

УДК 597.08.591.5.6.

## ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ У РЕЧНОГО ОКУНЯ (*Perca fluviatilis*)

© 2013 г. М. И. Шатуновский, Г. И. Рубан

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
119071 Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 29.02.2012 г.

Проанализирована изменчивость репродуктивных стратегий в различных популяциях речного окуня и внутривидовых экологических группировках, различающихся по темпу роста. С использованием биоэнергетического подхода исследовано возникновение и различия этих группировок. Показано, что биоэнергетические механизмы регулирования размеров и массы икры приводят к образованию стратегии форсированного воспроизводства у тугорослой группировки окуня в отличие от репродуктивной стратегии быстрорастущей группировки окуня, характеризующейся более поздним достижением половой зрелости при большей относительной массе гонад, выметыванием более крупной икры, что обеспечивает большую выживаемость личинок. При этом большое число возрастных групп в нерестовой части этой группировки компенсирует снижение воспроизводства в годы с неблагоприятными условиями.

DOI: 10.7868/S000233291301013X

В последние десятилетия появилось большое количество отечественных и зарубежных исследований жизненных стратегий рыб, включая репродуктивные стратегии (Лапин, Юровицкий, 1959; Roff, 1984; Ware, 1984; Wootton, 1984; Hislop, 1990; Stearns, 1992; Дгебуадзе, 2001; Patzner, 2008; Шатуновский, Рубан, 2010).

Отдельным направлением этого комплекса исследований является изучение внутривидовой изменчивости этих стратегий у широкоареальных бореальных видов.

Сравнивая динамику различных популяций у видов с широким ареалом (Шатуновский, Рубан, 2010), мы отметили существование общего спектра жизненных стратегий даже у далеких в систематическом отношении морских и пресноводных рыб (трески *Gadus morhua* L. и речной камбалы *Platichthys flesus* Norman, сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt и леща *Abramis brama* L.). Популяции из зоны видового пессимума в целом характеризуются низкой численностью и низкой обеспеченностью пищей половозрелых особей. Однако существуют и некоторые различия между этими популяциями из разных частей видового ареала. У южной периферии ареала обитают популяции с небольшой продолжительностью жизни особей, ранним достижением половой зрелости, с ограниченной обеспеченностью пищей для взрослых рыб – r-стратеги, а у северной периферии обитают популяции с большой продолжительностью жизни особей, как правило, с позд-

ним достижением половой зрелости, обычно с пониженной обеспеченностью пищей как молоди, так и половозрелых рыб – это K-стратеги. В зонах видового оптимума обитают популяции с высокой численностью, характеризующиеся средними значениями возраста достижения половой зрелости и продолжительности жизни, высокой обеспеченностью пищей как молоди, так и взрослых особей, неоднократной сменой характера питания в онтогенезе.

У диадромных (Myers, 1949; Pavlov *et al.*, 2002) видов рыб репродуктивные и трофические (нагульные) части ареалов не совпадают, поэтому важным моментом их жизненных стратегий являются нерестовые и нагульные миграции половозрелых особей и скат ранних стадий развития. У океанодромных (Myers, 1949; Pavlov *et al.*, 2002) видов (аркто-норвежских популяций трески и сельди *Clupea harengus* L.) нерестовые и трофические части ареала также разделены большими расстояниями и наблюдается протяженный дрейф ранних стадий развития (Никольский, 1974).

Сложные жизненные стратегии описаны в ряде популяций микижи *Parasalmo mykiss* Walb. (Павлов, Савваитова, 2010).

Трофические (нагульные) и нерестовые миграции в меньших масштабах свойственны и потамодромным (Myers, 1949; Pavlov *et al.*, 2002) рыбам в реках и озерах.

В сферу понятия “жизненные популяционные стратегии” также входят функционирование популяции в трофической структуре конкретного водоема, смена характера питания и, соответственно, пищевых ниш в разные периоды жизни. Все жизненные стратегии направлены на выживание и поддержание численности популяции в условиях отдельных водоемов или водных систем. Основой жизненных стратегий популяций рыб являются популяционные репродуктивные стратегии. Каждая такая стратегия формируется как совокупность индивидуальных репродуктивных циклов, и у рыб может быть охарактеризована средними значениями и пределами варьирования таких параметров, как возраст достижения самцами и самками половой зрелости, число нерестов в онтогенезе, абсолютная плодовитость при каждом последующем нересте и суммарно — за всю жизнь, дефинитивные размеры и масса икринок. Кроме этого, популяционные репродуктивные стратегии характеризуются числом и соотношением отдельных возрастных классов в нерестовой части популяции, соотношением полов, популяционной плодовитостью.

В число исследованных нами ранее широкоареальных видов не вошел речной окунь. Этот вид среди представителей отечественной ихтиофауны обладает, пожалуй, наибольшей экологической пластичностью, образует во многих водоемах экологические группировки, о чем свидетельствует большое количество литературных источников (Медников, 1963; Попова, 1965; Craig, 1987; Дгебуадзе, 2001).

В больших озерах, водохранилищах и дельтах крупных рек окунь образует две экологических группировки — прибрежную, представленную особями с медленным ростом и питающуюся преимущественно беспозвоночными, и глубинную, представленную хищными крупными быстрорастущими особями (Тюрин, 1935; Гуляева, 1951; Покровский, 1951; Пиху, 1961; Медников, 1963; Попова, 1965; Никольский, 1974; Ильина, 1978; Спановская, Григораш, 1980; Дгебуадзе и др., 1993).

В маленьких дистрофных мелководных водоемах (ламбах) Карелии и Финляндии окунь — единственный вид рыб, он характеризуется чрезвычайно низким темпом роста и является каннибалом (Бурмакин, Жаков, 1961; Жаков, 1984).

Большинство исследователей связывают образование экологических группировок окуня с тем, что особи одной генерации на ранних этапах онтогенеза попадают в неодинаковые условия и в связи с этим происходит дифференциация по характеру питания и темпу роста (Попова, 1965; Ильина, 1973, 1978; Спановская, Григораш, 1980; Дгебуадзе и др., 1993). Так описано образование прибрежной и пелагической (глубинной) группировок окуня в Рыбинском водохранилище (Чир-

кова, 1955; Ильина, 1978; Конобеева и др., 1980). Две группировки окуня упоминает Пиху (1961) в озере Выртсъярв. В разных районах дельты Волги Поповой (1965) описаны тугорослые и быстрорастущие группировки окуня.

Несмотря на обилие подобной информации, в литературе практически отсутствуют исследования, в которых детально описываются различия между этими группировками по темпу роста особей, по величине суточных рационов, по соотношению отдельных форм обмена, времени достижения половозрелости, максимальной продолжительности жизни, абсолютной и относительной плодовитости, гонадосоматическому индексу (ГСИ), массе дефинитивных ооцитов.

Во многих работах окунь отдельных водоемов характеризуется по смешанным выборкам из указанных группировок (Попова, 1965 и др.).

Цель работы — на основании собственных и литературных материалов выделить и охарактеризовать репродуктивные стратегии различных экологических группировок речного окуня.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

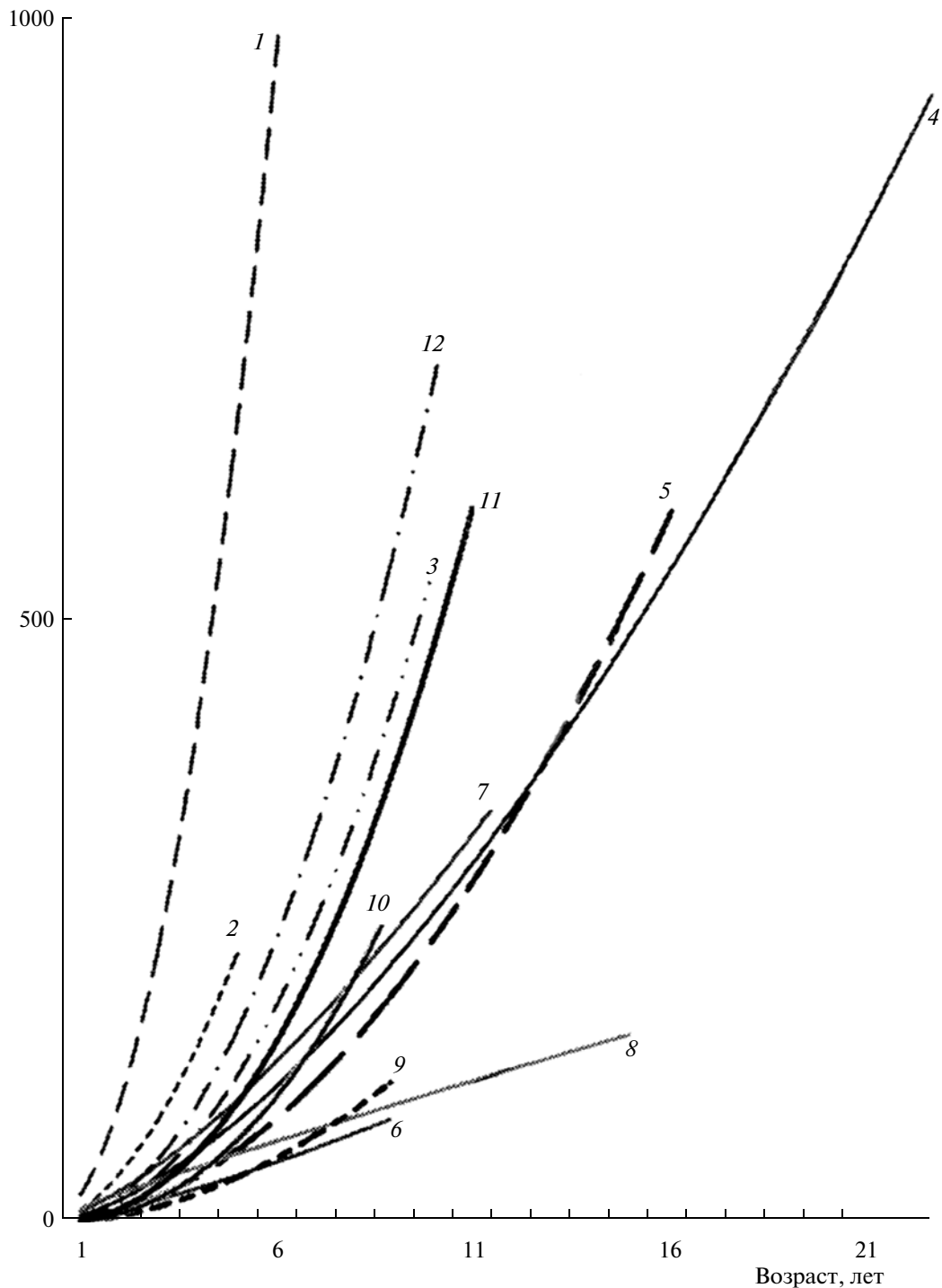
В работе были использованы обширные материалы, собранные сотрудниками и аспирантами лаборатории экологии низших позвоночных, а также лаборатории морфологии и экологии онтогенеза рыб ИПЭЭ РАН за последние 50 лет по росту и воспроизводству различных популяций окуня из низовьев Волги, водохранилищ (Можайского и Учинского), из Сямозера и из многих озер Карелии и Кольского п-ова, а также данные по окуню из других водоемов Европы.

Расчеты суточных рационов и соотношений расходов на энергетический, пластический и генеративный обмен осуществлялись по методикам Винберга (1956), Шатуновского (1980), Дрозжиной (1987).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Популяции окуня в различных водоемах европейской части России значительно различаются по продолжительности жизни и темпу роста особей (рис. 1). На этом рисунке, кроме дельты Волги, все остальные популяции представлены по смешанным материалам без разделения на отдельные группировки, даже в тех случаях, когда авторами констатируется их наличие.

Чтобы лучше понять одновременное наличие в одном водоеме (большие и средние озера, водохранилища, дельта Волги), по меньшей мере, двух экологических группировок окуня мы обратились к данным Поповой (1965) по размерному составу возрастных групп 1+ и 2+ популяции окуня



**Рис. 1.** Весовой рост окуня разных водоемов: 1 – быстрорастущая группировка, 2 – медленно растущая группировка, дельта Волги (Попова, 1965) ( $y = 11.893T^{1.80}$ ,  $y = 24.751T^{2.0}$ ); 3 – Рыбинское водохранилище (Захарова, 1955; Володин, 1979) ( $y = 3.9124T^{2.1}$ ); Карелия: 4 – оз. Каменное (Первозванский, 1993) ( $y = 6.6055T^{1.58}$ ), 5 – оз. Ньюозеро (Первозванский, 1993) ( $y = 2.6727T^{1.93}$ ); Кольский п-ов: 6 – оз. Федосеевское (Макарова, 1993) ( $y = 13.329T^{0.91}$ ), 7 – оз. Вялозеро (Макарова, 1993) ( $y = 9.8999T^{1.44}$ ), 8 – оз. Чунозеро (Макарова, 1993) ( $y = 4.393T^{1.36}$ ); 9 – оз. Тюлень (Жаков, 1984) ( $y = 1.7151T^{1.92}$ ); Сямозеро: 10 – 1973–1980 гг. (Стерлигова и др. 2007) ( $y = 1.6947T^{2.29}$ ), 11 – 1979–1980 гг. (Стерлигова и др. 2007) ( $y = 2.6822T^{2.23}$ ); 12 – оз. Ладожское (Дрозжина, 1987) ( $y = 5.4132T^{2.09}$ ). В уравнениях регрессии:  $y$  – масса тела, г;  $T$  – возраст, лет.

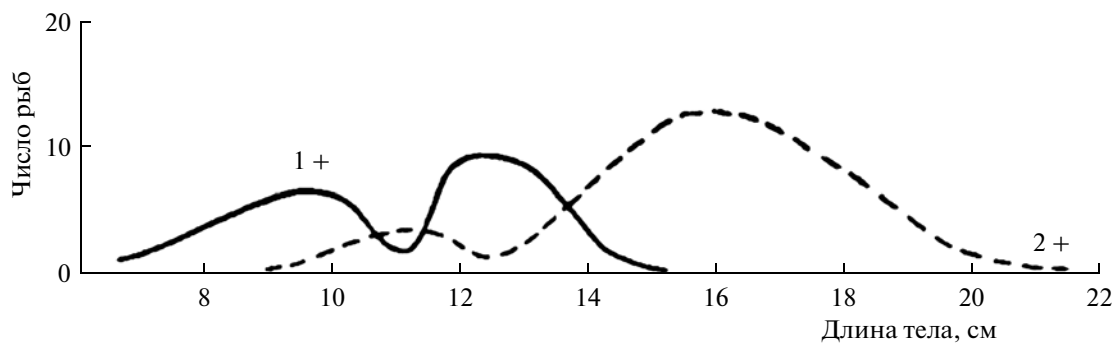


Рис. 2. Размерный состав возрастных групп 1+ и 2+ популяции окуня средней зоны дельты Волги (Попова, 1965).

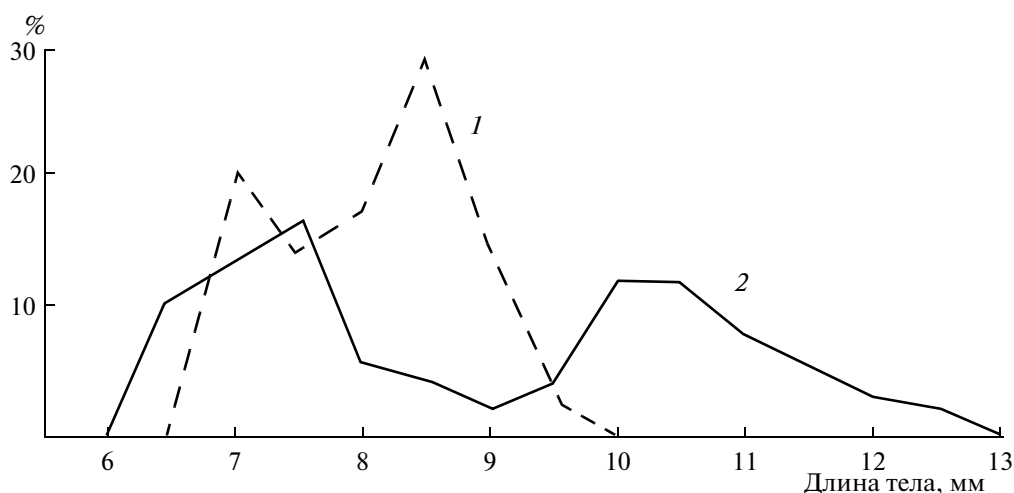


Рис. 3. Распределение личинок по длине тела в момент образования стаи (1) в экспериментальном пруду и в начале перехода к хищному питанию (2) (Ильина, 1973).

средней зоны дельты Волги (данные за апрель–май 1956 г.) (рис. 2).

Из рис. 2 можно видеть ярко выраженную бимодальность кривой размерного распределения двухлеток 1+ и меньшую двухвершинность кривой размерного распределения трехлеток 2+

Попова (1965) справедливо указывает, что "... появление в популяции окуня группировки с замедленным темпом роста связано с особенностями нереста, откорма и роста окуня в дельте. Сильно растянутый нерест, особенно в годы с неблагоприятным режимом весеннего паводка, и значительные колебания размеров икринок у разных особей способствуют большому разнообразию размеров окуня уже в первые месяцы жизни".

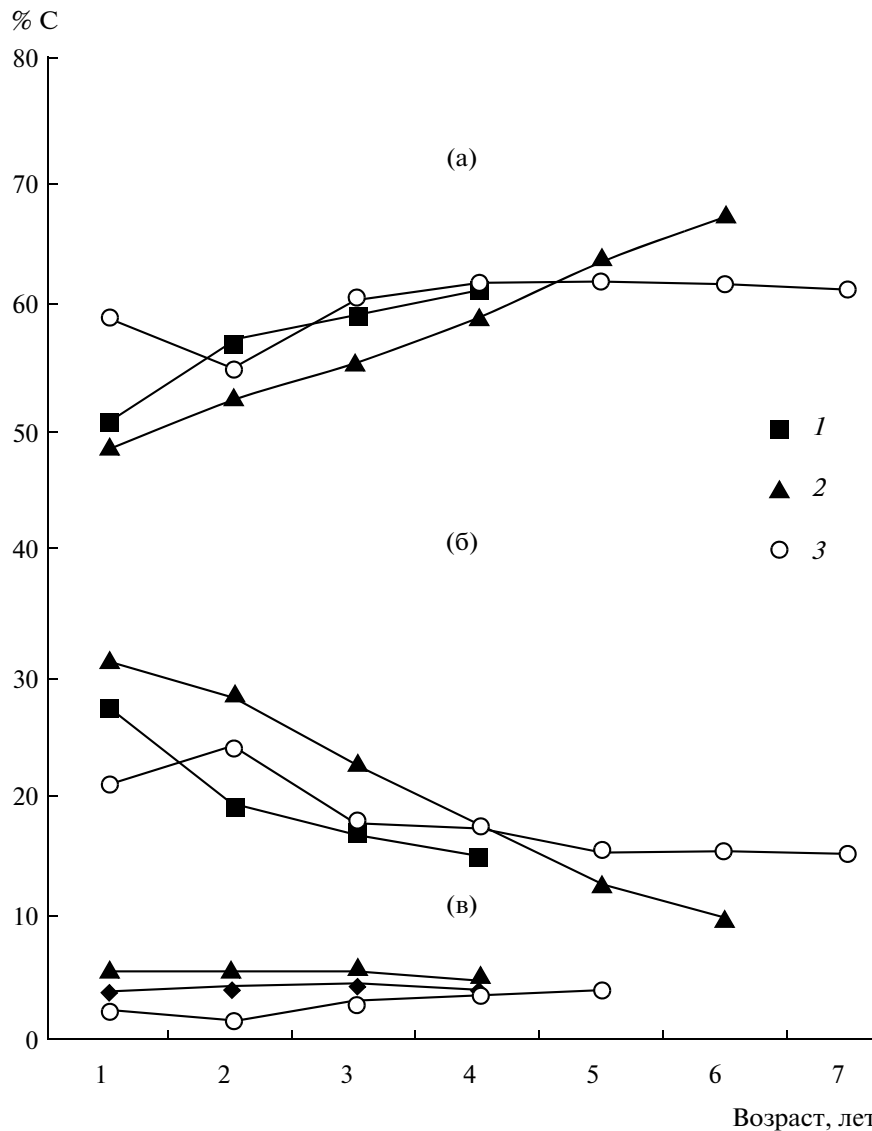
Отмеченная бимодальность кривых размерного распределения молоди окуня прослеживается уже у личинок окуня. В экспериментах Ильиной (1973) по выращиванию молоди окуня в садках и прудах показано, что в потомстве одной пары производителей более крупные личинки вылуплялись из более крупной икры, причем их развитие занимало большее время, чем у мелких. Уже через одну-две недели после вылупления личи-

нок кривые их размерного распределения имели двухвершинный характер (рис. 3).

Пересчитав данные Поповой (1965) по числу икринок в 1 г массы яичника самок окуня из дельты Волги, мы получили колебания массы одной икринки от 0.64 мг до 1.43 мг, при этом наиболее мелкую икру (до 1 мг) имели рано созревшие (в 2–3 года) тугорослые самки. У 4–5-летних быстро росших самок дефинитивная масса икры колебалась от 1 до 1.43 мг. Таким образом, максимальное различие в массе икры составляло у нижеволжского окуня 230%.

По данным Володина (1979) у самок окуня из Рыбинского водохранилища в возрасте 3+ масса одной икринки была 0.8 мг, а у 7–9-летних самок колебалась от 1.3 до 1.4 мг, т.е. была в 1.6–1.8 раза выше. В то же время широко известна высокая положительная корреляция между массой икры и массой (размером) выклеивающихся личинок рыб (Павлов, 2010).

У других широкоареальных видов рыб из водоемов Европы (судака, плотвы, леща) возрастные различия в дефинитивной массе икры значитель-



**Рис. 4.** Возрастная динамика долей энергетического (а), пластического (б) и генеративного (в) обмена в общем обмене (в % от С) у тугорослой (1) и быстрорастущей (2) группировок окуня из дельты Волги (Попова, 1965) и окуня оз. Ладожское (3) (Дрозжина, 1987).

но меньше, чем у окуня (Кузнецов, Халитов, 1978; Володин, 1979; Шатуновский, Рубан, 2009).

Кроме меньшей массы икринок у тугорослых самок речного окуня дельты Волги коэффициенты зрелости гонад были также низкими — от 15 до 18% (Попова, 1965), что отражает меньшие (в весовых и энергетических единицах) масштабы генеративного обмена.

Таким образом, как видно из приведенных данных, особи быстро- и медленно растущих группировок окуня различаются не только темпом роста особей, но и рядом репродуктивных показателей, таких как возраст достижения половой зрелости, плодовитость, относительная масса гонад и дефинитивная масса икринок. В связи с

этим анализ указанных различий был бы неполным без рассмотрения соотношения различных форм обмена у этих двух группировок.

Следует отметить, что балансовый энергетический подход применялся ранее (Дрозжина, 1987; Craig, 1987) для объяснения онтогенетических изменений роста и интенсивности питания, а также соотношения между ними у окуня. Однако детально особенности репродуктивных стратегий окуня этими авторами не исследовались. Кроме этого, отсутствовали работы с использованием биоэнергетического подхода для объяснения возникновения и отличий экологических группировок окуня.

В анализ были включены переработанные нами данные Поповой (1965) и Дрозжиной (1987) по ладожскому окуню.

Как видно из рис. 4, относительная величина энергетического обмена у обеих группировок окуня в дельте Волги с возрастом увеличивается, однако у тугорослой группировки окуня в онтогенезе она, как правило, превышает таковую у быстрорастущей группировки. Это связано с повышенными затратами энергии на добывание мелкой пищи (беспозвоночных) у тугорослых особей.

Относительная величина пластического обмена у особей обеих группировок волжского окуня и у ладожского окуня с возрастом снижается. У особей тугорослой группировки доля энергетического обмена в общем обмене выше, а доля пластического обмена и генеративного ниже, чем у особей быстрорастущей группировки. Доля генеративного обмена в общем обмене у быстрорастущих окуней несколько выше, чем у медленнорастущих (рис. 4).

Исходя из приведенных выше данных, репродуктивную стратегию популяции тугорослого окуня из Нижней Волги можно описать следующим образом. Эти рыбы соответствуют совокупностям, представленным в левых частях кривых размерного распределения (рис. 2). Ограниченность кормовых ресурсов и энергетическая неэффективность потребления мелких кормовых объектов даже на фоне довольно высокой в нижеволжском регионе обеспеченности пищей приводят у особей тугорослой группы к ранней перестройке обмена веществ: на фоне сокращения интенсивности белкового роста в систему общего обмена включается генеративный обмен, достижение половой зрелости у самок наступает в раннем возрасте (2–3 года), но относительная масса гонад (ГСИ) довольно низка. У этих рыб, являющихся г-стратегами, небольшая масса гонад компенсируется довольно высокой абсолютной плодовитостью за счет снижения дефинитивной массы икринок (0.64–0.8 мг). Таким образом, биоэнергетические механизмы регулирования размеров и массы икры приводят к образованию стратегии форсированного воспроизводства у тугорослой группировки окуня.

В отличие от тугорослой группировки окуня, особи быстрорастущей группировки соответствуют совокупностям, представленным в правых частях кривых размерного распределения (рис. 2). Самки этой группировки продолжают интенсивно расти; они созревают на 1–2 года позднее. Продолжительность их жизни больше, в составе нерестовой части этой группировки не 2–3 возрастных класса, а 4–5.

Репродуктивная стратегия быстрорастущей группировки окуня, характеризующейся питани-

ем энергетически более выгодной пищей (рыба), заключается в более позднем достижении половой зрелости при большей относительной массе гонад, в выметывании более крупной икры, что обеспечивает большую выживаемость личинок. Большое число возрастных групп в нерестовой части этой группировки компенсирует снижение воспроизводства в годы с неблагоприятными гидрологическими, гидрохимическими и трофическими условиями.

Анализ многочисленных литературных материалов (Ильина, 1970, 1973, 1978; Володин, 1979; Стерлигова и др., 2007) показал, что в тех водоемах европейской части России (это в основном касается центральных и южных частей ареала), где совместно существуют прибрежные и глубинные (пелагические) группировки речного окуня, различия в их репродуктивных стратегиях уменьшаются с юга на север на фоне общего снижения темпа роста (рис. 1), значений относительных пищевых рационов и увеличения возраста достижения половой зрелости, продолжительности жизни и числа возрастных классов в нерестовых частях обеих группировок, а также снижения изменчивости массы икринок и ГСИ. Соотношения численности обеих группировок в разных водоемах в зависимости от гидробиологических и трофических условий могут быть различны, но при этом сохраняются общие принципы этих стратегий.

У тугорослой (прибрежной) группировки: меньшие масштабы белкового роста (синтеза) (рис. 1, 4); меньше возраст достижения половой зрелости; меньшая доля генеративного обмена (меньше ГСИ); меньше продолжительность жизни; меньшее число возрастных классов в нерестовой части популяции; меньшие размеры икры, особенно при первом нересте; высокие значения относительной плодовитости.

У быстрорастущей (глубинной), иногда ее называют пелагической, группировки окуня: высокие, постепенно снижающиеся в онтогенезе пищевые рационы; высокие масштабы белкового синтеза в организме (большой темп роста) (рис. 1, 4); более позднее и растянутое на несколько лет (2–3 года) достижение половой зрелости; большая доля генеративного обмена (более высокий ГСИ); большая (в 1.5–2 раза) продолжительность жизни, чем у прибрежной группировки; большее число возрастных классов в нерестовой части популяции; большие размеры (масса) дефинитивной икры; меньшее значение относительной плодовитости.

Популяционные репродуктивные стратегии у окуня модифицируются в северной части ареала, где он обитает преимущественно в мезотрофных, олиготрофных и дистрофных водоемах в субарктической и арктической зонах.

В Сямозере присутствуют две экологических группировки окуня, но почти во всех работах проводится анализ усредненных выборок (Стерлигова и др., 2007).

Самки достигают половой зрелости в 2–5 лет, вероятно, в прибрежной группировке в 2–3 года при массе тела 20–40 г, в глубинной в 4–5 лет при массе тела 40–60 г.

Мелкий окунь в Сямозере населяет губы и заливы, заросшие водной растительностью, крупный – держится в основном на лудах в центральной части озера (Стерлигова и др., 2007). Трехгодовалые особи имеют низкую абсолютную плодовитость (в разные периоды, в среднем от 4.1 до 5.6 тыс. икринок, относительная плодовитость 149–169 икр./г).

Обращают на себя внимание резкие колебания темпа роста сямозерского окуня в разные периоды. В 1973–1975 гг. (рис. 1) темп роста окуня был очень низким, в 1996–1999 гг. – высоким.

В Сямозере окунь достигает 13-летнего возраста. По мере продвижения от южной Карелии к северной продолжительность жизни окуня увеличивается. Так, по данным Первозванского (1986), в оз. Каменное окунь достигает 23-летнего возраста, в озерах Лувозеро, Кимасозеро, Ньюкозеро – 17-летнего возраста, самки созревают в возрасте 4–5 лет, в последних двух озерах в возрасте 2–5 лет.

Средняя абсолютная плодовитость окуня в Кимасозере и Ньюкозере очень низкая – 13 и 18 тыс. икринок соответственно. В озерах р. Каменной в уловах преобладали самки (в оз. Каменное они составляли до 74% общей численности). Величина ГСИ у самок окуня этих озер была в 1.3–1.5 раза ниже, чем у окуня Онежского и Ладожского озер (Первозванский, 1986).

Чрезвычайно интересны данные по популяциям окуня из озер Терского берега Кольского п-ова (северный край ареала вида) (Макарова, 1993). В олиготрофном оз. Федосеевское темп роста окуня чрезвычайно низкий, самки созревают в возрасте 3–4 года при длине тела 11–13 см и массе 22–36 г, продолжительность жизни окуня в этом озере 11 лет. В мезотрофном Вялозере окунь становится половозрелым на 4–7-м годах жизни, достигает возраста 21 год. Средняя абсолютная плодовитость самок окуня из оз. Федосеевское 6.26 тыс. икринок, относительная плодовитость 136 икр./г. У окуня Вялозера средняя абсолютная плодовитость 24 тыс. икринок, относительная плодовитость 112 икр./г. Средняя масса зрелых икринок у окуня этих озер соответственно 1.55 и 1.59 мг (Макарова, 1993). Интересно отметить, что в питании окуня из оз. Федосеевское рыба составляла 7.5%, а в питании окуня Вялозера – 92%.

Таким образом, популяция окуня оз. Федосеевского по многим показателям напоминает тугорослые популяции окуня из центральной и юж-

ной частей ареала: медленный рост, раннее созревание, низкая абсолютная плодовитость и высокая относительная плодовитость, меньшие размеры икры и меньшая продолжительность жизни (по сравнению с окунем Вялозера). Популяционная репродуктивная стратегия окуня в олиготрофном оз. Федосеевское весьма сходна со стратегией, выявленной для тугорослых группировок окуня из центральной и южной частей ареала. Исключение составляет лишь более низкий темп роста и специфическая адаптация окуня из водоемов северной периферии его ареала – высокая масса зрелой икры.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ темпа роста, возрастного состава и репродуктивных показателей окуня в пределах его ареала в европейской части России (от дельты Волги до Кольского п-ова) показал наличие большого спектра популяционных репродуктивных стратегий, сходного с описанными ранее у ряда морских и пресноводных рыб. В зоне видового оптимума (дельта Волги) в зоне оптимальных в течение вегетационного периода температур, при высокой обеспеченности пищей всех возрастных групп обитают высокочисленные популяции этого вида. Продолжительность жизни (до 10 лет) – средняя для вида, достижение половой зрелости в 2–4 года, значения абсолютной и относительной плодовитости наибольшие.

По мере продвижения с юга на север продолжительность жизни окуня увеличивается и в озерах северной Карелии и Кольского п-ова достигает 22 лет, возраст достижения половой зрелости – 3–7 лет; относительная величина суточных рационов и темп весового роста с юга на север снижаются. Абсолютная и относительная плодовитость также снижаются, но увеличивается масса дефинитивных ооцитов.

Однако в отличие от других исследованных видов у окуня наблюдается специфическая особенность: во всех крупных водоемах (в дельтах рек, озерах, водохранилищах) от южной части ареала (дельта Волги) до эвтрофных и мезотрофных озер южной и средней Карелии, Вологодской и Архангельской областей этот вид в рамках единой популяции образует две экологические группировки с разными репродуктивными стратегиями: прибрежную и глубинную.

Особи прибрежной группировки питаются в основном беспозвоночными, для них характерны раннее достижение половой зрелости, малые размеры и масса дефинитивной икры, при несколько меньших значениях ГСИ высокие значения относительной плодовитости. Продолжительность жизни 6–8 лет. Это r-стратегии. Особи глубинной группировки – ихтиофаги, характеризу-

ются высокими и медленно снижающимися в онтогенезе относительными пищевыми рационами. Достигают половой зрелости в 4–7 лет, имеют более высокую (судя по абсолютной плодовитости и ГСИ) воспроизводительную способность. Продолжительность их жизни выше, чем у особей прибрежной группировки, соотношение полов сдвинуто (иногда значительно – до 60–80%) в пользу самок, икра более крупная, ее дефинитивная масса увеличивается у этих рыб с увеличением возраста. Особи этой группировки являются К-стратегиями.

Возникновение этих группировок происходит на достаточно ранних стадиях онтогенеза, и, по-видимому, обусловлено изменчивостью размеров дефинитивных ооцитов в гонадах самок (этот вопрос нуждается в более подробном исследовании).

Существование двух жизненных стратегий (и в их составе репродуктивных стратегий) в популяции окуня одного водоема повышает эффективность использования этим видом кормовой базы и, в конечном счете, обеспечивает его выживание. Высочайшую экологическую пластичность окуня доказывает и то, что в небольших мелководных, дистрофных послеледниковых водоемах северной Европы ихтиофауна представлена единственным видом – окунем. Существование этих популяций возможно лишь за счет каннибализма половозрелых особей.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 11-04-00072а.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурмакин Е.В., Жаков Л.А. Опыт определения рыбопродуктивности окуневого озера // Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ. 1961. № 13/14. С. 27–28.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во БГУ, 1956. 257 с.
- Володин В.М. Плодовитость окуня *Perca fluviatilis* (L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. Вып. 4. С. 672–679.
- Гуляева А.М. Материалы по биологии окуня Онежского озера // Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 150–168.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О., Шайкин А.В. Питание молоди окуня в связи с размерной дифференциацией поколений // Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. С. 94–112.
- Дрозжина К.С. Количественная характеристика питания судака и окуня Ладожского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 2. С. 20–28.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер северо-запада СССР. М.: Наука, 1984. 143 с.
- Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб в Рыбинском водохранилище // Тр. биост. “Борок”. 1955. Вып. 2. С. 32–39.
- Ильина Л.К. О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня, *Perca fluviatilis* L. // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10. Вып. 1. С. 170–174.
- Ильина Л.К. Поведение сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. разных экологических групп в потомстве одной пары производителей // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13. Вып. 2. С. 350–361.
- Ильина Л.К. Влияние состояния мелководий и гидрометеорологических условий на распределение и численность молоди окуня в Рыбинском водохранилище // Тр. ИБВВ АН СССР. 1978. № 39/42. С. 16–29.
- Конобеева В.К., Конобеев А.Г., Поддубный А.Г. О механизме образования скоплений молоди окуня *Perca fluviatilis* L. в открытой части водохранилищ озера типа (на примере Рыбинского водохранилища) // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 2. С. 258–271.
- Кузнецов В.А., Халитов Н.Х. Изменение плодовитости и качества икры плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в связи с разными условиями нагула // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. Вып. 1. С. 74–83.
- Лапин Ю.Е., Юровицкий Ю.Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости рыб // Журн. общ. биологии. 1959. Т. 20. Вып. 6. С. 47–56.
- Макарова Н.П. Некоторые биологические показатели окуня *Perca fluviatilis* L. в разных водоемах Кольского полуострова // Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. С. 80–93.
- Медников Б.М. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 1. С. 70–77.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 1974. 447 с.
- Павлов Д.А. Стратегия размножения рыб и динамика популяций // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: КМК, 2010. С. 217–240.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. Внутривидовая структура у рыб. Анадромия и резидентность у лососевых рыб (Salmonidae) // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: КМК, 2010. С. 33–61.
- Первозванский В.Я. Рыбы водоемов Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск: Карелия, 1986. 217 с.
- Пиху Э.Р. О размножении промысловых рыб оз. Выртыярв: Автореф. дис. канд. биол. наук. Тарту: Ин-т зоологии и ботаники АН ЭстССР, 1961. 19 с.
- Покровский В.В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 95–149.
- Попова О.А. Экология щуки и окуня дельты Волги // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, 1965. С. 91–170.
- Спановская В.Д., Григораиш В.А. О разнокачественности сеголетков окуня // Физиологическая и популяци-



- онная экология животных. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1980. Вып. 6(8). С. 36–45.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. и др.* Эко-система Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: НЦ РАН, 2007. 119 с.
- Тюрин П.В.* Материалы к познанию биологии окуня (*Perca fluviatilis* L.) озера Чаны // Докл. АН СССР. 1935. № 2–3. С. 186–190.
- Чиркова З.Н.* О распределении и росте сеголетков окуня в Рыбинском водохранилище // Тр. биост. “Борок”. 1955. Вып. 2. С. 191–199.
- Шатуновский М.И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И.* Экологические аспекты возрастной динамики показателей воспроизводства рыб // Экология. 2009. № 5. С. 335–347.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И.* Внутривидовая изменчивость жизненных стратегий бореальных рыб на примере видов с широким ареалом // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 4. С. 486–497.
- Craig J.F.* The biology of perch and related fish. London; Sydney: COOM HELM, 1987. 333 p.
- Hislop J.R.G.* A comparison of the reproductive tactics and strategies in cod, haddock, whiting, and Norway pout in the North Sea // Fish Reproduction. L.: Acad. Press, 1990. P. 427–496.
- Myers G.S.* Usage of Anadromous, Catadromous and allied terms for migratory fishes // Copeia. 1949. № 2. P. 89–97.
- Patzner R.A.* Reproductive strategies of fish // Fish reproduction / Eds Rocha M.J., Arukwe A., Kapoor G. L.: Acad. Press, 2008. P. 203–270.
- Pavlov D.S., Ruban G.I., Sokolov L.I.* On the types of spawning migrations in sturgeon fishes (Acipenseriformes) of the world fauna // J. Ichthyol. 2002. V. 41. Suppl. 2. P. 225–236.
- Roff D.A.* The evolution of life history parameters in teleosts // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V. 4. P. 984–1000.
- Stearns S.C.* The Evolution of the Life Histories. Oxford: Oxf. Univ. Press, 1992. 249 p.
- Ware D.M.* Fitness of different reproductive strategies in teleost fishes // Fish reproduction: strategies and tactics. L.: Acad. Press, 1984. P. 349–366.
- Wootton R.J.* Introduction: strategies and tactics in fish reproduction // Fish reproduction: strategies and tactics. L.: Acad. Press, 1984. P. 1–11.

## Intraspecies Variation of Reproductive Strategies in River Perch (*Perca fluviatilis*)

M. I. Shatunovskii and G. I. Ruban

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia*

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

The variation of reproductive strategies in different populations of river perch and intrapopulation groups differing in the rate of growth have been analyzed. Using a bioenergetic approach, the origin and differences between these groups have been studied. It was shown that bioenergetic mechanisms of regulation of the sizes and weight of the eggs lead to formation of the strategy of forced reproduction in the slow-growing group of perch, unlike the reproductive strategy of the fast-growing group of perch characterized by a later reaching of sexual maturity at a greater relative weight of gonads and spawning of larger eggs, which provides for a longer lifespan of larvae. The great number of age groups in the spawning part of this group compensates for a decrease in reproduction in years with unfavorable conditions.