

УДК 597:591.53

## ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ОКУНЯ (*Perca fluviatilis*) В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД В ДИСТРОФНОМ И ОЛИГОТРОФНОМ ОЗЕРАХ СЕВЕРНОЙ КАРЕЛИИ (РОССИЯ)

© 2022 г. П. М. Терентьев<sup>а</sup>, Н. А. Березина<sup>б</sup>, \*

<sup>а</sup>Институт проблем промышленной экологии Севера, Кольский научный центр Российской академии наук, Анатиты, Россия

<sup>б</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 16.05.2022 г.

После доработки 19.06.2022 г.

Принята к публикации 21.06.2022 г.

Исследованы биологические особенности (размерно-массовые характеристики, возрастная структура) и состав пищи популяций речного окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 в малых озерах северной Карелии (дистрофном оз. Круглое и олиготрофном оз. Кривое) в осенне-зимний период. Между популяциями окуня изученных озер выявлены значимые различия в темпах роста, а также по ряду морфологических признаков: диаметру глаза, длине головы и ее заглазничного отдела; высоте головы у затылка, наибольшей и наименьшей высоте тела, антедорсальном и антевентральном расстояниях, а также длине хвостового стебля и нижней челюсти. У окуня оз. Круглое (с высокой цветностью и малой прозрачностью вод) размеры глаза в пропорциях тела и головы заметно больше, чем у рыб из светловодного оз. Кривое. По типу питания окунь обоих озер — эврифаг с высокой долей бентосных беспозвоночных (81–83% по индексу относительной значимости) и низкой долей рыб в питании (<1% в оз. Круглое и 5.6% (20% при длине тела >22 см) в оз. Кривое). В зимний период в рационе окуня обоих озер преобладали (>50%) личинки крупных поденок *Ephemera vulgata*. Субдоминантами (>10%) в питании окуня были планктонные и бентосные ракообразные, личинки ручейников (в оз. Кривое) и хирономид (в оз. Круглое). Темп массового роста окуня в олиготрофном озере в более двух раз превышает таковой в дистрофном, однако в целом значительно ниже, чем в более крупных озерах Карелии (Сямозеро, Онежское, Ладожское). По-видимому, это связано с низким уровнем ихтиофагии окуня в условиях малопродуктивных северных озер.

**Ключевые слова:** дистрофное и олиготрофное озера, окунь, возрастная структура, морфометрия, темп роста, питание рыб, подледный период

**DOI:** 10.31857/S0320965222060183

### ВВЕДЕНИЕ

В условиях меняющегося климата зимний период — наиболее критический сезон для многих озер. Получение данных о росте и питании рыб в подледный период считается трудоемкой, но важной и актуальной задачей гидробиологии, особенно в озерах северных широт, где этот период длится более шести месяцев в году. Рыбы, физиологически приспособленные к низким температурам, в зимние холода остаются активными (McMeans et al., 2020), продолжают расти и питаться (Пономарев, 2019). Физические процессы (перемешивание воды, температура и уровень

кислорода в толще воды) влияют на их поведение в подледный период (Jansen et al., 2021). Некоторые данные свидетельствуют, что рыбы выбирают определенные глубины озер и местообитания с наиболее благоприятными температурами воды (4°C) для оптимизации своих метаболических затрат (Harrison et al., 2016). Мелкие рыбы, которые имеют меньшую емкость для накопления энергии и более высокий риск зимнего голодания, должны с большей активностью добывать корм зимой по сравнению с более крупными особями (Byström et al., 2006). Меньший снежный покров на поверхности льда озер и большее проникновение света в толщу воды могут способствовать более активному и успешному питанию рыб (Varpe et al., 2015), поскольку рыбы относятся к визуальным

**Сокращения:** АВ — общая длина; АС — длина по Смитцу; АД — промысловая длина (от вершины рыла до начала хвостового плавника).

хищникам и свет им необходим, чтобы обнаружить и успешно поймать добычу (Blanchfield et al., 2009). Кроме того, закрытие озера ледяным покровом приводит к постепенному истощению кислорода в воде (Deshpande et al., 2017) и это, вместе с другими перечисленными факторами, может заставить рыбу выбирать зимой особые места обитания с наиболее благоприятной температурой и кислородом (Hasler et al., 2009). Аноксия зимой действует как сильный фильтр, определяющий активность и выживаемость рыб. Таким образом, уровень потребления рыбами беспозвоночных и их влияние на трофические сети в озерах подо льдом могут отличаться от таковых в летний период и зависеть от многих причин.

В озерах Карелии речной окунь *Perca fluviatilis* L. — один из самых распространенных видов рыб (Стерлигова и др., 2016). Он заселил большое количество озер и в некоторых малых водоемах северной Карелии является единственным представителем ихтиофауны. В пределах одного водоема окунь может быть представлен двумя формами — медленно- и быстрорастущей, различающимися по темпу роста, поведению и характеру питания (Дгебуадзе, 2001; Дятлов, 2002). Несмотря на большое количество работ по его образу жизни (Решетников и др., 1982; Попова, Ассман, 1993), рост и сезонная динамика пищевого спектра остаются мало исследованными, особенно в полярных районах (Стерлигова и др., 2016; Березина и др., 2021) и крайне мало данных по этим показателям окуня в холодный подледный период (Пономарев, 2019). В водных экосистемах Севера интенсивность роста рыб ожидается ниже, чем в экосистемах более низких широт. Но и в озерах одного региона, разных по трофическому статусу, характер роста и линейно-массовые характеристики окуня могут значительно варьировать.

Ранее рацион окуня в субарктических озерах европейской части России изучали только в период открытой воды, летом и осенью, не затрагивая период ледостава (Иванова и др., 2006; Berezhina et al., 2018; Березина и др., 2021; Зубова и др., 2021). Результаты этих работ показали низкий уровень потребления окунем рыб. Именно бентосные беспозвоночные размером 8–16 мм (ракообразные, личинки насекомых, моллюски) служили основным пищевым ресурсом окуня разных размерных групп (от 2+), а сезонная смена доминирующих форм в питании окуня определялась динамикой биомассы и размеров этих видов животных в озерах.

Цель работы — изучение эколого-морфологических характеристик речного окуня в дистрофном и олиготрофном озерах Северной Карелии, темпов его роста и особенностей питания в подледный период.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Характеристика озер.** Малые субарктические озера Кривое (66°3435 с.ш., 33°6375 в.д.) и Круглое (66°3429 с.ш., 33°6119 в.д.) расположены на берегу Кандалакшского залива Белого моря в Северной Карелии (рис. 1), в 30 км к югу от Полярного круга. Рядом с озерами находится круглогодичная Беломорская биостанция “Картеш” Зоологического института РАН. Основные физико-химические показатели этих озер представлены в табл. 1. Озера характеризуются холодноводностью и низким содержанием питательных веществ. С конца ноября по конец мая они покрыты льдом. К концу периода ледостава (в апреле) в придонных слоях оз. Круглое формируются гипоксические условия (1–2.7 мг O<sub>2</sub>/л) продолжительностью до 20–30 сут. Низкие концентрации кислорода отмечены и в оз. Кривое, но только в самой глубоководной части (на глубине 30 м) с конца марта по начало мая, они колеблются от 0 до 2.5 мг O<sub>2</sub>/л.

Для световодного глубокого оз. Кривое характерны высокая прозрачность воды (4.3–4.7 м) и низкая продукция фитопланктона (<100 мг C/(м<sup>2</sup> сут)) и хлорофилла *a* (0.2–3.0 мкг/л). Мелководное оз. Круглое — дистрофный водоем с бурой водой из-за высокого содержания гумусовых веществ (табл. 1).

**Сбор и обработка материала.** Исследование рыб проводили в феврале, в апреле и в сентябре 2019–2021 гг. Рыб отлавливали на двух–трех станциях в каждом озере, расположенных в мелководной и глубоководной (центральной) части озер. Всего собрано и обработано 561 экз. рыб (биологический анализ), для размерного состава и темпа массового роста — 481 экз., морфометрического анализа — 107 экз., анализ питания — 670 экз.

Рыб отлавливали стандартными наборами ставных жаберных сетей из монофиламента. Сети длиной 30 м, высотой 1.5 м и размером ячеи 15, 16, 17, 18, 20, 24, 27, 33, 35, 40 мм устанавливали вблизи станций отбора гидробиологических проб, использованных ранее (Винберг, 1975), на глубинах 3–25 м. В зимний период также ловили с помощью удочки.

Рыб обрабатывали по стандартным методам (Правдин, 1966; Методы ..., 2019). Массу рыб определяли с точностью до 1 г, длину (общую (АВ), по Смитсу (АС) и промысловую (АД) — от вершины рыла до начала хвостового плавника) измеряли с точностью до 1 мм. Возраст рыб определяли по жаберной крышечной кости под биноклем МБС-10 при поляризованном освещении (Чугунова, 1959). Для морфометрического анализа рыб фотографировали цифровым фотоаппаратом Nikon Coolpix W300 с объективом Nikon на штативе. По полученным фотографиям с помощью программы ImageJ измеряли основные

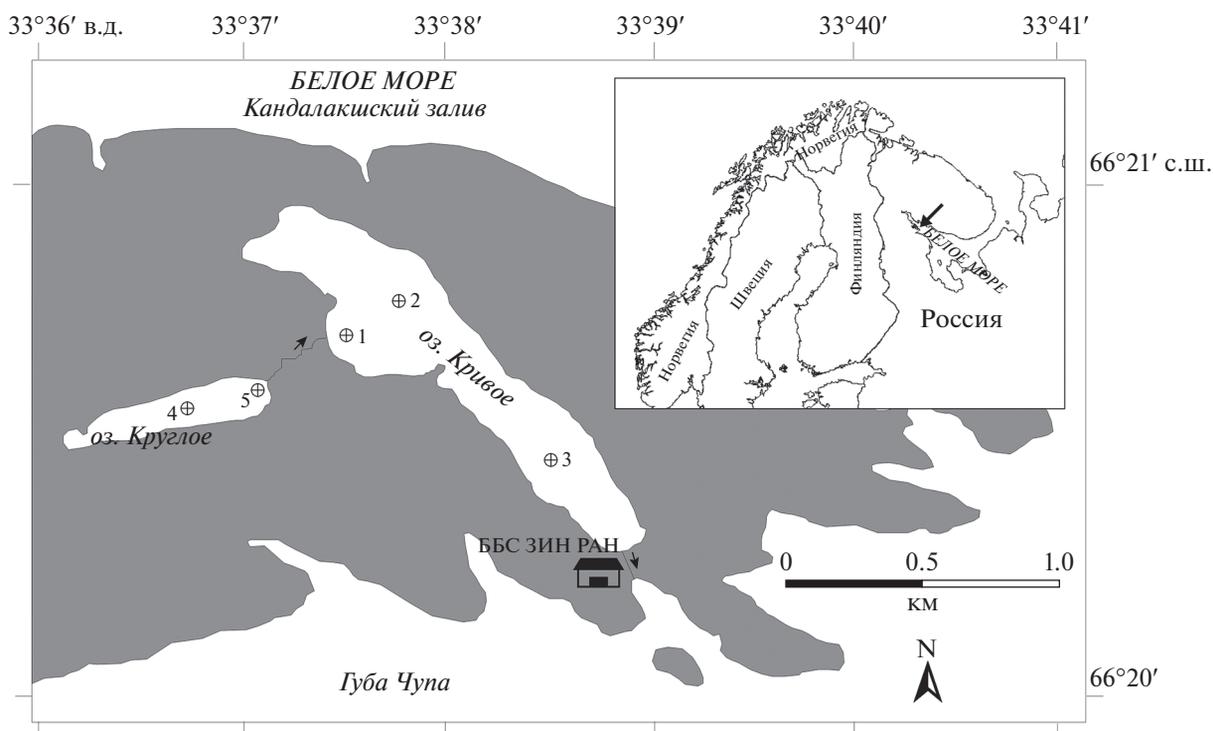


Рис. 1. Карта-схема расположения озер Круглое и Кривое. ⊕ – станции (1-5).

пластические признаки. Определение размерно-возрастного состава популяции было основано на расчете взвешенного возрастного состава выборки и определения по длине рыб относительного распределения их возрастных классов.

Содержимое желудка рыб определяли в лаборатории под микроскопом. После измерений и взвешивания тела рыб, желудок рыб удаляли из полости тела и сразу анализировали или фиксировали 4%-ным раствором формалина. Наполнен-

Таблица 1. Основные физико-химические параметры исследованных озер

Показатель	оз. Кривое	оз. Круглое
Площадь, км <sup>2</sup>	0.5	0.1
Средняя (максимальная) глубина, м	12 (32)	2 (4)
Прозрачность воды, м	4.5–4.8	1.2
Цветность воды, Pt-Co	25–30	150–160
Минерализация, мг/л:	72–88	27–50
Ca <sup>2+</sup>	5.8–7.4	2.4–3.9
НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	28.6–31.2	11.6–25.5
Содержание кислорода, мг/л:		
на поверхности	8.6–12.1	7.8–11.2
на дне	0–12.0	1.0–7.4
рН	6.6–7.7	5.9–6.7
Гуминовые кислоты, мг/л	0.03	0.15–0.21
Общее содержание, мг/л:		
углерода	6.4	22.6
азота	1860–4110	1620–4430
фосфора	14–74	18–162
железа	4–280	76–500
Хлорофилл <i>a</i> фитопланктона, мг/м <sup>3</sup>	0.2–3.0	0.18–1.00

ность желудка оценивали по пятибалльной шкале. Для анализа отбирали желудки с наполнением пищей >60% (наполненность III–V) – ≥20 желудков окуня в один период исследования для каждого озера. Содержимое желудка взвешивали, затем переносили в чашку Петри. Под бинокулярным стереомикроскопом МБ-10 все пищевые компоненты идентифицировались (по возможности до вида) и разделяли на группы по таксономическим классам. Подсчитывали количество экземпляров и определяли их суммарную массу в каждой группе. По вкладу различных групп пищевых объектов в общую численность ( $N$ ) и массу ( $W$ ) компонентов пищевого комка (%) и по частоте встречаемости (FO, %) компонента у проанализированных рыб рассчитывали индекс относительной значимости компонента питания (Hyslop, 1980) по формуле:

$$RI = 100(\%FO + \%N + \%W) / \sum_{1..n} (\%FO + \%N + \%W).$$

Все показатели выражали как среднее арифметическое значение с определением стандартного отклонения ( $SD$ ) и стандартной ошибки ( $SE$ ). Различия в изучаемых параметрах между годами, сезонами и группами проанализировали с помощью метода главных компонент (ANOVA) и  $t$ -тестов парного сравнения в пакете Statistica-10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Эколого-морфологические характеристики окуня

В оз. Кривое зарегистрировано три вида рыб: окунь *Perca fluviatilis*, ярушка *Coregonus albula* (L.) и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L.), в оз. Круглое – только окунь. Окунь в структуре рыбной части сообщества оз. Кривое – доминирующий вид. В оз. Круглое в уловах, помимо окуня, обнаружен узкопалый рак *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz).

**Размерно-массовая и возрастная структуры окуня.** Исследования показали, что окунь в изученных водоемах, расположенных в непосредственной близости друг от друга, различается по показателям роста (рис. 2, рис. 3).

В оз. Круглое возрастную структуру рыб в период исследования представляли особи восьми возрастных групп (рис. 2). В уловах отсутствовали рыбы младше 3+, единично отмечены экземпляры 9+ и 11+ лет. В основе выборки были рыбы в возрасте 4+ ...6+, причем преобладали особи массой 20–40 г, причем у самок этой выборки размеры тела (12–14 см) были выше, чем у самцов (11–13 см). Указанная закономерность касается и средних размерно-массовых показателей в отдельных возрастных группах (табл. 2). И по массе, и по показателям линейных размеров в выборке рыб оз. Круглое не выявлено четкой бимодальной структуры распределения, характерной для водоемов, где могут обитать разные формы окуня (рис. 2). В то же время в уловах присутствовали и относи-

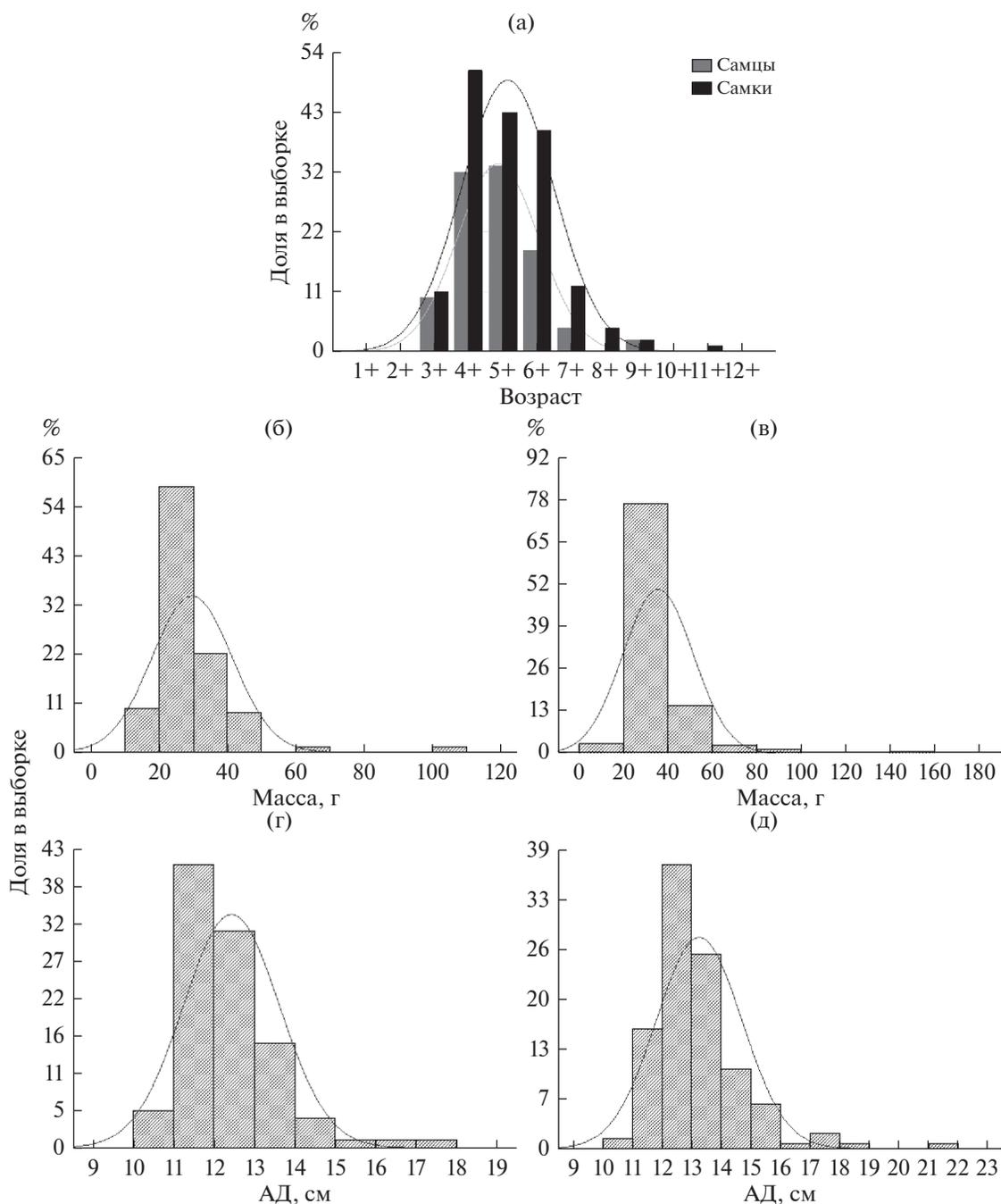
тельно крупные особи длиной тела >15 см и массой > 60 г.

Окунь оз. Кривое представлен в выборке десяти возрастными группами (рис. 3). Максимальный возраст зарегистрирован у самки (12+). Однако наибольшие размерно-массовые показатели были у самки в возрасте 10+ (33.5 см и 829 г) с высокими темпами роста (табл. 3). Основу уловов оз. Кривое представляли рыбы двух возрастных групп (3+ и 4+ лет). В отличие от оз. Круглое, здесь самки были более многочисленны у рыб возраста от 2+ до 4+ лет, в возрастных группах старше восьми лет (7+) численность самцов была выше, чем самок (рис. 4). На окуня массой до 100 г приходилось 88% всей выборки. В распределении рыб по длине тела выделены три группы. Наиболее многочисленной частью популяции были окуни длиной от 12 до 16 см, далее следует группа в 16–24 см. Доля крупных особей (>30 см) достигала лишь ~3.5% выборки.

Сравнение размерно-массовых показателей окуня в рассматриваемых озерах показало, что темп роста массы рыб в более крупном и глубоководном оз. Кривое выше, чем в мелководном дистрофном оз. Круглое (рис. 5). Отмечено значительное варьирование предельных показателей массы и линейных размеров в отдельных возрастных группах окуня исследованных озерах (табл. 2, 3). Степень варьирования и распределение рыб по длине в пределах каждой возрастной группы (от 2+ до 9+) указывает на наличие и медленно, и быстрорастущих рыб. По средним показателям длины рыб всех возрастов, прослеживаются значительные различия в интенсивности роста рыб в пределах одного водоема (табл. 4). Интенсивность роста в течение года неоднородна, заметно снижаясь в зимний период. Окунь обоих озер более интенсивно растет в первые три года жизни.

**Половая структура.** Соотношение самцов и самок в возрастных группах окуня оз. Круглое характеризовалось доминированием самок почти во всех возрастных классах и в подледный, и в осенний периоды. Общее соотношение самцов и самок было 1 : 1.6. Для оз. Кривое в половой структуре окуня отмечено почти равное соотношение особей, однако, среди рыб старших возрастов (7+...10+) преобладали самцы. В оз. Кривое окунь достигает половой зрелости в возрасте 2+ при длине 11–13 см и массе 19–24 г. В оз. Круглое, несмотря на отсутствие в пробах рыб в возрасте 2+, созревание наступает при аналогичных размерах. Особи со зрелыми гонадами в апреле имели длину тела 10.8 см при массе 19 г.

**Анализ морфологических показателей окуня.** Для окуня оз. Круглое характеристики плавников были следующими спинных: (D1) XIII–XV и (D2) I–III – 13–16; брюшного (V) I – 4–5 и анального плавника (A) II – 8–10. Для рыб оз. Кривое эти



**Рис. 2.** Возрастная (а), массовая (б, в) и размерная (г, д) структуры самцов (б, г) и самок (в, д) окуня оз. Круглое. Здесь и на рис. 3 АД – промысловая длина (от вершины рыла до начала хвостового плавника).

показатели также варьировали: (D1) XIV–XVI, (D2) I–III – 13–16; (V) I 4–5; (A) II – 7–9. У окуня из обоих озер было 22–29 жаберных тычинок на первой жаберной дуге, от 62 до 73 чешуй в боковой линии и от 38 до 43 позвонков. По указанным меристическим признакам окуни озер Круглое и Кривое значимо не различались ( $p > 0.05$ ).

Для пластических признаков окуня выявлены значимые различия между самцами и самками в оз. Круглое, в частности для вертикального диаметра глаза  $np$  ( $t = 2.89, p < 0.05$ ), антедорсального расстояния  $aq$  ( $t = 2.04, p < 0.05$ ) и наибольшей высоты  $ID tu$  ( $t = 2.28, p < 0.05$ ). Аналогичные половые различия окуня оз. Кривое касались лишь верти-

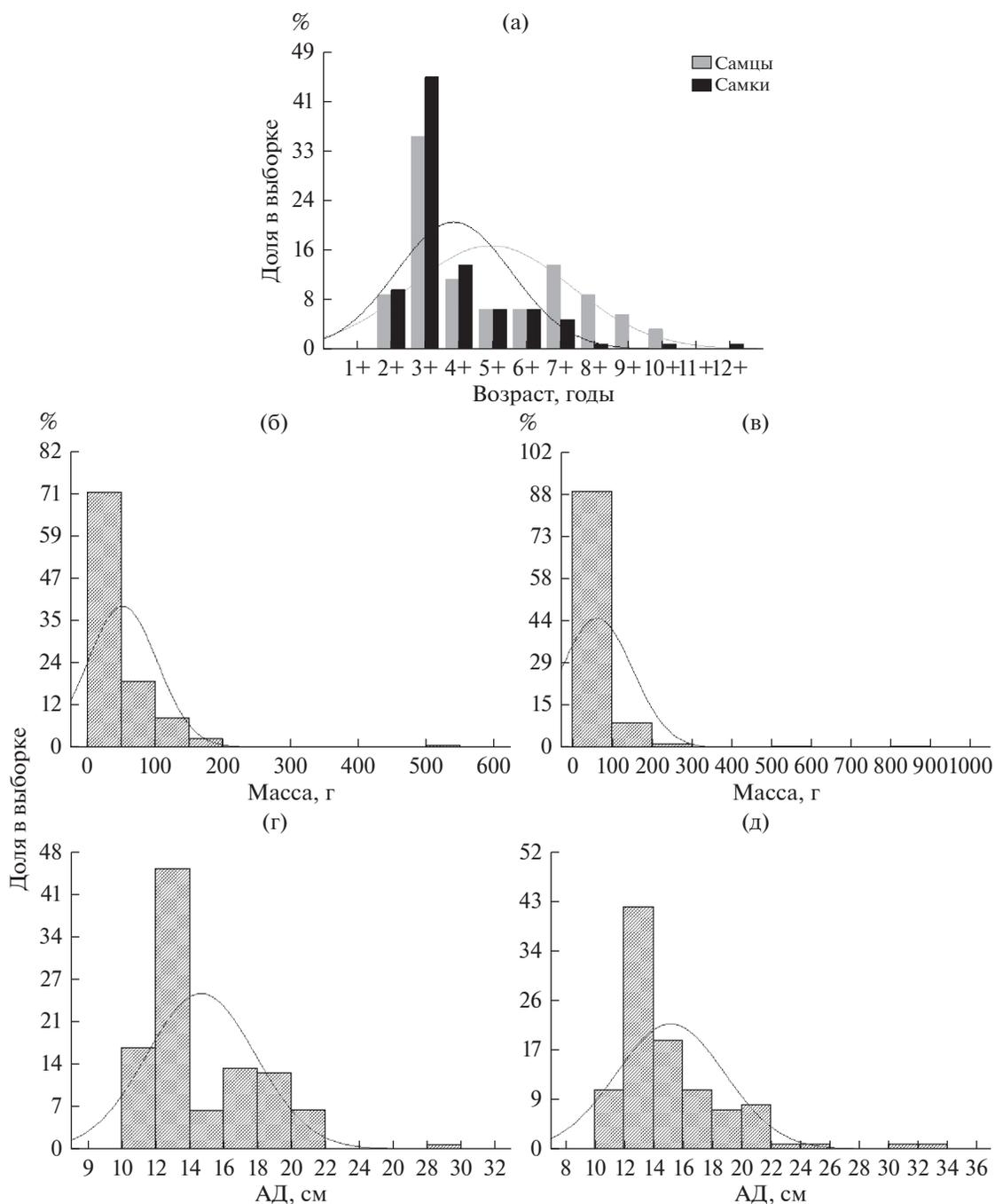


Рис. 3. Возрастная (а), массовая (б, в) и размерная (г, д) структуры самцов (б, г) и самок (в, д) окуня оз. Кривое.

кального диаметра глаза  $np$  ( $t = 5.66, p < 0.05$ ). В обоих озерах более высокие значения этих признаков были у самцов.

Сравнение пластических признаков окуня из разных озер показало ряд значимых различий (табл. 5). В частности, диаметр глаза, заглазничный отдел, длина и высота головы, антеанальное и антевентральное расстояние, длина хвостового стебля, выраженные в % длины тела (АД), у окуня из оз. Круглое были значимо выше, чем из оз. Кривое.

Однако, длина нижней челюсти, высота тела и наименьшая высота тела были выше у окуня из оз. Кривое. Окунь оз. Круглое также отличался особым строением глаза от окуня оз. Кривое (рис. 6).

### Особенности питания окуня в озерах

В период исследования спектр питания окуня в озерах Кривое и Круглое включал 10 групп беспозвоночных, объединяющих 25 видов и форм, а

Таблица 2. Размерно-возрастные показатели окуня оз. Круглое

Показатель	Возраст, лет								
	3+ <i>n</i> = 19	4+ <i>n</i> = 77	5+ <i>n</i> = 71	6+ <i>n</i> = 55	7+ <i>n</i> = 15	8+ <i>n</i> = 4	9+ <i>n</i> = 4	10+ –	11+ <i>n</i> = 1
Масса, г:	Самцы ( $\Sigma n = 93$ )								
<i>M</i> ± <i>SD</i>	22 ± 4.6	26 ± 4.4	28 ± 6.3	31 ± 7.1	49 ± 1.1	–	88 ± 17.5	–	–
min–max	17–34	19–35	20–45	22–49	47–50	–	70–105	–	–
Длина (АД), см:	Самцы ( $\Sigma n = 93$ )								
<i>M</i> ± <i>SD</i>	1.4 ± 0.5	12.0 ± 0.7	12.3 ± 0.8	12.9 ± 0.9	14.2 ± 0.6	–	17.2 ± 0.7	–	–
min–max	10.6–12.1	10.4–13.2	10.8–13.6	11.1–15.1	13.3–14.8	–	16.5–17.9	–	–
Масса, г:	Самки ( $\Sigma n = 153$ )								
<i>M</i> ± <i>SD</i>	25 ± 6.1	29 ± 5.7	31 ± 6.4	38 ± 8.7	55 ± 23.4	53 ± 8.9	67 ± 7.5	–	149
min–max	18–37	18–43	22–57	25–56	27–98	40–65	59–74	–	–
Длина (АД), см:	Самки ( $\Sigma n = 153$ )								
<i>M</i> ± <i>SD</i>	12.0 ± 0.6	12.4 ± 0.7	12.9 ± 0.6	13.7 ± 0.9	15.0 ± 1.4	15.4 ± 0.8	17.8 ± 0.6	–	21.4
min–max	10.9–12.8	10.9–14.3	11.7–14.1	12.0–15.6	13.0–17.2	14.2–16.5	17.2–18.4	–	–

Примечание. *n* – количество рыб, *M* ± *SD* – среднее ± стандартное отклонение от среднего. Здесь и в табл. 3 АД – промысловая длина (от вершины рыла до начала хвостового плавника).

Таблица 3. Размерно-возрастные показатели окуня оз. Кривое

Показатель	Возраст, лет										
	2+ <i>n</i> = 23	3+ <i>n</i> = 99	4+ <i>n</i> = 32	5+ <i>n</i> = 16	6+ <i>n</i> = 16	7+ <i>n</i> = 23	8+ <i>n</i> = 13	9+ <i>n</i> = 7	10+ <i>n</i> = 5	11+ <i>n</i> = 1	12+ <i>n</i> = 1
Масса, г:	Самцы ( $\Sigma n = 123$ )										
<i>M</i> ± <i>SD</i>	28 ± 5.7	30 ± 5.7	36 ± 9.6	42 ± 17.8	78 ± 28.1	94 ± 26.8	106 ± 24.9	102 ± 11.2	–	–	–
min–max	18–39	15–46	18–56	22–77	35–137	50–151	75–151	86–125	99–167	–	–
АД, см:	Самцы ( $\Sigma n = 123$ )										
<i>M</i> ± <i>SD</i>	12.4 ± 0.5	12.60 ± 0.7	13.4 ± 0.8	14.0 ± 0.9	17.2	17.9 ± 0.6	18.9	19.0 ± 0.7	19.8	–	–
min–max	11.1–14.1	10.8–14.5	10.7–15.4	12.1–17.4	14.3–19.5	13.3–14.8	16.6–20.9	17.9–20.1	18.2–21.2	–	–
Масса, г:	Самки ( $\Sigma n = 109$ )										
<i>M</i> ± <i>SD</i>	29 ± 7.6	39 ± 13.2	51 ± 25.2	104 ± 48.0	105 ± 47.5	149 ± 71.4	257	–	829	–	527
min–max	19–38	19–88	22–93	34–193	40–186	34–280	–	–	–	–	–
АД, см:	Самки ( $\Sigma n = 109$ )										
<i>M</i> ± <i>SD</i>	12.5 ± 13.78	13.8 ± 19.1	14.7 ± 18.8	18.2 ± 21.7	18.2 ± 21.5	20.2 ± 21.5	22.7	–	33.5	–	30.2
min–max	11.1–13.7	11.3–19.1	11.5–18.8	13.7–21.7	14.7–21.5	13.7–25.1	–	–	–	–	–

Примечание. Обозначения, как в табл. 2.

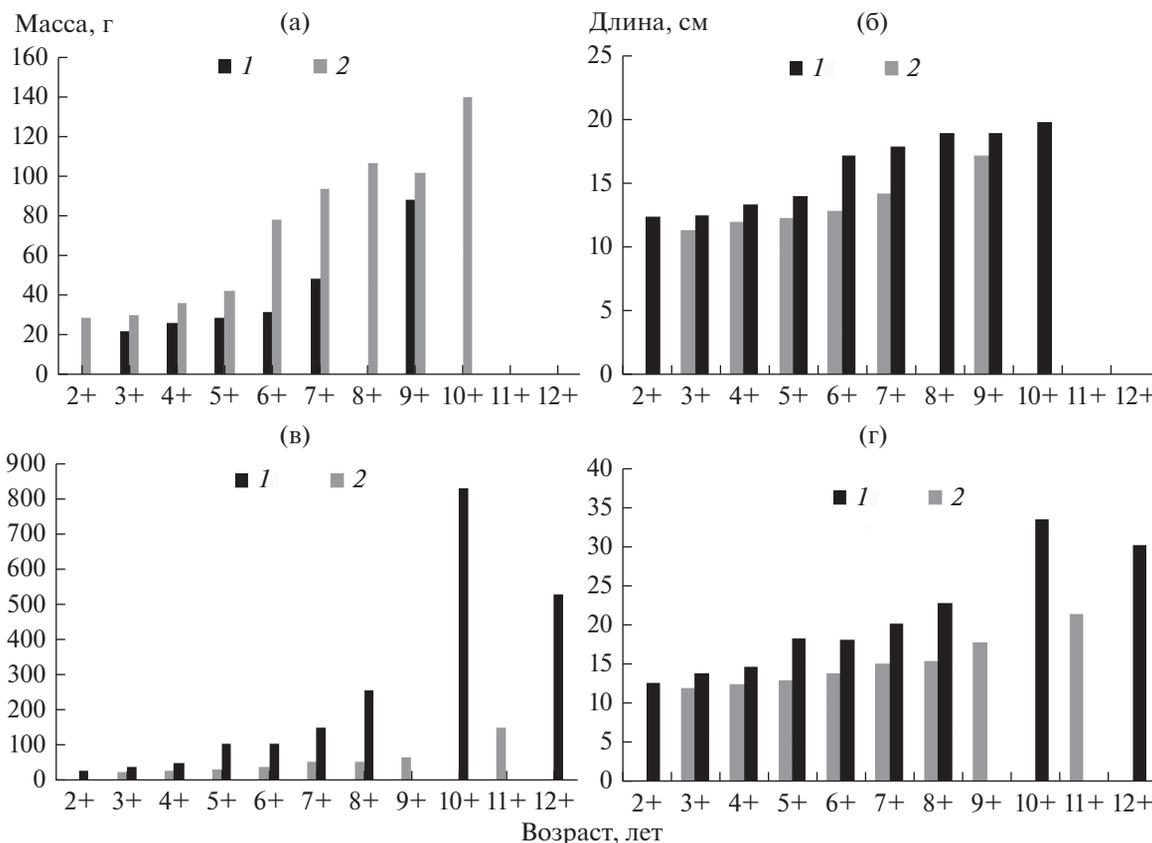


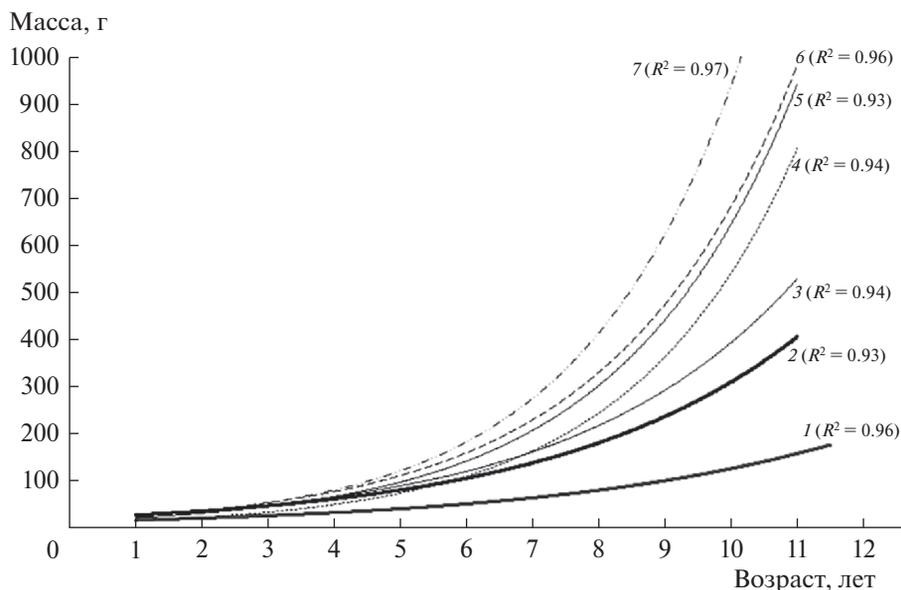
Рис. 4. Массово-возрастная (а, в) и размерно-возрастная (б, г) структура самок (а, б) и самцов (в, г) окуня в озерах Круглое (1) и Кривое (2).

также рыб. Вклад основных объектов по индексу относительной значимости для рыб с разной АД показан на рис. 7. Значимые различия были обнаружены между вкладом различных компонентов в питание (оз. Круглое  $F(6, 41) = 3.85, p = 0.005$  и оз. Кривое  $F(6, 48) = 16.4, p < 0.001$ ), но их не было обнаружено между разными размерными группами окуня ( $p > 0.05$ ).

Основу осеннего питания окуня в оз. Круглое представляли личинки водных насекомых, включая ручейников, поделок, вислокрылок, жуков, стрекоз (рис. 8) – в среднем, 35% по индексу относительной значимости. Эта группа была доминирующей в питании окуня и в зимний период (до 80% по массе и до 65% по индексу относительной значимости). В оз. Кривое в пище рыб доминировали ракообразные: амфиподы *Gammarus la-*

Таблица 4. Средняя длина тела АД (см) медленнорастущих и быстрорастущих форм окуня в отдельных возрастных группах

Возраст	Медленнорастущий		Быстрорастущий	
	оз. Круглое	оз. Кривое	оз. Круглое	оз. Кривое
2+	—	11.8	—	13.5
3+	10.8	11.5	12.1	15.0
4+	11.0	12.1	13.3	16.6
5+	11.5	14.6	13.5	19.6
6+	12.5	16.0	14.8	20.0
7+	13.3	15.5	16.0	22.2
8+	14.6	17.5	16.0	19.8
9+	16.8	18.4	18.1	19.7



**Рис. 5.** Темп нарастания массы окуня с возрастом в озерах Кривое и Круглое в сравнении с таковым окуня из других озер Карелии (по: (Стерлигова и др., 2016)). Озера: 1 – Круглое, 2 – Кривое, 3 – Суоярви, 4 – Керетьозеро, 5 – Онежское, 6 – Сямозеро, 7 – Ладожское.  $R^2$  – коэффициент детерминации.

*custris*, *Gammaracanthus loricatus* и *Monoporeia affinis* (в среднем 47.4%), на личинок водных насекомых приходилось в среднем лишь 13%. Также в обоих озерах был существенен вклад в питание окуня планктонных ракообразных и мелких шаровок сем. Sphaeriidae: в оз. Круглое – 35 и 15.6%, в оз. Кривое – 14 и 8% соответственно. Уровень сходства рациона окуня между озерами достигала ~30%, разница между озерами во вкладе в питание общих компонентов была значима только в случае потребления личинок хирономид ( $t = -2.4$ ,  $p = 0.03$ ), для остальных компонентов пищи (поденок *Ephemera vulgata*, ручейников Phryganeidae, моллюсков) эта разница недостоверна ( $p > 0.05$ ).

Различия во вкладе разных групп в питание окуня между осенним и зимним периодом для обоих озер были недостоверны. В феврале и в апреле характер питания окуня в оз. Круглое и Кривое в целом был сходен с осенним: личинки поденок по-прежнему доминировали (>50%), превышая существенно по вкладу в рацион все остальные объекты питания ( $F(8, 26) = 9.8$ ,  $p < 0.0001$ ;  $t$ -тест, все  $p < 0.001$ ). В оз. Кривое в зимний период снизилась роль прибрежных амфипод, однако доля крупных глубоководных (>20 м) амфипод *Gammaracanthus loricatus* оставалась высокой, что может свидетельствовать о преимущественной локализации популяции окуня на больших глубинах с благоприятным температурным режимом. Субдоминантами (>10%) в питании окуня были планктонные ракообразные и личинки ручейников в оз. Кривое и личинки хирономид в оз. Круглое (рис. 8).

Доля рыб в питании окуня оз. Кривое варьировала в среднем от 1 до 9%, достигая 20% по индексу относительной значимости только у крупных (АД > 22 см) особей (рис. 7). Доля рыб в питании окуня оз. Круглое была очень низкой (в среднем <1%).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Характер роста рыб в значительной степени обусловлен межорганизменными отношениями в популяции и влиянием факторов среды обитания (Дгебуадзе, 2001). Установлено, что интенсивность роста окуня в водоемах Карелии определяется кормовой базой, ее доступностью и трофическим статусом, показывая снижение при эвтрофировании озер (Стерлигова и др., 2016). Согласно материалам предыдущих исследований 1950–1960-х гг., окунь оз. Кривое в пятилетнем возрасте был на третьем месте по массе среди окуня из водоемов северо-западной части России. Темпы его роста совпадали с показателями окуня оз. Ильмень (Берг, 1949; Винберг, 1975).

В изученный период по темпам размерно-массового роста окуня оз. Круглое до пятилетнего возраста был сравним с окунем Онежского озера, Суоярви, Тулос, а окунь оз. Кривое – с таковыми Ладожского озера и оз. Койвас. Однако в обоих исследованных озерах темп роста окуня старше пяти лет оказался значительно ниже по сравнению с окунем из многих других озер Карелии (рис. 5). В крупных и олиготрофных озерах (Онежское и Ладожское) темп роста окуня старше

**Таблица 5.** Пределы варьирования и средние величины (%) пластических признаков окуня в исследованных озерах

Признак	Min–max		$M \pm SE$		<i>t</i> -критерий
	оз. Круглое	оз. Кривое	оз. Круглое	оз. Кривое	
АД, см	11.2–21.4	11.1–33.5	13.6 ± 0.28	16.4 ± 0.69	<i>p</i> > 0.05
<i>od</i>	63.6–75.8	56.3–78.1	70.4 ± 0.31	71.0 ± 0.47	<i>p</i> > 0.05
<i>an</i>	5.2–9.2	6.1–11.0	7.2 ± 0.13	7.4 ± 0.12	<i>p</i> > 0.05
<i>np</i>	5.4–9.6	4.3–9.3	7.7 ± 0.13	6.0 ± 0.13	7.21*
<i>po</i>	13.2–17.9	10.8–18.1	16.0 ± 0.14	14.9 ± 0.14	5.68*
<i>ao</i>	25.6–34.2	23.1–37.7	30.9 ± 0.29	28.2 ± 0.30	5.81*
<i>lm</i>	17.4–24.0	15.4–24.2	20.9 ± 0.17	19.5 ± 0.21	6.72*
<i>gh</i>	22.4–31.0	19.2–32.9	26.0 ± 0.33	27.1 ± 0.27	–5.18*
<i>ik</i>	6.4–8.1	5.6–8.2	7.2 ± 0.05	7.4 ± 0.06	3.08*
<i>aq</i>	27.2–34.5	24.1–36.8	31.9 ± 0.22	30.2 ± 0.25	–3.26*
<i>az</i>	28.5–37.1	27.0–41.2	33.6 ± 0.24	32.5 ± 0.28	3.9*
<i>ay</i>	61.2–70.9	52.7–78.4	67.9 ± 0.31	67.3 ± 0.49	<i>p</i> > 0.05
<i>fd</i>	19.8–27.5	16.1–25.5	22.8 ± 0.22	20.9 ± 0.25	2.99*
<i>tu</i>	13.6–17.3	11.4–18.1	15.5 ± 0.12	15.4 ± 0.15	<i>p</i> > 0.05
<i>t<sub>1</sub>u<sub>1</sub></i>	9.1–13.7	8.3–12.7	11.0 ± 0.11	11.1 ± 0.14	<i>p</i> > 0.05
<i>ej</i>	11.7–15.8	11.0–16.2	14.0 ± 0.11	13.9 ± 0.12	<i>p</i> > 0.05
<i>an<sub>1</sub></i>	18.5–27.9	23.0–29.2	23.4 ± 0.26	26.1 ± 0.24	<i>p</i> > 0.05
<i>np<sub>1</sub></i>	18.9–28.4	15.6–26.8	25.0 ± 0.31	21.2 ± 0.33	<i>p</i> > 0.05
<i>po<sub>1</sub></i>	47.0–58.9	46.8–61.3	51.9 ± 0.40	53.0 ± 0.43	<i>p</i> > 0.05
<i>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub></i>	29.5–48.3	31.6–41.8	35.3 ± 0.42	36.7 ± 0.33	<i>p</i> > 0.05
<i>n<sub>1</sub>m<sub>1</sub></i>	4.9–11.1	6.9–13.8	8.6 ± 0.17	9.8 ± 0.19	<i>p</i> > 0.05
<i>k<sub>1</sub>l<sub>1</sub></i>	17.1–44.1	32.3–58.3	32.3 ± 0.69	42.6 ± 0.94	4.3*

Примечание. Даны средние величины и стандартная ошибка ( $M \pm SE$ ). Признаки (% АД): *od* – длина туловища, *an* – длина рыла, *np* – диаметр глаза (горизонтально), *po* – заглазничный отдел головы, *ao* – длина головы, *lm* – высота головы у затылка, *gh* – наибольшая высота тела, *ik* – наименьшая высота тела, *aq* – антедорсальное расстояние, *az* – антевентральное расстояние, *ay* – антеанальное расстояние, *fd* – длина хвостового стебля, *tu* – наибольшая высота спинного плавника D1; *t<sub>1</sub>u<sub>1</sub>* – наибольшая высота спинного плавника D2, *ej* – наибольшая высота А. Признаки (% длины головы): *an<sub>1</sub>* – длина рыла, *np<sub>1</sub>* – диаметр глаза, *po<sub>1</sub>* – заглазничный отдел головы, *a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>* – длина верхнечелюстной кости, *n<sub>1</sub>m<sub>1</sub>* – ширина верхнечелюстной кости, *k<sub>1</sub>l<sub>1</sub>* – длина нижней челюсти.

\* Значимые различия средних величин по *t*-критерию при *p* < 0.05.

4 лет наиболее высок, что совпадает с переходом окуня с планктонного и бентосного питания на питание рыбами. Вклад рыб в питание окуня достигал 20% в оз. Кривое и был крайне низким в оз. Круглое (где окунь – единственный представитель рыб). По-видимому, с этим связаны низкие показатели ростовых характеристик окуня изученных озер.

Известно, что окуни начинают переходить к хищному питанию рыбами при длине 8–10 см (Попова, Ассман, 1993). В оз. Кривое рыбы отмечены в пище всех исследованных размерных групп (АД 10–22 см), однако 13–20% по вкладу отмечено только у самых крупных особей >20% (рис. 7). В летний период активное питание рыбой отмечено исследователями при достижении общей длины тела 16 см (Березина и др., 2021).

Таким образом, переход окуня на активное питание рыбой в оз. Кривое происходит значительно позже (в возрасте 7–8+), чем в других озерах (Попова, Ассман, 1993; Naakana et al., 2007; Yazicioğlu et al., 2016). Время наступления рыбацкой стадии в питании окуня зависит от плотности и размерных характеристик других рыб, и задержка перехода в оз. Кривое и фактическое отсутствие рыбы в рационе окуня оз. Круглое, по-видимому, связано с недостаточным количеством рыб подходящего для потребления размера. Ранее (1968–1969 гг.) в рационе окуня оз. Кривое существенную роль играла трехиглая колюшка (у 75% исследованных рыб), однако, к настоящему времени эта колюшка в озере исчезла. Вместе с тем, крупные окуни охотно употребляли в пищу девя-

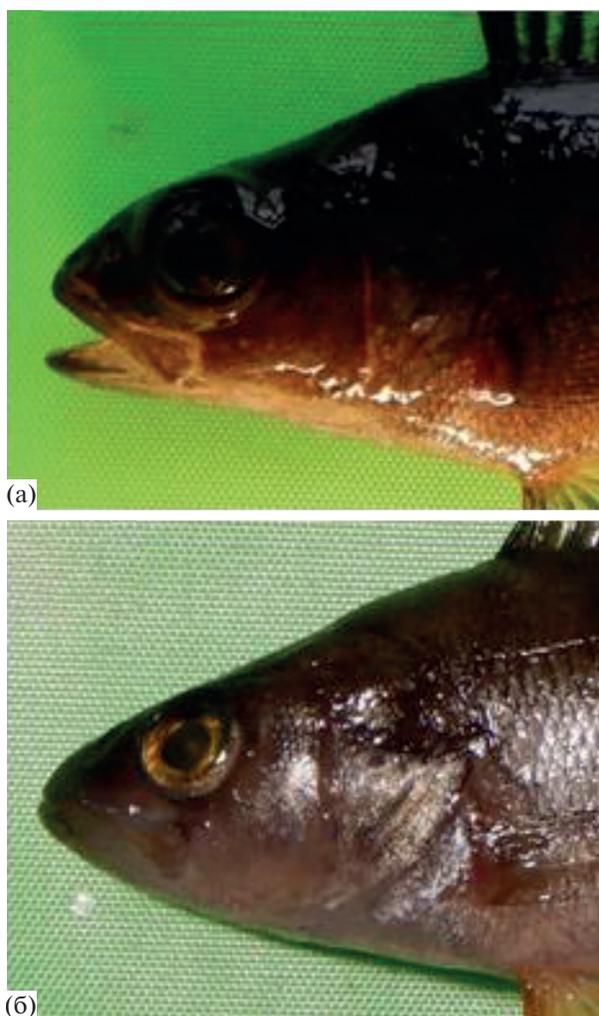


Рис. 6. Визуальные различия в размерах глаза окуня из озер Круглое (а) и Кривое (б).

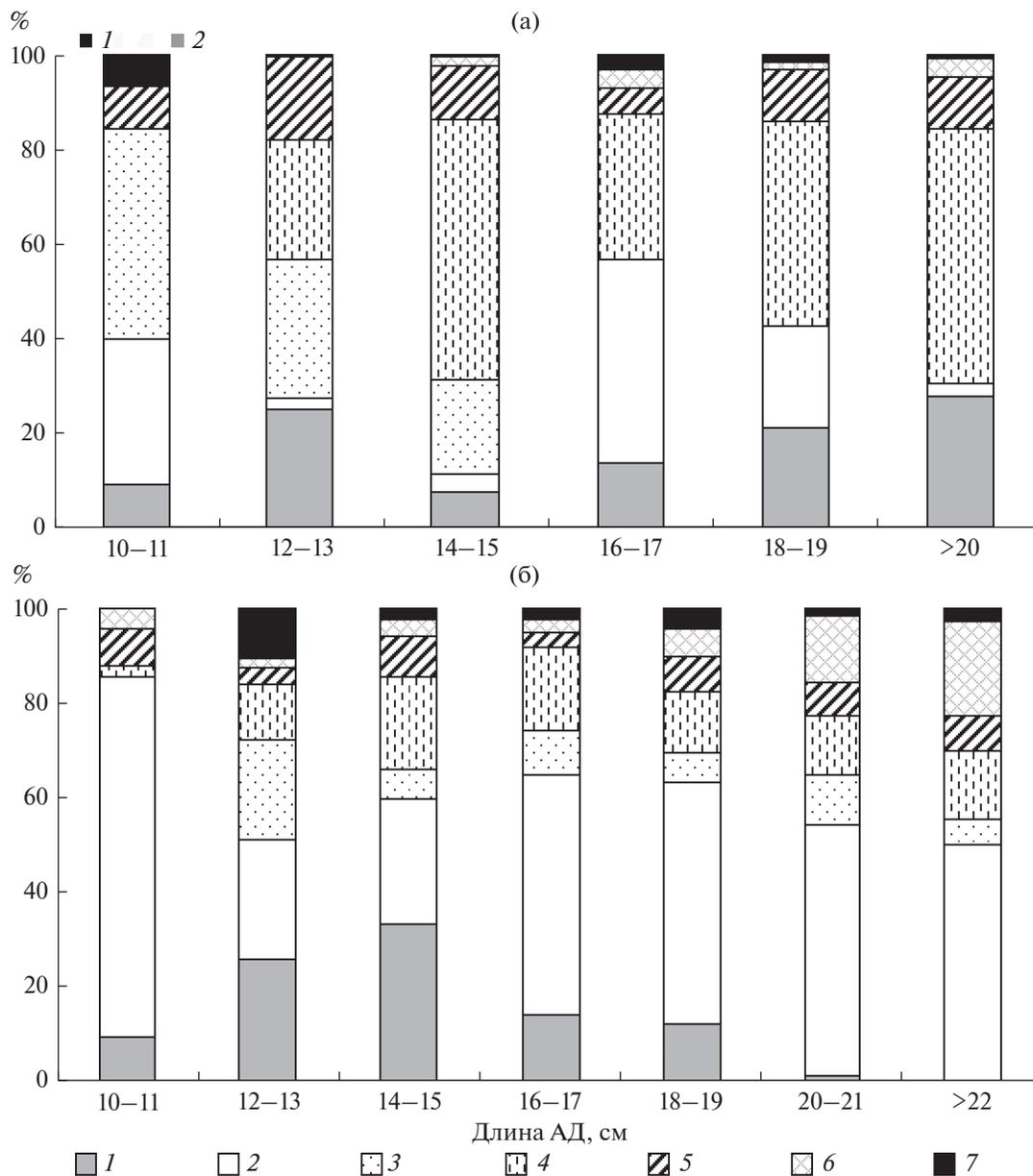
тииглую колюшку и ряпушку как в летний период (Березина и др., 2021), так и в осенне-зимний.

Возрастная структура и продолжительность жизни особей в популяции окуня согласуется с таковыми в других озерах северо-западной части России (Макарова, 1982; Тропин, 2008; Дворян-кин, 2021). Поскольку масса и размеры тела окуня в отдельных возрастных группах из изученных озер варьировали достаточно широко (табл. 2, 3), можно предположить наличие в них медленно- и быстрорастущих группировок рыб. В водоемах Карелии окунь характеризуется экологической пластичностью и, как правило, формирует хорошо обособленные группы: прибрежную (особи от 10 до 20 см) и глубоководную (30–45 см). В малых лесных ламбах встречен карликовый окунь размером 6–9 см (Стерлигова и др., 2016).

Разнотипность изученных водоемов обусловила и морфометрические различия между популяциями окуня, определяемые особенностями питания и интенсивностью ростовых процессов

рыб, а также формированием нескольких экологических форм. Такие показатели как цветность и прозрачность вод способствовали формированию морфометрических особенностей рыб в популяции из гумифицированного оз. Круглое. Одно из наиболее отчетливых различий, отмечаемых визуально, — показатель вертикального диаметра глаза (рис. 6). У рыб оз. Круглое размеры глаза в пропорциях тела и головы заметно больше, чем у окуня из светловодного оз. Кривое. Очевидно, это обусловлено высокой цветностью и малой прозрачностью вод озера (табл. 1). Надо сказать, что отмеченная особенность встречается не у всех обследованных особей, а у ~71% особей в выборке.

Различия в характере питания окуня двух озер, выражающееся главным образом в однообразном рационе (в основном, поденками) и очень низком вкладе рыб (<1%) в питание окуня в дистрофном оз. Круглое, по-видимому, определяет и более прогонистую форму его тела и закономерно большие величины отделов головы и тела по

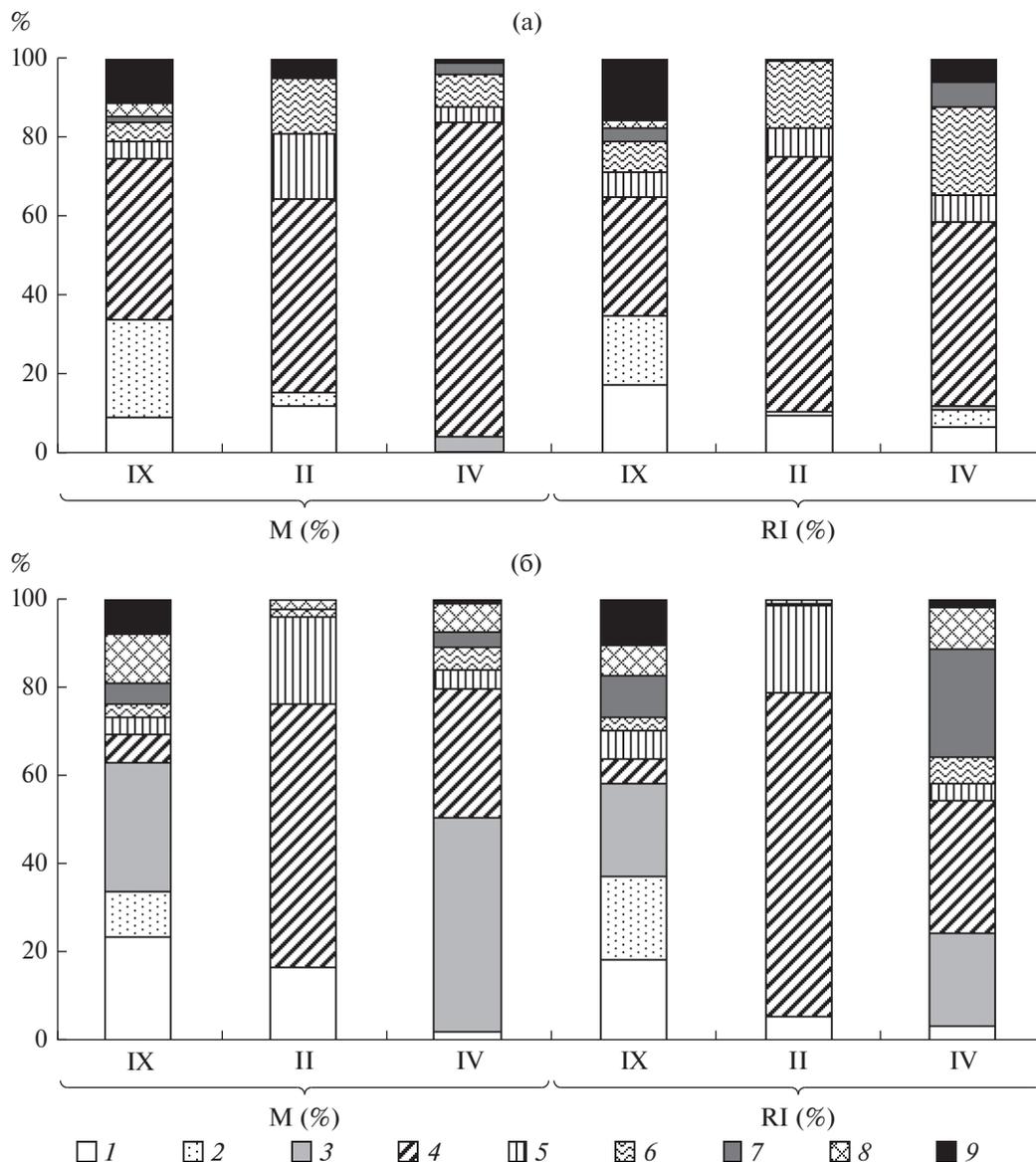


**Рис. 7.** Индекс относительной значимости основных компонентов пищи окуня разных размерных групп озер Круглое (а) и Кривое (б). Компоненты пищи для оз. Круглое (а): 1 – Cladocera, 2 – Sopropoda; для оз. Кривое (б): 1 – Cladocera, 2 – Amphipoda; для обоих озер: 3 – моллюски Sphaeriidae, 4 – личинки водных насекомых (ручейников, поденок, вислокрылок, жуков и др.), 5 – личинки Chironomidae (+Chaoboridae для (а)), 6 – рыба и 7 – прочие.

сравнению с более упитанными рыбами олиготрофного водоема, где основу питания круглый год составляют ракообразные.

**Выводы.** В осенне-зимний период выявлены биологические особенности популяций речного окуня *Perca fluviatilis* в малых озерах северной Карелии (дистрофном оз. Круглое и олиготрофном оз. Кривое). Показано, что, несмотря на закономерное снижение темпов роста в зимний период подо льдом, рыбы достаточно активно питались. По типу питания окунь в условиях обоих озер –

эврифаг с высокой долей бентосных беспозвоночных (личинки насекомых и ракообразных) и низкой долей рыб в питании. Установлено, что окунь глубоководного олиготрофного водоема, характеризующегося большим разнообразием условий обитания и кормовых ресурсов, обладает более высокими темпами линейного и массового роста и продолжительностью жизни. В мелководном дистрофном озере, в отсутствие других видов рыб, характер роста окуня, в основном, равномерен для всех особей популяции. Темп роста массы



**Рис. 8.** Массовая доля (М, %) и индекс относительной значимости (RI, %) основных компонентов пищи в разные периоды года (II, IV, IX – месяцы) в озерах Круглое (а) и Кривое (б). Для (а) 1 – Cladocera, 2 – Copepoda, 3 – *Pontastacus leptodactylus*, 4 – Ephemeroptera, 5 – Trichoptera, 6 – Chironomidae, 7 – Chaoboridae, 8 – рыбы, 9 – прочие; для (б) 1 – *Gammarus lacustris*, 2 – *Monoporeia affinis*, 3 – *Gammaracanthus loricatus*, 4 – Ephemeroptera, 5 – Trichoptera, 6 – Chironomidae, 7 – планктонные ракообразные, 8 – рыбы/эмбрионы рыб, 9 – прочие.

окуня в олиготрофном озере в >2 раза выше по сравнению с таковым у рыб в дистрофном водоеме, однако, значительно ниже, чем в других озерах Карелии (в том числе, Сязозеро, Онежское, Ладожское и др.). Возможно, это связано с низким уровнем ихтиофагии окуня в условиях северных озер. В отличие от оз. Кривое, в оз. Круглое происходит формирование своеобразной группировки окуня по ряду морфометрических показателей головы и тела, что, по-видимому, является одной из реакций приспособления к условиям малой прозрачности и высокой цветности этого озера.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.Н. Шарова, А.А. Максимова и коллектив Беломорской биостанции Зоологического института РАН “Картеш” за помощь при полевых сборах материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 19-04-01000 а) и Министерством науки и образования (тема № 122031100274-7 и 122022400122-6).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1–3. Москва: Изд-во АН СССР.
- Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф., Максимов А.А. 2021. Связь пищевого спектра рыб с составом зооплankтона и зообентоса в субарктическом озере // Биология внутр. вод. № 4. P. 406.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221040069>
- Винберг Г.Г. 1975. Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое // Тр. Зоол. ин-та. Т. 56.
- Дворянкин Г.А. 2021. Биология, экология и рыбохозяйственное значение речного окуня *Perca fluviatilis* (L.) Кенозерского национального парка // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 1. С. 24.  
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-1-24-30>
- Дегбадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Москва: Наука.
- Дятлов М.А. 2002. Рыбы Ладожского озера (распространение, морфометрия, экология, промышленное использование). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Зубова Е.М., Терентьев П.М., Постнова С.В. 2021. Новые данные о видовом составе и биологических характеристиках рыб озер г. Мурманск // Тр. Ферсмановской науч. сессии Геологического ин-та Кольского науч. центра РАН. Т. 18. С. 183.
- Иванова Т.С., Березина Н.А., Мовчан Е.А., Шатских Е.В. 2006. Питание окуня (*Perca fluviatilis* L.) в прибрежной зоне озера Кривое (Карельский берег Белого моря) // Вест. СПб ун-та. Сер. 3. Биология. № 4. С. 79.
- Макарова Н.П. 1982. Окунь Сямозера // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. Москва: Наука. С. 206.
- Методы экологических исследований водоемов Арктики. 2019. Мурманск: Мурманский государственный технический университет. Мурманск: Мурманский гос. тех. ун-т.
- Пономарев В.И. 2019. Зимнее распределение окуня в горной озерно-речной системе // Вест. Ин-та биол. Коми науч. центра Ур. отд. РАН. № 4(211). С. 20.  
[https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.4\(211\).3](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.4(211).3)
- Попова О.А., Ассман А.В. 1993. Питание молоди окуня и ерша в прибрежной зоне Сямозера // Биология речного окуня. Москва: Наука. С. 113.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищ. пром-сть.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. Москва: Наука.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. 2016. Окунь *Perca fluviatilis* (Percidae) разнотипных водоемов Карелии // Уч. записки Петрозав. гос. ун-та. № 2(155). С. 57.
- Тропин Н.Ю. 2008. Окунь в крупных водоемах Вологодской области // Рыб-во и рыбное хоз-во. № 10. С. 29.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во АН СССР.
- Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A. 2018. The benthos as the basis of vendace and perch diets in an oligotrophic subarctic lake // Polar Biol. V. 41. P. 1789.
- Blanchfield P.J., Tate L.S., Plumb J.M. et al. 2009. Seasonal habitat selection by lake trout (*Salvelinus namaycush*) in a small Canadian Shield lake: Constraints imposed by winter conditions // Aquatic Ecol. V. 43. P. 777.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-009-9266-3>
- Byström P., Andersson J., Kiessling A., Eriksson L.-O. 2006. Size and temperature dependent foraging capacities and metabolism: Consequences for winter starvation mortality in fish // Oikos. V. 115. P. 43.  
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15014.x>
- Deshpande B.N., Maps F., Matveev A., Vincent W.F. 2017. Oxygen depletion in subarctic peatland thaw lakes // Arctic Sci. V. 3. P. 406.  
<https://doi.org/10.1139/as-2016-0048>
- Haakana H., Huuskonen H., Karjalainen J. 2007. Predation of perch on vendace larvae: diet composition in an oligotrophic lake and digestion time of the larvae // J. Fish. Biol. V. 70. P. 1171.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01383.x>
- Harrison P.M., Gutowsky L.F.G., Martins E.G. et al. 2016. Temporal plasticity in thermal-habitat selection of burbot *Lota lota* a diel-migrating winter-specialist // J. Fish Biol. V. 88. P. 2111.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12990>
- Hasler C.T., Suski C.D., Hanson K.C. et al. 2009. The influence of dissolved oxygen on winter habitat selection by largemouth bass: An integration of field biotelemetry studies and laboratory experiments // Physiol. Biochem. Zool. V. 82. P. 143.  
<https://doi.org/10.1086/591806>
- Hyslop E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application // J. Fish Biol. V. 17. P. 411.
- Jansen J., MacIntyre S., Barrett D.C. et al. 2021. Winter limnology: How do hydrodynamics and biogeochemistry shape ecosystems under ice? // J. Geophysical Research: Biogeosciences. V. 126. e2020JG006237.  
<https://doi.org/10.1029/2020JG006237>
- McMeans B.C., McCann K.S., Guzzo M. et al. 2020. Winter in water: Differential responses and the maintenance of biodiversity // Ecol. Lett. V. 23. P. 922.  
<https://doi.org/10.1111/ele.13504>
- Varpe Ø., Daase M., Kristiansen T. 2015. A fish-eye view on the new Arctic lightscape // ICES J. Mar. Sci. V. 72. P. 2532.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv129>
- Yazıcıoğlu O., Yılmaz S., Yazıcı R. et al. 2016. Feeding ecology and prey selection of European perch *Perca fluviatilis* inhabiting a eutrophic lake in northern Turkey // J. Fresh. Ecol. V. 31. P. 641.  
<https://doi.org/10.1080/02705060.2016.1220432>

## Ecological and Morphological Characteristics and Feeding of Perch (*Perca fluviatilis*) in the Autumn-Winter Period in Dystrophic and Oligotrophic Lakes of Northern Karelia (Russia)

P. M. Terentjev<sup>1</sup> and N. A. Berezina<sup>2</sup>, \*

<sup>1</sup>*Institute of North Industrial Ecology Problems of the Federal Research Center “Kola Science Center”, Russian Academy of Science, Apatity, Russia*

<sup>2</sup>*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

\*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Biological features (length-weight parameters, age structure), diet composition of populations of river perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 in small lakes of northern Karelia (dystrophic Krugloe Lake and oligotrophic Krivoe Lake) in the autumn-winter period were studied. Between the perch populations of the studied lakes, significant differences were found in growth rates, as well as in a number of morphological parameters: eye diameter, length of the head, postorbital section; head height at the occiput, maximum and minimum body height, antedorsal and anteventral distances, length of the caudal peduncle and mandible. Perch from Krugloe Lake, which is distinguished by high color and low transparency of water, the size of the eye in proportions of the body and head is noticeably larger compared to fish from the “light-water” Krivoe Lake. According to the type of feeding, the perch of both lakes is euryphage with a high proportion of benthic invertebrates (81–83% according to the index of relative importance) and a low proportion of fish in the diet (<1% in Krugloe Lake and 5.6% (20% with an AD length >22 cm) in Krivoe Lake). In winter period, the diet of perch from both lakes was dominated (>50%) by larvae of large mayflies *Ephemera vulgata*. Planktonic and benthic crustaceans were subdominants (>10%) in the diet of perch from Krivoe, while in Krugloe Lake – these were caddisfly larvae and chironomid larvae. The weight growth rate of perch in an oligotrophic lake is more than 2 times higher than in fish from a dystrophic reservoir, however; in general, it is significantly lower than in larger lakes in Karelia (including Syamozero, Onega, Ladoga). This, apparently, is due to the low level of piscivorous perch in the conditions of northern low productivity lakes.

**Keywords:** dystrophic and oligotrophic lakes, perch, size and weight structure, morphometry, growth rate, fish feeding, ice period