуня обыкновенного (*Perca fluviatilis*) // Популяционная фенетика. – М.: Наука, 1997. – С. 101-141.
14. Тяптиргянов М.М., Тяптиргянова В.М. Эколого-гигиеническая оценка накопления ртути в органах и тканях пресноводных рыб Якутии // Якутский медицинский журнал. – 2015. – № 1. – С. 34-38.
15. Воскобойников В.А. Современное состояние ихтиофауны озера Чаны // Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах. – М., 2002. – С. 92.
16. Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии, 2003. – Т. 43. – Вып 1. – С. 42-53.
17. Шедько С.В. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – С. 118-135.
18. Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 551 с.
19. Whoriskey F.G., Brown K. Underice observations of behavior of selected native and exotic fishes of the St. Lawrence river system // Zoo Biol. – 1994. – Vol. 13. – № 6. – P. 545-555.
20. Запруднова Р.А., Камшилов И.М. Некоторые физиолого-биохимические особенности окуня *Perca fluviatilis* // Вестник АПК Верхневолжья. – 2013. – № 4. – С. 56-61.
21. Запруднова Р.А., Камшилов И.М. Особенности гемоглобиновой системы окуня (*Perca fluviatilis*) // Вестник Морд. ун-та, 2015. – Т. 25. – № 2. – С. 152-157.
22. Смирнов А.К., Голованов В.К. Термопреферендум и верхние летальные температуры молоди карповых и окуневых видов рыб (на примере серебряного карася и речного окуня) // Актуальные проблемы биологии и экологии: 15-я республиканская молодежная научная конференция. – Сыктывкар, 2004. – Т. 2. – С. 274-275.
23. Buech W., Kreyman H. Der Flussbarsch (*Perca fluviatilis*) // Buntspecht. – 1991. – Vol. 14. – № 2. – P. 28-30.
24. Hirschfeld M. Trace element variability of total dissolved solids in the lower Rhine river as a result of annual runoff fluctuations [Colloquim analytische Atomspektroskopie (CANAS'01), Freiberg-Sachsen, March 11–15, 2001] // ICP Inf. Newslett. – 2002. – Vol. 28. – № 3. – P. 171-172.
25. Журавлев В.Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. – Барнаул: АлГУ, 2003. – 291 с.
26. Попов П.А., Воскобойников А.А., Щенев В.А., Ядренкина Е.Н. Рыбы и рыболовство в озере Чаны // Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь). – Новосибирск: Академ. изд-во ГЕО, 2015. – С. 136-161.
27. Попов П.А., Визер А.М. Состав ихтиоценоза и рыбопродуктивность // Многолетняя динамика водно-экологического режима Новосибирского водохранилища. – Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2014. – С. 230-264.

28. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Мельниченко И.П. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. – Екатеринбург: Наука, 2000. – 88 с.
29. Попов П.А. Распространение рыб семейства карповых в водоемах Субарктики Сибири // Сиб. экол. журн. – 2015. – №1. – С. 80-88.
30. Кижеватов Я.А. Современное состояние ихтиофауны р. Таз // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. – Тольятти, 2003. – С. 114.
31. Попов П.А. Анализ ихтиофауны левобережных притоков Нижнего Енисея // Изв. СО АН СССР. Серия: Биол. науки. – 1986. – № 1. – С. 62-66.
32. Куклин А.А. Ихтиофауна водоемов бассейна Енисея: изменения в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39. – Вып. 4. – С. 478-485.
33. Попов В.А. К изучению биологии рыб реки Нижняя Тунгуска // Вопр. географии Сибири. Вып. 14. – Томск, 1983. – С. 89-97.
34. Попов П.А. Рыбы и рыбные ресурсы правобережных притоков Нижнего Енисея // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. – Новосибирск, 1990. – С. 66-69.
35. Романов В.И. Ихтиофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. – М.: Наука, 2004. – С. 29-89.
36. Романов Н.С., Тюльпанов М.А. Ихтиофауна озер полуострова Таймыр // География озер Таймыра. – Л.: Наука, 1985. – С. 139-181.
37. Демин А.И. Биология промысловых рыб дельты реки Селенги // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. – Иркутск, 1996. – С. 113-121.
38. Калашников Ю.Е. Рыбы бассейна реки Витим. – Новосибирск: Наука, 1978. – 190 с.
39. Кириллов А.Ф. Промысловые рыбы Якутии. – М.: Научный мир, 2002. – 193 с.
40. Гундризер А.Н. Особенности биологии рыб Тувы // Вопр. биологии. – Томск, 1978. – С. 45-52.
41. Романов В.И., Карманова О.Г. Особенности формирования ихтиофауны заповяного Хантайского водохранилища // Сиб. экол. журн. – 2004. – № 4. – С. 513-520.
42. Шатуновский М.И., Рубан Г.И. Внутривидовая изменчивость репродуктивных стратегий у речного окуня (*Perca fluviatilis*) // Изв. РАН. Сер. биол. – 2013. – № 1. – С. 79.
43. Судаков В.М. Рыбы озер Ханты-Мансийского округа и их биология // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. – Свердловск, 1977. – С. 43-68.
44. Воскобойников В.А., Селезнева М.В. Влияние степени минерализации воды на оплодотворение, инкубацию икры и выживаемость окуня озера Чаны // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. – Красноярск, 1999. – С. 283-290.
45. Сорокин В.Н., Сорокина А.А. Экология воспроизводства рыб Байкала. – Иркутск: Изд-во ИрГУ, 1991. – 172 с.
46. Смирнов А.К., Смирнова Е.С. Динамика избираемых и летальных температур молоди речного окуня *Perca fluviatilis* в течение первого месяца жизни // Фундаментальные исследования. – 2012. – № 11. – С. 313-316.
47. Смирнов А.К. Терморегуляционное поведение речного окуня *Perca fluviatilis* в условиях температурного градиента в зависимости от распределения корма // Поведение рыб. – М.: Наука, 2010. – С. 379-383.
48. Попова О.А. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. – М.: Наука, 1971. – С. 102-152.
49. Тугарина П.Я., Купчинская Е.С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна. – Новосибирск: Наука, 1977. – 103 с.

50. Чупрова И.И., Топорков И.Г. Суточный ритм питания и рацион окуня Посольского сора // Исследования рыб Восточной Сибири. – Иркутск, 1988. – С. 153-162.

51. Мамонтов Ю.П., Литвиненко А.И., Скляров В.Я. Рыбное хозяйство внутренних водоемов России (Белая книга). – Тюмень: Изд-во Госрыбцентр, 2003. – 66 с.

52. Михалев Ю.В., Андриенко А.И., Богданов Н.А., Криницын В.С. Состояние запасов и промысла рыб в бассейне Енисея // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. – Красноярск, 1999. – С. 73-80.

53. Калашников Ю.Е. Сохранение водных биоресурсов озера Байкал // Рыб. хозяйство. – 2004. – № 1. – С. 92-95.

References

1. Romanov V.I. Ryby Rossii v sisteme mirovoy ikhtiofauny. – Tomsk: «Deltaplan», 2010. – 276 s.

2. Atlas presnovodnykh ryb Rossii / pod red. Yu.S. Reshetnikova – M.: Nauka, 2003. – Т. 1. – 378 s.

3. Popov P.A. Ryby Sibiri. – Novosibirsk: NGU, 2007. – 526 s.

4. Popov P.A., Androsova N.V. Soderzhaniye tyazhelykh metallov v myshechnoy tkani ryb iz vodoyemov basseyna reki Obi // Vest. Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. – 2014. – № 4 (28). – S. 122-136.

5. Muntyan S.P. Izucheniye populyatsy ryb v usloviyakh radioaktivnogo zagryazneniya sredy // Ekologicheskkiye posledstviya radioaktivnogo zagryazneniya na Yuzhnom Urale. – M., 1993. – S. 187-191.

6. Tsapenkov A.V., Vizer A.M., Rostovtsev A.A. Sravnitel'naya kharakteristika rosta i plodovitosti okunya Verkhney i Sredney Obi // Akvakultura Rossii: vklad molodykh. – Tyumen, 2012. – S. 166-168.

7. Komov V.T., Pronin N.M., Mendsaikhan B. Mercury content in muscles of fish from Khovsgol and Baikal lakes // Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei. – Halle, 2012. – P. 92-93.

8. Yegoreychenkov Ye.A., Osipov D.I., Pryakhin Ye.A. Okraska plavnikov okunya, obitayushchego v radioaktivno zagryaznennoy r. Techa // Adaptatsiya biologicheskikh sistem k estestvennym i ekstremalnym faktoram sredy. – Chelyabinsk, 2014. – S. 22-23.

9. Popova O.A., Andreyev V.L., Makarova N.P., Reshetnikov Yu.S. Izmenchivost morfologicheskikh pokazateley rechnogo okunya v predelakh areala // Biologiya rechnogo okunya. – M.: Nauka, 1993. – S. 4-55.

10. Sterligova O.P., Ilmas N.V., Savosin D.S. Okun Perca fluviatilis raznotipnykh vodoyemov Karelii // Uch. zap. Petrozavodskogo gosuniversiteta. Obshchaya biologiya. – 2016. – № 2. – S. 57-62.

11. Gundrizer A.N., Ioganzen B.G., Krivoshchekov G.M. Ryby Zapadnoy Sibiri. – Tomsk: Izd-vo Tom. un-ta, 1984. – 120 s.

12. Shaykin A.V. Analiz stabilnosti razvitiya i izmenchivosti risunka obyknovennogo okunya (Perca fluviatilis) v razlichnykh chastyakh areala // Biologiya rechnogo okunya. – M.: Nauka, 1993. – S. 56-68.

13. Zelenetsky N.M. Fenogeografiya i populyatsionnaya izmenchivost okraski okunya obyknovennogo (Perca fluviatilis) // Populyatsionnaya fenetika. – M.: Nauka, 1997. – S. 101-141.

14. Tyaptirgyanov M.M., Tyaptirgyanova V.M. Ekologo-gigiyenicheskaya otsenka nakopleniya rtuti v organakh i tkanyakh presnovodnykh ryb Yakutii // Yakutsky meditsinsky zhurnal. – 2015. – № 1. – S. 34-38.

15. Voskoboynikov V.A. Sovremennoye sostoyaniye ikhtiofauny ozera Chany // Novye tekhnologii v zashchite bioraznoobraziya v vodnykh ekosistemakh. – M., 2002. – S. 92.

16. Safronov S.N., Nikiforov S.N. Spisok ryboobraznykh i ryb presnykh i solonovatykh vod Sakhalina // *Vopr. ikhtiologii*, 2003. – Т. 43. – Вып 1. – С. 42-53.
17. Shedko S.V. Obzor presnovodnoy ikhtiofauny // *Rastitelny i zhivotny mir Kurilskikh ostrovov*. – Vladivostok: Dalnauka, 2002. – С. 118-135.
18. Nikolsky G.V. Ryby basseyna Amura. – М.: Izd-vo AN SSSR, 1956. – 551 s.
19. Whoriskey F.G., Brown K. Underice observations of behavior of selected native and exotic fishes of the St. Lawrence river system // *Zoo Biol.* – 1994. – Vol. 13. – № 6. – P. 545-555.
20. Zaprudnova R.A., Kamshilov I.M. Nekotorye fiziologo-biokhimicheskiye osobennosti okunya *Perca fluviatilis* // *Vestnik APK Verkhnevolzhya*. – 2013. – № 4. – С. 56-61.
21. Zaprudnova R.A., Kamshilov I.M. Osobennosti gemoglobinovoy sistemy okunya (*Perca fluviatilis*) // *Vestnik Mord. un-ta*, 2015. – Т. 25. – № 2. – С. 152-157.
22. Smirnov A.K., Golovanov V.K. Termopreferendum i verkhniye letalnye temperatury molodi karpovykh i okunevykh vidov ryb (na primere serebryanogo karasya i rechnogo okunya) // *Aktualnye problemy biologii i ekologii: 15-ya respublikanskaya molodezhnaya nauchnaya konferentsiya*. – Syktyvkar, 2004. – Т. 2. – С. 274-275.
23. Buech W., Kreyman H. Der Flussbarsch (*Perca fluviatilis*) // *Buntspecht*. – 1991. – Vol. 14. – № 2. – P. 28-30.
24. Hirschfeld M. Trace element variability of total dissolved solids in the lower Rhine river as a result of annual runoff fluctuations [Colloquium analytische Atomspektroskopie (CANAS'01), Freiberg-Sachsen, March 11–15, 2001] // *ICP Inf. Newsllett.* – 2002. – Vol. 28. – № 3. – P. 171-172.
25. Zhuravlev V.B. Ryby basseyna Verkhney Obi. – Barnaul: AIGU, 2003. – 291 s.
26. Popov P.A., Voskoboynikov A.A., Shchenev V.A., Yadrenkina Ye.N. Ryby i rybolovstvo v ozere Chany // *Obzor ekologicheskogo sostoyaniya ozera Chany (Zapadnaya Sibir)*. – Novosibirsk: Akadem. izd-vo GEO, 2015. – С. 136-161.
27. Popov P.A., Vizer A.M. Sostav ikhtiotsenoza i ryboproduktivnost // *Mногоletnyaya dinamika vodno-ekologicheskogo rezhima Novosibirskogo vodokhranilishcha*. – Novosibirsk: Izd-vo SO RAN. 2014. – С. 230-264.
28. Bogdanov V.D., Bogdanova Ye.N., Goskova O.A., Melnichenko I.P. Retrospektiva ikhtiologicheskikh i gidrobiologicheskikh issledovany na Yamale. – Yekaterinburg: Nauka, 2000. – 88 s.
29. Popov P.A. Rasprostraneniye ryb semeystva karpovykh v vodoyemakh Subarktiki Sibiri // *Sib. ekol. zhurn.* – 2015. – №1. – С. 80-88.
30. Kizhevator Ya.A. Sovremennoye sostoyaniye ikhtiofauny r. Taz // *Ekologicheskkiye problemy basseynov krupnykh rek*. – Tolyatti, 2003. – С. 114.
31. Popov P.A. Analiz ikhtiofauny levoberezhnykh pritokov Nizhnego Yeniseya // *Izv. SO AN SSSR. Seriya: Biol. nauki*. – 1986. – № 1. – С. 62-66.
32. Kuklin A.A. Ikhtiofauna vodoyemov basseyna Yeniseya: izmeneniya v svyazi s antropogennym vozdeystviyem // *Vopr. ikhtiologii*. – 1999. – Т. 39. – Вып. 4. – С. 478-485.
33. Popov V.A. K izucheniyu biologii ryb reki Nizhnyaya Tunguska // *Vopr. geografii Sibiri*. Вып. 14. – Tomsk, 1983. – С. 89-97.
34. Popov P.A. Ryby i rybnye resursy pravoberezhnykh pritokov Nizhnego Yeniseya // *Resursy zhivotnogo mira Sibiri. Ryby*. – Novosibirsk, 1990. – С. 66-69.
35. Romanov V.I. Ikhtiofauna plato Putorana // *Fauna pozvonochnykh zhivotnykh plato Putorana*. – М.: Nauka, 2004. – С. 29-89.
36. Romanov N.S., Tyulpanov M.A. Ikhtiofauna ozer poluostrova Taymyr // *Geografiya ozer Taymyra*. – L.: Nauka, 1985. – С. 139-181.
37. Demin A.I. Biologiya promyslovykh ryb delty reki Selengi // *Ikhtiologicheskkiye issledovaniya ozera Baykal i vodoyemov ego basseyna v kontse KhKh stoletiya*. – Irkutsk, 1996. – С. 113-121.
38. Kalashnikov Yu.E. Ryby basseyna reki Vitim. – Novosibirsk: Nauka, 1978. – 190 s.
39. Kirillov A.F. Promyslovyye ryby Yakutii. – М.: Nauchny mir, 2002. – 193 s.

40. Gundrizer A.N. Osobennosti biologii ryb Tuvy // Vopr. biologii. – Tomsk, 1978. – S. 45-52.
41. Romanov V.I., Karmanova O.G. Osobennosti formirovaniya ikhtiofauny zapolyarnogo Khantayskogo vodokhranilishcha // Sib. ekol. zhurn. – 2004. – № 4. – S. 513-520.
42. Shatunovsky M.I., Ruban G.I. Vnutrividovaya izmenchivost reproductivnykh strategy u rechnogo okunya (*Perca fluviatilis*) // Izv. RAN. Ser. biol. – 2013. – № 1. – S. 79.
43. Sudakov V.M. Ryby ozer Khanty-Mansyskogo okruga i ikh biologiya // Rybnoye khozyaystvo Ob-Irtyshskogo basseyna. – Sverdlovsk, 1977. – S. 43-68.
44. Voskoboynikov V.A., Selezneva M.V. Vliyaniye stepeni mineralizatsii vody na oplodotvoreniye, inkubatsiyu ikry i vyzhivayemost okunya ozera Chany // Problemy i perspektivy ratsionalnogo ispolzovaniya rybnikh resursov Sibiri. – Krasnoyarsk, 1999. – S. 283-290.
45. Sorokin V.N., Sorokina A.A. Ekologiya vosproizvodstva ryb Baykala. – Irkutsk: Izd-vo IrGU, 1991. – 172 s.
46. Smirnov A.K., Smirnova Ye.S. Dinamika izbirayemykh i letalnykh temperatur molodi rechnogo okunya *Perca fluviatilis* v techeniye pervogo mesyatsa zhizni // Fundamentalnye issledovaniya. – 2012. – № 11. – S. 313-316.
47. Smirnov A.K. Termoregulyatsionnoye povedeniye rechnogo okunya *Perca fluviatilis* v usloviyakh temperaturnogo gradiyenta v zavisimosti ot raspredeleniya korma // Povedeniye ryb. – M.: Nauka, 2010. – S. 379-383.
48. Popova O.A. Biologicheskiye pokazateli shchuki i okunya v vodoyemakh s razlichnym gidrologicheskim rezhimom i kormnostyu // Zakonomernosti rosta i sozrevaniya ryb. – M.: Nauka, 1971. – S. 102-152.
49. Tugarina P.Ya., Kupchinskaya Ye.S. Pitaniye i pishchevye vzaimootnosheniya ryb Baykalo-Angarskogo basseyna. – Novosibirsk: Nauka, 1977. – 103 s.
50. Chuprova I.I., Toporkov I.G. Sutochny ritm pitaniya i ratsion okunya Posolskogo sora // Issledovaniya ryb Vostochnoy Sibiri. – Irkutsk, 1988. – S. 153-162.
51. Mamontov Yu.P., Litvinenko A.I., Sklyarov V.Ya. Rybnoye khozyaystvo vnutrennikh vodoyemov Rossii (Belaya kniga). – Tyumen: Izd-vo Gosrybtsentr, 2003. – 66 s.
52. Mikhalev Yu.V., Andriyenko A.I., Bogdanov N.A., Krinitsyn V.S. Sostoyaniye zapasov i promysla ryb v basseyne Yeniseya // Problemy i perspektivy ratsionalnogo ispolzovaniya rybnikh resursov Sibiri. – Krasnoyarsk, 1999. – S. 73-80.
53. Kalashnikov Yu.E. Sokhraneniye vodnykh bioresursov ozera Baykal // Ryb. khozyaystvo. – 2004. – № 1. – S. 92-95.

ECOLOGY OF THE PERCH (*PERCA FLUVIATILIS* L., 1758)

FROM RESERVOIRS OF SIBERIA

P.A. Popov

Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, Novosibirsk, E-mail: popov@iwep.nsc.ru

*On territory of Siberia the perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) habit in a number of rivers, lakes and reservoirs. The perch is very adaptive to habit condinions in oligotrophic and mesotrophic reservoirs. In the lakes with concentration of salt more 2,0-2,5 ‰ the perch do not breed. The maximal life duration of perch in Siberia reservoirs – 22 years, maximal leht of body – 35-37 sm, biggest massa of body (Q) – 1,8-2,0 kg. However, et big number and deficit of food maximal length of perch body composes 10-12 sm, and massa – 50-100 g. In the many rivers and reservoirs of Siberia the perch is numerous and is objects of fishing. The study of perch ecology in reservoirs of Siberia probably continue, the reasons of this were show above.*

Keywords: perch (*Perca fluviatilis*); ecologi; reservoirs of Siberia.

Received April 12, 2017