

УДК 57.084.1 (597.555.1)

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФИЗИЧЕСКИХ СПОСОБНОСТЕЙ РЕЧНОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* LINNAEUS, 1758)

Ю. А. Шустов¹, В. В. Горбач¹, И. А. Тыркин²

¹ Петрозаводский государственный университет, Россия

² Карельское отделение ГосНИОРХ им. Л. С. Берга, Петрозаводск, Россия

Физические способности речного окуня в холодное и теплое время года изучали в переносной экспериментальной установке, которая позволяет измерять тяговую силу рыб при механической и электрической стимуляции – анодную реакцию. Эксперимент ставили в полевых условиях на оз. Ангозеро (Южная Карелия) в марте и августе. Температура озерной воды в это время составляла 2 и 15–17 °С соответственно. У рыб, пойманных в течение часа, поочередно измеряли тяговую силу. Этот показатель при разных видах стимуляции в среднем варьировал от 1,1 до 14,1 г в марте и от 15,7 до 42,0 г в августе, достигая максимумов в 21 и 113 г. На электрическую стимуляцию активно реагировали все подопытные особи, тогда как реакция на прикосновение при низкой температуре либо была вялой, либо отсутствовала. Результаты статистического сравнения выборок указывают на существенные отличия между сезонами, заставляя пересмотреть распространенное мнение о неизменности физических способностей речного окуня в течение года. Несмотря на общую пассивность рыб в марте, некоторые из них демонстрировали весьма высокую тяговую силу. Вполне возможно, что такая выборочная реактивность и создает иллюзию более низкой, по сравнению с другими видами, сезонной изменчивости физических способностей у окуня. Выносливость тесно связана с размерами особей – чем крупнее рыба, тем больше тяговое усилие. Результаты моделирования показали, что определяющими факторами скорости нарастания тяговой силы с увеличением размера рыб являются сезонная составляющая и порог возбудимости, который при механическом воздействии более высок и более изменчив из-за субъективных причин по сравнению с анодной реакцией.

Ключевые слова: рыбы; тяговая сила; механическое раздражение; электрическая стимуляция; анодная реакция.

Yu. A. Shustov, V. V. Gorbach, I. A. Tyrkin. SEASONAL CHANGES IN THE STAMINA OF THE EUROPEAN PERCH (*PERCA FLUVIATILIS* LINNAEUS, 1758)

The stamina of perches in the cold and warm seasons was studied in a portable experimental plant that allows measuring the maximum swimming force of fishes under mechanical and electrical stimulation. The field experiment was carried out in Lake Angozero (South Karelia) in March and August. The temperature of lake water was 2 and 15–17 °C on the study days, respectively. Fish caught within one hour were one by one measured for the swimming force. This index for different stimulations varied on average from 1.1 to 14.1 g in March and from 15.7 to 42.0 g in August, with peaks of 21 and 113 g. All experimental specimens reacted actively to the electrical stimulation, whereas reac-

tion to touch under low temperature was either sluggish or absent. The results of the statistical comparison of the samples indicate significant differences between seasons, refuting the widespread opinion about invariable stamina of the European perch around the year. Despite the common passivity of the fish in March, some showed quite high swimming power. It is possible that such selective reactivity creates the illusion of a lower, compared to other species, seasonal variability of the stamina in perch. The stamina is closely related to the individuals size – the larger the fish, the greater its swimming force. Simulation has shown that governing factors for the rate of increase in the swimming force with increasing fish size are the seasonal component and the threshold of excitability, which, due to subjective reasons, is higher and more variable under mechanical impact in comparison with anodic reaction.

Key words: fish; swimming force; mechanical irritation; electrical stimulation; anodic reaction.

Известно, что у многих рыб, например у молоди атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758, в речных условиях в зимний период происходит существенное снижение физических способностей [Шустов и др., 1989; Shustov, Shchurov, 1990]. Сеголетки и пестрятки старших возрастов с наступлением холодов не покидают свои территории на порогах и перекатах лососевых рек, а перемещаются в убежища, выбирая зоны с пониженными скоростями потока воды в пространстве между валунами [Веселов, Шустов, 1991]. Интенсивность их питания в это время становится крайне низкой – в желудках рыб попадают лишь единичные представители зообентоса [Смирнов и др., 1976]. Рыбы, обитающие зимой подо льдом в озерах и на речных плесах, такие как речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, продолжают успешно питаться. И хотя потребление пищи в это время падает [Изменение..., 1982], молодые окуни сохраняют весьма высокую поведенческую активность. Эта стабильность хорошо известна рыболовам – любителям подледного лова, но инструментально не изучена. Для подтверждения отсутствия сезонных отличий физических способностей речного окуня проведено полевое экспериментальное исследование, результаты которого и изложены в данном сообщении.

Материалы и методы

Физические способности речного окуня изучали в переносной экспериментальной установке (рис. 1), состоящей из пластикового лотка длиной 50 см, шириной 15 см и высотой 10 см, электродов – латунных пластинок, соединенных электрическими проводами с аккумуляторной батареей, регулятора тока, позволяющего поддерживать в наполненном водой лотке электрическое поле прямого тока на заданном уровне 0,5 В/см, тонкой рыболовной

лески с маленьким зажимом для крепления к рыбе на спинном плавнике и регистратора – динамометра, настроенного на тяговую силу до 200 г [Шустов и др., 1994].

Эксперимент проводили в полевых условиях на оз. Ангозеро (Республика Карелия, Кондопожский р-н, N62.054437°, E34.051600°) 24 марта, 20 и 24 августа 2015 г. Температура озерной воды в это время составляла 2, 15 и 17 °С соответственно. Рыб отлавливали удочками – в марте со льда, в августе с лодки и берега. Отловленных особей помещали в емкость объемом 50 л с озерной водой, в которой поддерживали температуру, равную температуре воды в озере. У рыб, пойманных в течение часа, поочередно измеряли тяговую силу. Для этого к заднему спинному плавнику подопытной особи прикрепляли зажим, соединенный леской с динамометром, и помещали ее в лоток близ катода головой к аноду. Сначала измеряли силу реакции на механическую стимуляцию – у рыбы прикосновением пальца вызывали испуг и направленное движение вдоль лотка к аноду. Затем стимулировали кратковременными импульсами постоянного электрического тока – в ответ мгновенно возникала анодная реакция, и рыба с максимальным усилием устремлялась к соответствующему электроду. Каждый опыт с использованием электричества проводили в трех повторностях. В конце, измерив длину особи, выпускали ее в озеро.

Физические способности проверили у 57 речных окуней (табл. 1). Показатели тяговой силы при электростимуляции, измеренные в трехкратной повторности для каждой подопытной особи, представлены в исходных выборках средними арифметическими. Диапазон варьирования всех переменных исследовали посредством простого непараметрического бутстрепа [Шитиков, 2012], который не требует установления соответствия распределения вариант в выборках каким-либо теоретическим

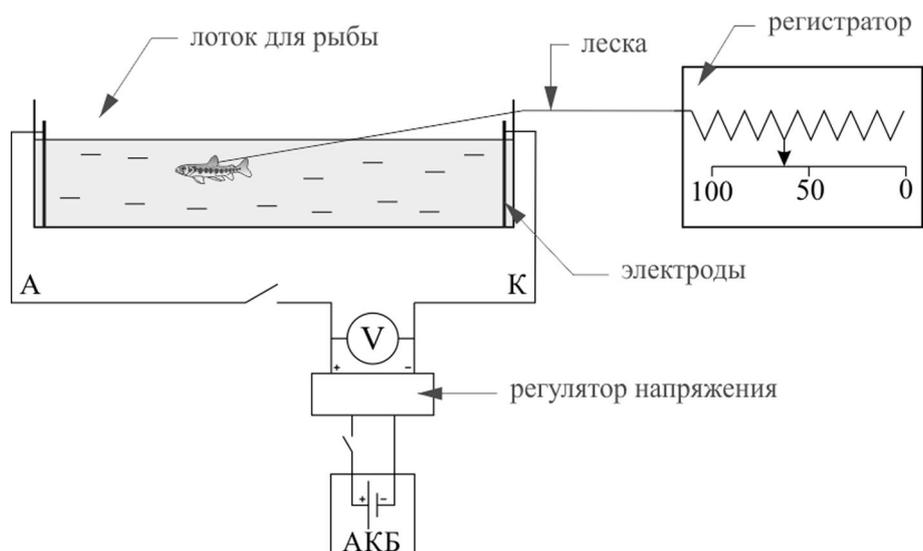


Рис. 1. Прибор для оценки физических возможностей рыб: АКБ – источник тока, аккумуляторная батарея, А – анод (–), К – катод (+)

Fig. 1. A device for assessing fish stamina. АКБ is power source, rechargeable battery, А – anode (–), К – cathode (+)

Таблица 1. Основные статистические характеристики выборок

Table 1. Basic statistics of samples

Показатель Index	n	x_{\min}	x_{\max}	M	lim M	S	lim S
март, $t = 2\text{ }^{\circ}\text{C}$ / March, $t = 2\text{ }^{\circ}\text{C}$							
Длина особи L , см Length of fish L , cm	21	9,8	14,0	11,8	11,3÷12,3	1,2	0,9÷1,4
Тяговая сила Wm , г Swimming force Wm , g	21	0	20	3,6	1,1÷5,9	5,9	4,2÷8,6
Тяговая сила We , г Swimming force We , g	21	5	21	12,2	10,4÷14,1	4,4	3,1÷5,3
август, $t = 15\text{ }^{\circ}\text{C}$ / August, $t = 15\text{ }^{\circ}\text{C}$							
Длина особи L , см Length of fish L , cm	22	9,0	19,5	11,9	10,9÷13,1	2,8	1,5÷3,6
Тяговая сила Wm , г Swimming force Wm , g	22	10	50	22,6	18,6÷27,0	10,3	6,6÷13,3
Тяговая сила We , г Swimming force We , g	22	10	113	32,3	24,6÷42,0	21,8	9,5÷32,6
август, $t = 17\text{ }^{\circ}\text{C}$ / August, $t = 17\text{ }^{\circ}\text{C}$							
Длина особи L , см Length of fish L , cm	14	10,0	16,0	12,4	11,6÷13,3	1,7	0,9÷2,2
Тяговая сила Wm , г Swimming force Wm , g	14	10	40	20,0	15,7÷25,0	8,8	4,7÷11,5
Тяговая сила We , г Swimming force We , g	14	13	40	23,3	19,1÷27,9	9,0	5,0÷11,0

Примечание. Wm – механическое воздействие, We – электростимуляция, n – объем выборки, x_{\min} и x_{\max} – минимальный и максимальный варианты, M – среднее арифметическое, S – стандартное отклонение, lim – интервальные оценки соответствующих параметров, полученные методом бутстрэпа.

Note. Wm – mechanical irritation, We – electrical stimulus, n – sample size, x_{\min} and x_{\max} – minimum and maximum of the value, M – mean, S – standard deviation, lim – intervals for the corresponding parameters obtained by bootstrap method.

закономерностям. Доверительные интервалы рассчитывали методом процентилей, с числом итераций $B = 5000$, – достаточным для уровня вероятности $p = 0,99$. Значимость отличий параметров оценивали с помощью рандомизации

с тем же числом B . Сначала для пары исходных выборок получали эмпирическое значение тестовой статистики (критерий Стьюдента, Фишера), затем бутстреп-методом генерировали заданное число B пар псевдоборок и для

Таблица 2. Значимость отличий выборок

Table 2. Significance of differences between the samples

Показатель Index	август, $t = 17\text{ }^{\circ}\text{C}$ / $t = 15\text{ }^{\circ}\text{C}$ August, $t = 17\text{ }^{\circ}\text{C}$ / $t = 15\text{ }^{\circ}\text{C}$				август* / март August* / March			
	F	p	t	p	F	p	t	p
Длина особи L Length of fish L , cm	2,715	0,219	0,545	0,610	3,940	0,025	0,685	0,565
Тяговая сила Wm Swimming force Wm , g	1,386	0,662	0,789	0,440	2,683	0,009	7,680	<0,001
Тяговая сила We Swimming force We , g	5,625	0,317	1,478	0,148	17,09	<0,001	5,179	<0,001

Примечание. * – августовские выборки объединены, F – оценка однородности дисперсий (критерий Фишера), t – оценка отличий средних арифметических (критерий Стьюдента для случая однородных дисперсий или критерий Стьюдента с поправкой Уэлча для неоднородных дисперсий), p – значимость отличий сравниваемых показателей (рандомизационный тест, достоверные отличия указаны жирным шрифтом).

Note. * – August samples are combined, F – estimate of the variance homogeneity (Fisher's test), t – estimate of the mean differences (Student's test for homogeneous variances or Welch's test for different variances), p – signification of the differences (randomization test, significant differences are shown in bold).

каждой пары рассчитывали новое, рандомизированное значение критерия. Каждое такое значение сравнивали с эмпирическим и по итогам сравнений оценивали значимость отличий $p = (b + 1)/(B + 1)$, которая представляет собой скорректированную долю нуль-модельных комбинаций (числа испытаний b , в которых рандомизированное значение критерия больше или равно эмпирическому, т. е. нулевая гипотеза об отсутствии отличий верна) от общего числа испытаний B . Критической величиной для p является стандартное значение $\alpha = 0,05$. Связь тяговой силы с размером рыб исследовали с помощью корреляционного и регрессионного анализа. Коэффициенты регрессии получали, используя процедуру подгонки [Коросов, Горбач, 2017], которая позволяет корректировать коэффициенты в уравнениях, делая сравнение описываемых явлений более наглядным. Значимость отличий коэффициентов от нуля оценивали с помощью рандомизационного теста.

Вычисления выполняли в среде R 3.3.1 по соответствующим скриптам [Шитиков, Розенберг, 2013] с использованием базовых функций, пакетов boot [Canty, Ripley, 2017] и composition [Van den Boogaart et al., 2013].

Результаты и обсуждение

Речные окуни, отловленные в августе, не отличались ни по одному из показателей (табл. 2). Это позволило обобщить августовские выборки для дальнейшего анализа. Рыбы, отловленные в марте и августе, в свою очередь, не отличались по длине. Следовательно, межсезонные отличия размера подопытных особей не могут рассматриваться в качестве фактора, способного существенно влиять на результаты измерения физических способностей окуней.

Установлено, что в марте тяговая сила окуней была значимо ниже, чем в августе, по обоим показателям (табл. 2). При этом на электрическую стимуляцию активно реагировали все подопытные особи, тогда как реакция на прикосновение в холодное время года либо была вялой, либо отсутствовала (рис. 2) – в двух случаях из трех рыбы оставались совершенно пассивными. Механическая тяга, не обнаружившая значимой связи с размером рыб в марте (коэффициент корреляции Пирсона: $r = 0,18$ ($-0,27 \div 0,51$), $t = 0,80$, $p = 0,443$), в августе стала вполне очевидной ($r = 0,51$ ($0,30 \div 0,73$), $t = 3,44$, $p < 0,001$). Связь анодной тяги оставалась более стабильной и сильной (табл. 3).

Таким образом, результаты эксперимента опровергают мнение о неизменности физических способностей молоди речного окуня в течение сезона – в холодное время происходит существенное снижение активности рыб. Оценки тяговой силы при электростимуляции сходны с оценками, полученными для молоди лосося [Shustov, Shchurov, 1990]. Реакция на механическое воздействие в марте в целом оценена как крайне слабая, но некоторые подопытные особи демонстрировали при этом весьма высокую тяговую силу. Вполне возможно, что такая индивидуальная реактивность и является основой представлений о более низкой, по сравнению с другими рыбами, сезонной изменчивости физических способностей у речного окуня.

Поведенческая активность функционально связана со скоростью метаболизма, которая регулируется прежде всего температурой воды [Thorpe, 1977]. Наиболее интенсивно обменные процессы у окуня протекают в диапазоне от 10 до 20 °C [Голованов, 2013а, б]. В таких условиях он активно питается и быстро растет. Сеголетки потребляют планктон, в основ-

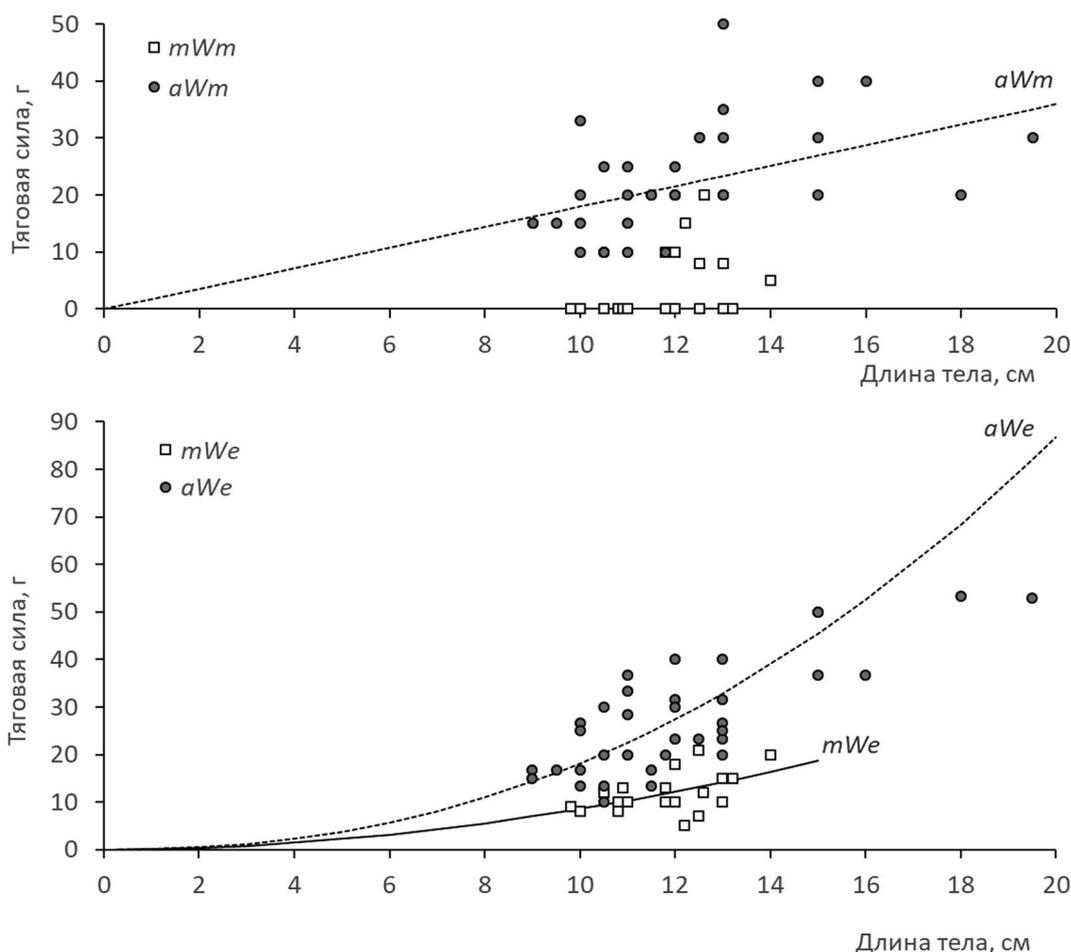


Рис. 2. Зависимость тяговой силы от размера рыбы. *m* – март, *a* – август, *Wm* – механическое воздействие (для *mWm* значимой связи не выявлено, *aWm* = $a \cdot L$, где $a = 1,80$ ($1,57 \div 2,04$), $t = 15,83$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,25$), *We* – электростимуляция (оценка связи дана в табл. 3)

Fig. 2. Dependence of the maximum swimming force on the fish size: *m* – March, *a* – August, *Wm* – mechanical irritation (there is no significant connection for *mWm*, $aWm = a \cdot L$, where $a = 1.80$ ($1.57 \div 2.04$), $t = 15.83$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.25$), *We* – electrical stimulus (relationship estimate is given in Table 3)

Таблица 3. Линейная зависимость тяговой силы при электростимуляции от размера рыбы и модель $We = a \cdot L^b$, где $a = 0,1$

Table 3. Linear dependence of the swimming force under electrical stimulation on fish size and the model $We = a \cdot L^b$, where $a = 0.1$

Месяц Month	<i>r</i>	lim <i>r</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>b</i>	lim <i>b</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	R^2
март March	0,53	0,19÷0,80	2,76	0,005	1,93	1,87÷1,98	74,98	<0,001	0,30
август August	0,81	0,61÷0,90	8,02	< 0,001	2,26	2,20÷2,31	121,6	<0,001	0,72

Примечание. *r* – коэффициент корреляции Пирсона, *b* – коэффициент регрессии, *t* – оценка отличий коэффициентов от нуля (критерий Стьюдента), R^2 – коэффициент детерминации регрессионной модели, другие обозначения даны в примечаниях к табл. 1 и 2.

Note. *r* – Pearson's correlation coefficient, *b* – regression coefficient, *t* – estimate of differences of the coefficients from zero (Student's test), R^2 – determination coefficient of the regression model, other notations are given in the notes to Table 1 and 2.

ном веслоногих и ветвистоусых ракообразных (Copepoda и Cladocera) – циклопов (*Cyclops* sp.), диаптомусов (*Diaptomus* sp.) и босмин (*Bosmina* sp.), и мелких воздушных насекомых, а к двум годам в рационе начинает преобладать

бентос, представленный прежде всего личинками комаров-звонцов (Chironomidae) и малощетинковыми червями (Oligochaeta). В этом же возрасте окунь начинает хищничать и употреблять икру разных видов рыб и их самок [Стер-

лигова и др., 2016]. Спектр питания вида очень широк, он включает все доступные объекты, подходящие по размеру [Лесонен и др., 2017]. При низких температурах интенсивность питания окуней падает [Bergman, 1987], у молоди ситуация усугубляется еще тем, что из-за недостатка освещения становится менее доступным планктон [Eckmann, 2004]. В результате к концу зимы снижается запас липидов и энергетическая масса соматической ткани [Henderson et al., 2000], что неизбежно сказывается на физических способностях рыб.

В силу отсутствия значимой зависимости от размера рыб мартовские показатели механической тяги детально не рассматривали. Изучение регрессии в остальных случаях показало небольшую разницу между основными моделями по величине коэффициента детерминации R^2 . Лучше других исследуемую связь описывают линейная и степенная функции. Рост тяговой силы при электростимуляции с увеличением размера особи аппроксимировали степенными уравнениями с коэффициентом $a = 0,1$, принятым в качестве константы (табл. 3). Этот коэффициент можно интерпретировать как исходный уровень, стартовую точку процесса. Назначение константы, при условии сохранения адекватности моделей исходным данным, позволяет сопоставить сходные процессы по скоростям, мерой которых является коэффициент b . Сравнение линий и коэффициентов регрессии (рис. 2; табл. 3) указывает на более быструю анодную реакцию рыб в теплое время года.

Линейное уравнение, описывающее механическую тягу (рис. 2), можно также рассматривать как степенное с коэффициентами $a = 1,8$ и $b = 1$, которые указывают на меньшую эффективность механического воздействия – более высокий порог возбудимости и низкую скорость роста тяговой силы с увеличением размера рыбы. С другой стороны, подгонка коэффициентов b в моделях, описывающих анодную реакцию, при заданной константе $a = 1,8$ дала следующие результаты: для марта $b = 0,77$ ($0,71 \div 0,82$), $t = 27,50$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,19$; для августа $b = 1,14$ ($1,06 \div 1,22$), $t = 42,09$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,48$. Судя по значениям коэффициентов детерминации, существенно снизилось качество аппроксимации новых моделей, но градация скоростей роста тяговой силы при этом стала более логичной. Как и ожидали, в теплое время года электростимуляция дала более высокую скорость по сравнению с механическим раздражением, а в холодное время – более низкую.

Таким образом, в теплое время наблюдается более быстрая и хорошо выраженная реак-

ция на раздражение, тесно связанная с размерами особей – чем крупнее рыба, тем больше тяговое усилие. Определяющими факторами скорости роста тяговой силы с увеличением размера рыб являются сезонная составляющая и порог возбудимости, который при механическом воздействии объективно более высок и более изменчив из-за субъективных причин по сравнению с электростимуляцией.

Выводы

В результате полевого эксперимента по изучению сезонной изменчивости физических способностей речного окуня установлено, что показатели тяговой силы при различных видах стимуляции в среднем варьировали от 1,1 до 14,1 г при температуре 2 °С и от 15,7 до 42,0 г при температуре 15–17 °С, достигая максимумов в 21 и 113 г соответственно. Полученные результаты трансформируют представление о неизменности физических способностей молоди речного окуня в течение сезона – в холодное время года происходит значимое снижение активности рыб. При высоких температурах наблюдается более быстрая и хорошо выраженная реакция на стимуляцию двигательной активности, тесно связанная с размерами особей, – чем крупнее рыба, тем больше тяговое усилие. Электрическое воздействие является более эффективным способом установления закономерностей, чем механическое, из-за прямого воздействия на двигательную активность и более низкого порога реакции рыб на стимуляцию.

Литература

- Веселов А. Е., Шустов Ю. А. Сезонные особенности поведения и распределения молоди пресноводного лосося *Salmo salar* L. morpha sebago Girard в реке // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, № 2. С. 346–350.
- Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 2013а. 300 с.
- Голованов В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. 2013б. Т. 53, № 3. С. 286–314.
- Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема / Ред. М. И. Шатуновский. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2017. 96 с.
- Лесонен М. А., Горбач В. В., Шустов Ю. А. Пищевые взаимоотношения обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus*) и речного окуня (*Perca fluviatilis*)

в малом лесном озере // Принципы экологии. 2017. № 4. С. 37–45. doi: 10.15393/j1.art.2017.6882

Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Хренников В. В. К характеристике поведения и питания молоди онежского лосося *Salmo salar* L. морфа sebago Girard в зимний период // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, № 3. С. 557–559.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.

Шитиков В. К. Использование рандомизации и бутстрепа при обработке результатов экологических наблюдений // Принципы экологии. 2012. № 1. С. 4–24. doi: 10.15393/j1.art.2012.481

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с. URL: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A32/Stare.htm> (дата обращения: 21.03.2018)

Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Веселов А. Е. Влияние температуры на физические способности молоди озерного лосося *Salmo salar sebago* // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, № 4. С. 676–677.

Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Шемякин А. П. Способ определения жизнестойкости молоди лососевых рыб // Авторское свидетельство СССР № 1264881. 1994. Бюл. № 6.

Bergman E. Temperature-dependent differences in foraging ability of two percids, *Perca fluviatilis*

and *Gymnocephalus cernuus* // Env Biol Fishes. 1987. Vol. 19, no. 1. P. 45–53.

Canty A., Ripley B. Package 'boot'. Bootstrap functions. Ver. 1.3–20. 2017. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf> (дата обращения: 10.03.2018).

Eckmann R. Overwinter changes in mass and lipid content of *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus* // J Fish Biol. 2004. Vol. 65, no. 6. P. 1498–1511. doi: 10.1111/j.0022-1112.2004.00553.x

Henderson B. A., Trivedi T., Collins N. Annual cycle of energy allocation to growth and reproduction of yellow perch // J Fish Biol. 2000. Vol. 57, no. 1. P. 122–133. doi: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb00780.x

Shustov Yu. A., Shchurov I. L. Seasonal changes in the stamina of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under river conditions // Finnish Fish Res. 1990. No. 11. P. 1–5.

Thorpe J. E. Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814 // FAO Fisheries Synopsis. 1977. Vol. 113. P. 1–138.

Van den Boogaart K. G., Tolosana R., Bren M. Package 'composition'. Compositional data analysis. Ver. 1.40–1. 2013. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/compositions/compositions.pdf> (дата обращения: 10.03.2018).

Поступила в редакцию 04.04.2018

References

Veselov A. E., Shustov Yu. A. Sezonnye osobennosti povedeniya i raspredeleniya molodi presnovodnogo lososya *Salmo salar* L. morpha sebago Girard v reke [Seasonal patterns of behavior and distribution of juveniles of freshwater salmon *Salmo salar* L. morpha sebago Girard in the river]. *Vopr. ikhtiologii* [J. Ichthyology]. 1991. Vol. 31, no. 2. P. 346–350.

Golovanov V. K. Temperaturnye kriterii zhiznedejatel'nosti presnovodnykh ryb [Temperature criteria of the life activity of freshwater fish]. Moscow: Poligraf-Plyus, 2013a. 300 p.

Golovanov V. K. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients. *J. Ichthyol.* 2013b. Vol. 53, no. 4. P. 252–280. doi: 10.1134/S0032945213030016

Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofiruemogo vodoema [Change in the structure of the fish population in the eutrophicated pond]. Moscow: Nauka, 1982. 248 p.

Korosov A. V., Gorbach V. V. Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannykh [Computer processing of biological data]. Petrozavodsk: PetrGU, 2017. 96 p.

Lesonen M. A., Gorbach V. V., Shustov Yu. A. Pishchevye vzaimootnosheniya obyknovennogo siga (*Coregonus lavaretus*) i rechnogo okunya (*Perca fluviatilis*) v malom lesnom ozere [Food relationships of the Common whitefish (*Coregonus lavaretus*) and European perch (*Perca fluviatilis*) in a small forest lake]. *Printsipy ekol.* [Principles of the Ecol.]. 2017. No. 4. P. 37–45. doi: 10.15393/j1.art.2017.6882

Smirnov Yu. A., Shustov Yu. A., Khrennikov V. V. K kharakteristike povedeniya i pitaniya molodi onezhskogo lososya *Salmo salar* L. morpha sebago Girard v zimnii period [On the behavior and feeding of juvenile Omega salmon *Salmo salar* L. morpha sebago Girard in winter]. *Vopr. ikhtiologii* [J. Ichthyol.]. 1976. Vol. 16, no. 3. P. 557–559.

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Savosin D. S. Kruglortye i ryby presnykh vod Karelii [Lampreys and fishes of fresh waters of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. 224 p.

Shitikov V. K. Ispol'zovanie randomizatsii i butstrepa pri obrabotke rezul'tatov ekologicheskikh nablyudenii [Use of randomization and bootstrap at processing of result of ecological observations]. *Printsipy ekol.* [Principles of the Ecol.]. 2012. No. 1. P. 4–24. doi: 10.15393/j1.art.2012.481

Shitikov V. K., Rozenberg G. S. Randomizatsiya i butstrepa: statisticheskii analiz v biologii i ekologii s ispol'zovaniem R [Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R]. Tol'yatti: Kassandra, 2013. 314 p. URL: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A32/Stare.htm> (accessed: 21.03.2018)

Shustov Yu. A., Shchurov I. L., Veselov A. E. Vliyanie temperatury na fizicheskie sposobnosti molodi ozeronogo lososya *Salmo salar sebago* [Effect of temperature on the stamina of juvenile waterfresh salmon *Salmo salar sebago*]. *Vopr. ikhtiologii* [J. Ichthyol.]. 1989. Vol. 29, no. 4. P. 676–677.

Shustov Yu. A., Shchurov I. L., Shemyakin A. P. Sposob opredeleniya zhiznestoikosti molodi losose-

vykh ryb [A method of determining the viability of juvenile salmon]. Avtorskoe svidetel'stvo SSSR № 1264881 [Copyright certificate of the USSR № 1264881]. 1994. Bulletin No. 6.

Bergman E. Temperature-dependent differences in foraging ability of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. *Env Biol Fishes*. 1987. Vol. 19, no. 1. P. 45–53.

Canty A., Ripley B. Package 'boot'. Bootstrap functions. Ver. 1.3–20. 2017. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf> (accessed: 10.03.2018).

Eckmann R. Overwinter changes in mass and lipid content of *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. *J Fish Biol*. 2004. Vol. 65, no. 6. P. 1498–1511. doi: 10.1111/j.0022-1112.2004.00553.x

Henderson B. A., Trivedi T., Collins N. Annual cycle of energy allocation to growth and reproduction of yellow perch. *J Fish Biol*. 2000. Vol. 57, no. 1. P. 122–133. doi: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb00780.x

Shustov Yu. A., Shchurov I. L. Seasonal changes in the stamina of young Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) under river conditions. *Finnish Fish Res*. 1990. No. 11. P. 1–5.

Thorpe J. E. Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814. *FAO Fisheries Synopsis*. 1977. Vol. 113. P. 1–138.

Van den Boogaart K. G., Tolosana R., Bren M. Package 'composition'. Compositional data analysis. Ver. 1.40–1. 2013. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/compositions/compositions.pdf> (accessed: 10.03.2018).

Received April 04, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шустов Юрий Александрович

профессор кафедры зоологии и экологии, д. б. н.
Институт биологии, экологии и агротехнологий,
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: shustov@petsu.ru
тел.: +79214503711

Горбач Вячеслав Васильевич

профессор кафедры зоологии и экологии, д. б. н., доцент
Институт биологии, экологии и агротехнологий,
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: gorbach@psu.karelia.ru

Тыркин Игорь Александрович

научный сотрудник, к. б. н.
Карельское отделение государственного научно-
исследовательского института озерного и речного
рыбного хозяйства им. Л. С. Берга
ул. Анохина, 29а, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185035
эл. почта: igor7895@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Shustov, Yuri

Petrozavodsk State University
33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shustov@petsu.ru

Gorbach, Vyacheslav

Petrozavodsk State University
33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: gorbach@psu.karelia.ru

Tyrkin, Igor

Karelian Branch of Berg State Research Institute on Lake
and River Fisheries
29a Anokhin St., 185035 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: igor7895@yandex.ru