

УДК 597.2/.5

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В ЗИМОВАЛЬНОЙ ЯМЕ В УСЛОВИЯХ ЛЕДОВОГО ПОКРЫТИЯ

© 2018 А.А. Чемагин

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН

Статья поступила в редакцию 09.08.2018

Работа выполнена в акватории Горнослинкинской русловой зимовальной ямы Нижнего Иртыша в зимний период с помощью компьютеризированного гидроакустического комплекса. Съемка выполнена в светлое время суток при «высоком» солнце и вечером в темное время. Установлено, что рыбы различных экологических и размерных групп в акватории русловой ямы в суточно-световом аспекте демонстрируют статистически достоверную динамику плотности, степень освоения горизонтов водной толщи. Плотность рыб по горизонтам водной толщи (поверхностный, пелагический, придонный) в светлое и темное время суток составила 18, 105, 61 и 1378, 368, 411 экз/га соответственно. В светлое время рыбы осваивают придонные и пелагические горизонты с меньшими глубинами, ближе к берегам, в темное – наиболее интенсивно осваивают поверхностный горизонт, а пелагический и придонные в срединной более глубоководной части ямы. Вертикальное распределение таксономических и размерных групп рыб в пределах одной фазы суток и в суточно-световой динамике отражает оборонительное поведение мирных и хищных видов рыб – избегание риска хищничества и каннибализма. Карповые распределяются в горизонтах с меньшим относительным числом особей групп окуневых и сиговых-щучковых рыб, для окуневых характерна дифференциация по размерному признаку. Установлена статистически значимая разница в выборе рыбами вертикальных горизонтов водной толщи и их батиметрических характеристик (глубин) в зависимости от световой фазы суток. Вертикальная миграция рыб в отсутствие световых ориентиров отражает генетически фиксированную реакцию животных на уровень освещения реализуемую посредством циркадного ритма.

Ключевые слова: вертикальная миграция, зимние перемещения рыб, русловая зимовальная яма, Обь-Иртышский бассейн, избегание риска хищничества, динамика зимних скоплений рыб, циркадный ритм.

Работа выполнена в рамках темы ФНИ: «Оценка состояния зимовальных русловых ям как элемент стратегии сохранения популяций сиговых и осетровых рыб Обь-Иртышского бассейна», № государственной регистрации 116020510083.

ВВЕДЕНИЕ

Суточные вертикальные миграции относятся к наиболее выраженным перемещениям гидробионтов [1-3]. Общая схема таких миграций подробно описана для различных групп водных организмов: беспозвоночных [4- 7], морских и пресноводных рыб [2, 8-10] – в дневное время преимущественное распределение в глубинных горизонтах, в ночное – по всей толще и ближе к поверхности. Считается, что динамика суточной активности и вертикальных перемещений гидробионтов связана в первую очередь с интенсивностью света [1, 5, 6,11], пространственно-временным компромиссом между перемещением за кормовыми объектами и избеганием хищников [2,4,6-8,11], гидростатическим давлением [2] и температурой воды [2,12]. Изучение вертикального распределения рыб, их суточ-

ной активности в пресноводных экосистемах в зимний период выполнено преимущественно в лимнических водоемах [2,6,13] и мелководных водотоках [14, 15], что в свою очередь повышает актуальность изучения распределения рыб и их вертикальной миграции в глубоководной зимовальной русловой яме Нижнего Иртыша, играющего важную роль в формировании и сохранении водных биологических ресурсов Обь-Иртышского бассейна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследование выполнено 12 декабря 2017 г в акватории Горнослинкинской русловой ямы Нижнего Иртыша Тюменской области в светлое и темное время суток - при «высоком» солнце и после заката соответственно (после 13 и 19 ч). Яма расположена в координатах 58°43'35,58"N, 68°41'45,75"E. Наибольшая глубина составила 40,4 м, ширина русла на исследуемом участке 400-500 м. Площадь этого водного объекта превышает 150 га, исследование выполнено в наиболее глубоководной части русловой ямы, площадь которой составила 27,77 га. Гидроакустическую съемку со

Чемагин Андрей Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник группы экологии гидробионтов отдела экологических исследований. E-mail: ChemaginAA@yandex.ru

льда проводили с помощью программно-технического гидроакустического комплекса «AsCor» (ООО «Промгидроакустика», г. Петрозаводск) методом двойного луча с рабочими частотами 50 и 200 kHz. Предварительно с помощью снегохода передвигались по исследуемой акватории согласно общепринятых методик (зигзагами) [16] и мотольдобуром бурили лунки через каждые 30-40 м. Толщина льда составила 30-35 см, на его поверхности отмечено снежное покрытие глубиной 10-15 см. Съемку выполняли через пробуренные лунки для получения кадра (100 посылок-приемов сигнала). Полученные файлы записи обрабатывали в лабораторных условиях специальными программными приложениями «AsCor» и «Тахопому», последнее позволяет выполнять дистанционную таксономическую идентификацию рыб по форме плавательного пузыря с отнесением к соответствующим группам: карповые, окуневые, сиговые-щуковые, нераспознанные (осетровые, налимовые) [17, 18]. Для анализа распределения рыб акустически сканируемую водную толщу русловой ямы в каждой точке исследования условно делили на 3 горизонта – поверхностный (ПОВ), пелагический (ПЛГ), придонный (ПРД), к каждому из которых отнесена соответствующая 1/3 часть. Для контроля видового состава рыб применяли лов контрольными ставными сетями (размер ячеи 14, 25, 35, 45, 55, 65 мм, длина сети 35–75 м) в течение декабря. Статистическая обработка данных производилась в программе STATISTICA 10 «StatSoft».

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Река Иртыш является самым крупным притоком Оби и является важной составной частью всего Обь-Иртышского бассейна. На исследуемом участке русловой ямы в период открытой воды наблюдается гидродинамическая неоднородность среды: мощные турбулентные восходящие течения, вихри, зоны повышенной мутности и ее пульсация – «облака вскипания», образующиеся за счет взаимодействия и обмена импульсами продольного прямого и компенсационного, а также поперечных течений, возникающих за счет резкого перепада глубин с 12 до 40 м и более, образования зоны подваля и высокой кривизны радиуса поворота реки превышающей показатель 0,5 на рассматриваемом участке. Кривизна радиуса поворота рассчитывается как отношение ширины русла до вхождения в поворот к радиусу поворота, определяемого по стрелню (620/1050 м) [19,20]. По данным контрольного лова в районе исследований рыбное население представлено характерными видами для Нижнего Иртыша: стерлядь (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758); сибирский осетр (*Acipenser baerii* Brandt); нельма (*Stenodus leucichthys nelma* Pallas, 1773); плотва

(*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758); язь (*Leuciscus idus* Linnaeus, 1758); елец (*Leuciscus leuciscus* Linnaeus, 1758); лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758); золотой карась (*Carassius carassius* Linnaeus, 1758); серебряный карась (*Carrassius auratus* Linnaeus, 1758); окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758); ерш (*Gimnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758); судак (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758); щука (*Esox lucius* Linnaeus, 1758); налим (*Lota lota* Linnaeus, 1758). В уловах доминируют карповые виды рыб. При поимке сибирского осетра его особи незамедлительно выпускались обратно в реку с наименьшими повреждениями.

Светлое время суток. В результате анализа регистрации особей рыб в наблюдаемых точках исследуемой акватории установлено, что наиболее интенсивнее рыбы осваивают пелагические и придонные горизонты водной толщи, средняя плотность рыб по горизонтам от поверхности ко дну составила: в первом горизонте – 18 экз/га, во втором и третьем – 105 и 61 экз/га соответственно (рисунок 1А).

Отличия плотности рыб в рассматриваемых горизонтах водной толщи в светлое и темное время статистически достоверны (таблица 1).

При анализе плотности рыб поверхностного горизонта отличия рассчитаны как недостоверные из-за одиночного значения в светлое время суток, при этом по абсолютному значению разница с темной фазой дня очень существенна (рисунок 1А).

В результате статистического анализа различия в выборе рыбами горизонтов водной толщи в зависимости от батиметрических характеристик наличие достоверности установлено только для пелагического горизонта (таблица 2).

Для поверхностного горизонта статистический анализ также затруднен наличием одиночной регистрации рыб в светлое время суток, при этом абсолютные значения в сравнении с темным временем суток имеют значительную разницу (рисунок 1Б).

Установлено, что наиболее значимые отличия батиметрических характеристик осваиваемых рыбами горизонтов в светлое и темное время суток отмечено в поверхностном горизонте – 5,8 и 20,14 м в сравнении с пелагическим и придонным – 26,78, 24,34 и 18,11, 22,71 м соответственно (рисунок 1Б, 2А).

Преимущественное распределение рыб в пелагиали и у дна наблюдается в открытой части русловой ямы со значительными глубинами (>20 м) – в 57,14 и 35,71% наблюдений от общего числа полученных регистраций рыб в это время суток соответственно, а наименьшее в поверхностном горизонте в прибрежье – 7,15% (рисунок 1В).

Стоит отметить, что в пелагическом горизонте речного потока, находящегося под ледовым покрытием согласно распределению

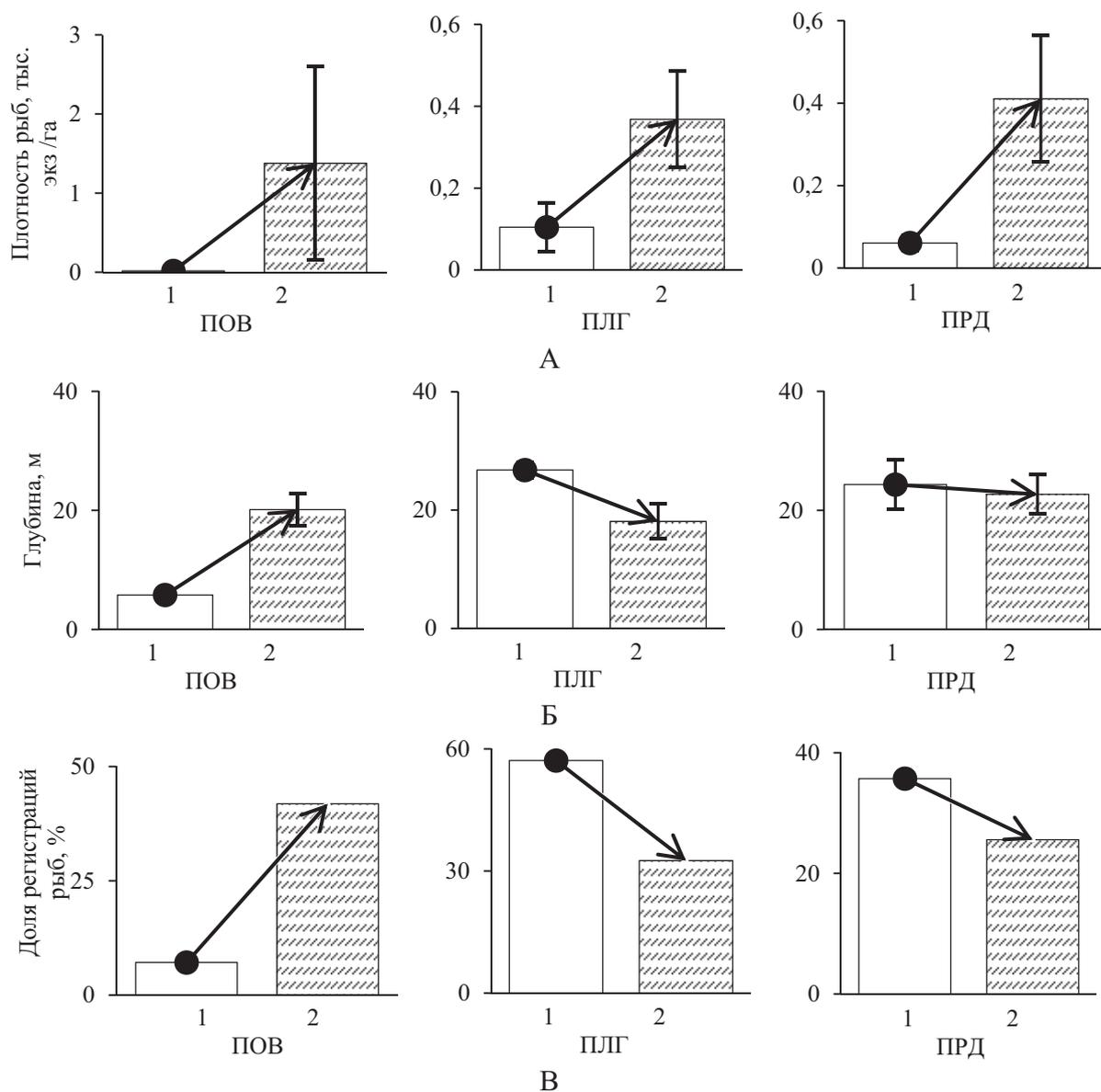


Рис. 1. Средние плотности скопления рыб (А), батиметрия дна (Б) русловой ямы на осваиваемых рыбами участках исследуемой акватории, распределение регистраций рыб (В) по горизонтам водной толщи в светлое (1) и темное (2) время суток, стрелка – линия тренда

Таблица 1. Достоверность различий (Т-критерий) плотности рыб по горизонтам водной толщи русловой ямы в светлое и темное время суток (курсивом выделены значимые различия, при $p < 0,05$)

Горизонты водной толщи (светлое x темное время)	Показатель Т-критерия	Уровень значимости (p)	Относительная дисперсия, $F_{отн}$	Уровень значимости (p) дисперсии
Поверхностный	-1,12	0,264	1512552	<0,001
Пелагический	-2,04	<0,05	14	<0,001
Придонный	-2,05	<0,05	178	<0,001

изохат наблюдают наибольшие скорости, а в направлении дна и поверхности происходит их уменьшение вплоть до минимальных значений в непосредственной близости у льда и дна из-за трения об их поверхность.

По результатам дистанционной идентификации основу рыбного населения поверхностного горизонта составили представители карповых рыб – 66,67%, оставшаяся часть рыбного населения (33,33%) представлена группой хищ-

Таблица 2. Достоверность различий (Т-критерий) батиметрических характеристик выбранных мест распределения рыб по горизонтам водной толщи русловой ямы в светлое и темное время суток (курсивом выделены значимые различия, при $p < 0,05$)

Горизонты водной толщи (светлое x темное время)	Показатель Т-критерия	Уровень значимости (p)	Относительная дисперсия, $F_{отн}$	Уровень значимости (p) дисперсии
Поверхностный	1,18	0,25	0	1
Пелагический	-2,11	<0,05	8,99	0,007
Придонный	-0,29	0,77	1,36	0,826

ников – представители сиговых, щуковых (рисунок 3А).

В пелагическом и придонном горизонтах структура рыбного населения была сопоставима и отлична от поверхностного горизонта. Доля карповых рыб в этих горизонтах не была доминирующей и составила 21,43 и 15,63% от общего числа рыб в соответственно исследуемых вертикальных зонах, доминировали хищные виды: окуневые рыбы – 35,71 и 40,63% соответственно, доля группы рыб сиговые-щуковые составила 35,71 и 25%, доля нераспознанных рыб 17,86 и 18,75% (рисунок 3А).

В поверхностном горизонте из карповых присутствовали только особи с размерами тела >25 см, в пелагическом доминировали особи малого и среднего размера с длиной тела 5-10, 10-15, 15-20 и 20-25 см, их доли составили 21,21, 17,58, 18,79 и 14,55% соответственно от общего числа карповых рыб в данном горизонте.

В толще придонного горизонта основная доля карповых рыб представлена особями с размерами тела 10-15 см – 52,38%, остальные размерные группы были представлены в сопоставимых долях, за исключением особей с длиной тела 20-25 см (рисунок 4А).

В результате анализа размерной структуры рыб семейства окуневых установлено, что в поверхностном горизонте представители данного семейства не зарегистрированы (рисунок 4Б). В пелагическом горизонте отмечены особи различного размера, наибольшее число особей представлено размерными группами 5-10, 10-15, 15-20 см, их доли 14,60, 10,19, 33,61% соответственно. Доли более крупных особей в этом горизонте сопоставимы.

В придонном горизонте соизмеримо представлены рыбы средних и больших размеров: доли особей соответствующих групп 5-10, 10-15, 15-20, 20-25, 30-35 и >35 см составили 13,19, 13,19, 14,29, 13,18, 16,48, 4,40%, максимальная доля отмечена для рыб размерной группы 25-30 см – 25,27% (рисунок 4Б).

Распределение группы других хищных видов – представителей сиговых и щуковых ха-

рактеризовалось по-иному. В поверхностном горизонте присутствовали только крупные размерные группы 20-25 и >35 см в равной степени – по 50% (рисунок 4В).

В пелагическом и придонном горизонтах водной толщи доминировали особи с размерами тела >35 см – 61,37 и 55,22% соответственно. Менее существенно представлены размерные группы 20-25 и 25-30 см в пелагическом горизонте и 10-15, 25-30 см в придонном, их доли составили 10,41, 9,86% и 17,91, 8,96% соответственно. Доли рыб остальных размерных групп представлены менее значительно, особи с размерами тела <5 см отсутствовали во всех рассматриваемых горизонтах (рисунок 4В).

Особи рыб нераспознанной группы, к которым относятся осетровые и налимовые в этот период осваивают только пелагический и придонный горизонт водной толщи, при этом доминируют по численности крупные особи с размерами тела превышающими 35 см.

Темное время суток. Анализ гидроакустических съемок в данный период времени показал значительное преобладание общего числа регистраций рыб, их плотности и распределения по всем горизонтам водной толщи в акватории ямы при сопоставлении с дневным периодом (рисунки 1А, 2, 3).

Наибольшая плотность рыб отмечена в поверхностном горизонте – 1378 экз /га, рыбное население представлено всеми группами массовых видов рыб: доминировали карповые – 48,44%, доля групп окуневых, сиговых-щуковых, нераспознанных составили 25, 17,18 и 9,38% соответственно. Плотность рыб в пелагическом и придонном горизонтах также значительно превышала дневные показатели – в 3,5 и 6,8 раз соответственно и составила 368 и 411 экз/га. При анализе батиметрических характеристик осваиваемых рыбами участков установлено, что поверхностный горизонт, в котором зарегистрированы рыбы, расположен в открытой глубоководной части акватории ямы, средняя глубина составила 20,14 м, что превысило дневной показатель в 3,5 раза.

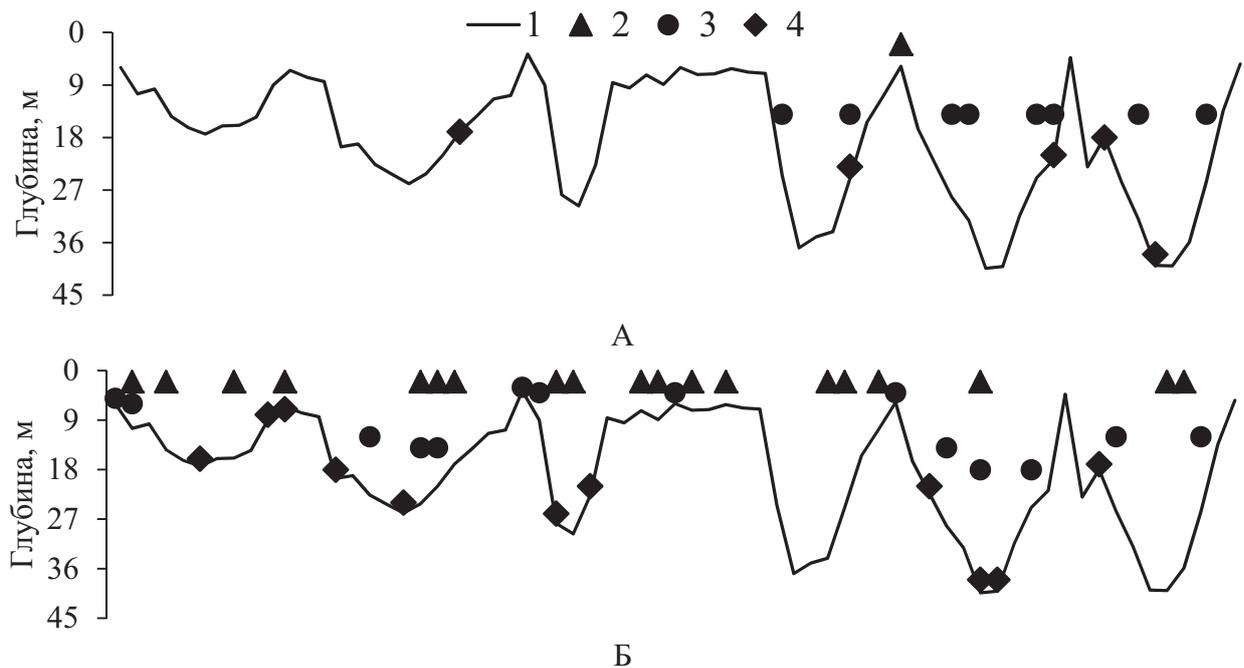


Рис. 2. Схематическое распределение регистраций рыб по горизонтам водной толщи русловой ямы в светлое (А), темное (Б) время суток:
1 – Профиль дна; 2 – Поверхностный горизонт; 3 – Пелагический горизонт; 4 – Придонный горизонт

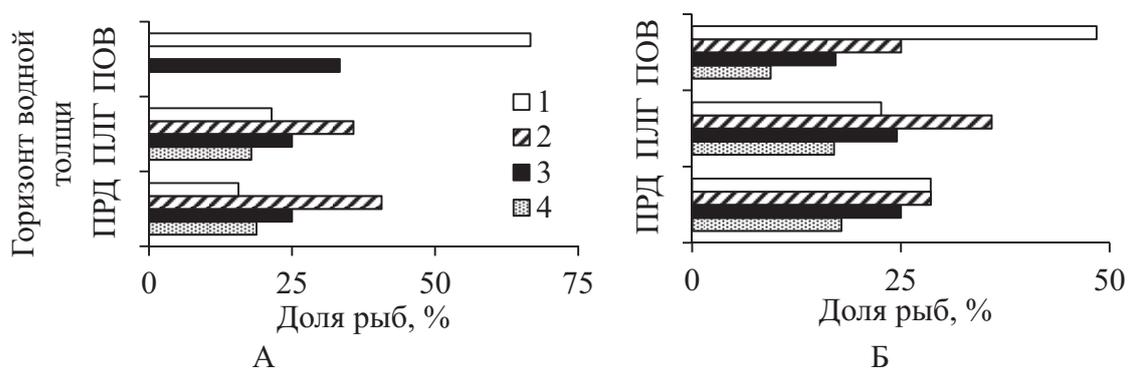


Рис. 3. Таксономическая структура рыбного населения по горизонтам водной толщи русловой ямы в светлое (А) и темное (Б) время суток, в % от числа рыб в соответствующих горизонтах:
1 – Карповые; 2 – Окуневые; 3 – Сиговые-щукковые; 4 – Осетровые-налимовые

В таксономической структуре рыбного населения пелагического горизонта преобладали хищные виды рыб: окуневые, сиговые-щукковые – 35,85 и 24,53% соответственно, доля карповых рыб составила 22,64, а нераспознанных – 16,98%. Несколько уменьшилась средняя глубина на осваиваемых рыбами участках акватории по сравнению со светлым временем суток, ее значение составило 18,11 м.

В придонном горизонте структура рыбного населения представлена несколько по-иному: равнозначны процентные доли карповых и окуневых рыб – по 28,57, доля группы сиговых-щукковых рыб – 25, а нераспознанных – 17,86%. Средняя глубина участков осваиваемой акватории в придонном горизонте уменьшилась не-

значительно с 24,34 до 22,71 м. Преимущественное распределение рыб в этот период времени наблюдается в поверхностном горизонте водной толщи русловой ямы – 41,86% от общего числа регистраций рыб, причем в ее открытой глубоководной части. В пелагиали и у дна регистрация рыб отмечена в 32,56 и 25,58% наблюдений от общего числа полученных регистраций рыб в это время суток соответственно.

Карповые рыбы в поверхностном горизонте водной толщи представлены преимущественно особями с размерами тела 5-10, 10-15, 15-20 см, их доли составили 41,69, 29,16, 12,31% от общей численности данной группы рыб рассматриваемого горизонта (рисунок 5А).

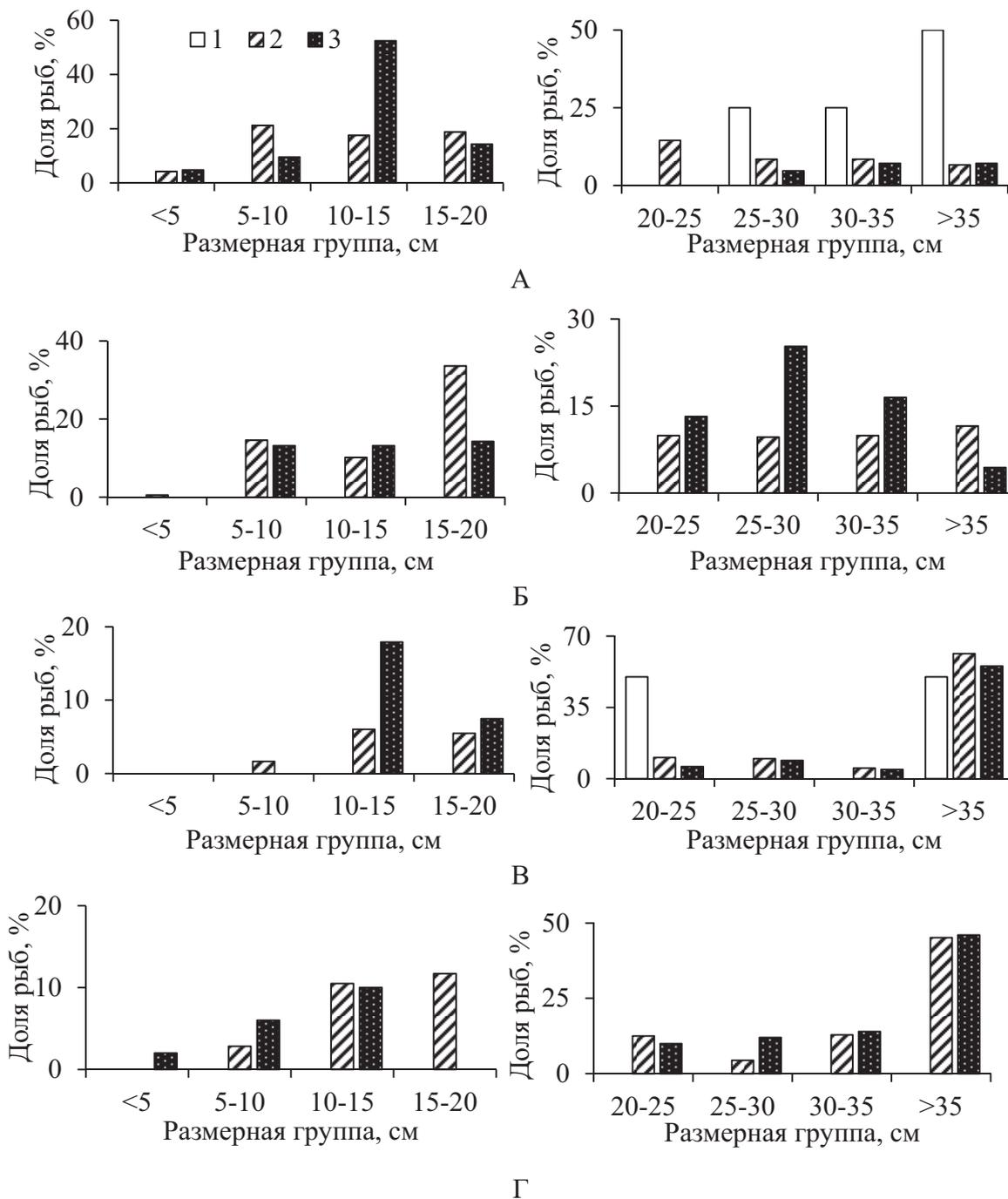


Рис. 4. Процентное соотношение зарегистрированных размерных групп в акватории ямы в светлое время суток:
 А – Карповые; Б – Окуневые; В – Сиговые-щучковые; Г – Осетровые-налимовые;
 1 – Поверхностный горизонт; 2 – Пелагический горизонт; 3 – Придонный горизонт

Отмечены здесь и самые мелкие представители данного семейства с длиной тела <5 см, их доля незначительна – 1,11%. Доли размерных групп рыб 20-25, 25-30, 30-35 и >35 см не превышали 5%. В пелагическом горизонте соотношение размерных групп карповых схоже с таковым в поверхностном – доминирующая часть карповых представлена группами 5-10, 10-15, 15-20 см, их доли соответственно 29,35, 32,76 и 12,31%. Доли более крупных рыб с длиной тела

20-25, 25-30, 30-35 и >35 см находятся в пределах 4,10-7,85%.

Особи с длиной тела <5 см отсутствуют. В придонном горизонте размерная структура рассматриваемой группы рыб представлена следующим образом: доминируют особи размерной группы <5 см – 37,14%, менее значительно представлены более крупные особи 5-10, 15-20, 20-25 и 25-30 см – 17,14, 14,29, 14,30 и 11,43%. Отсутствуют самые крупные особи 30-35 и >35 см.

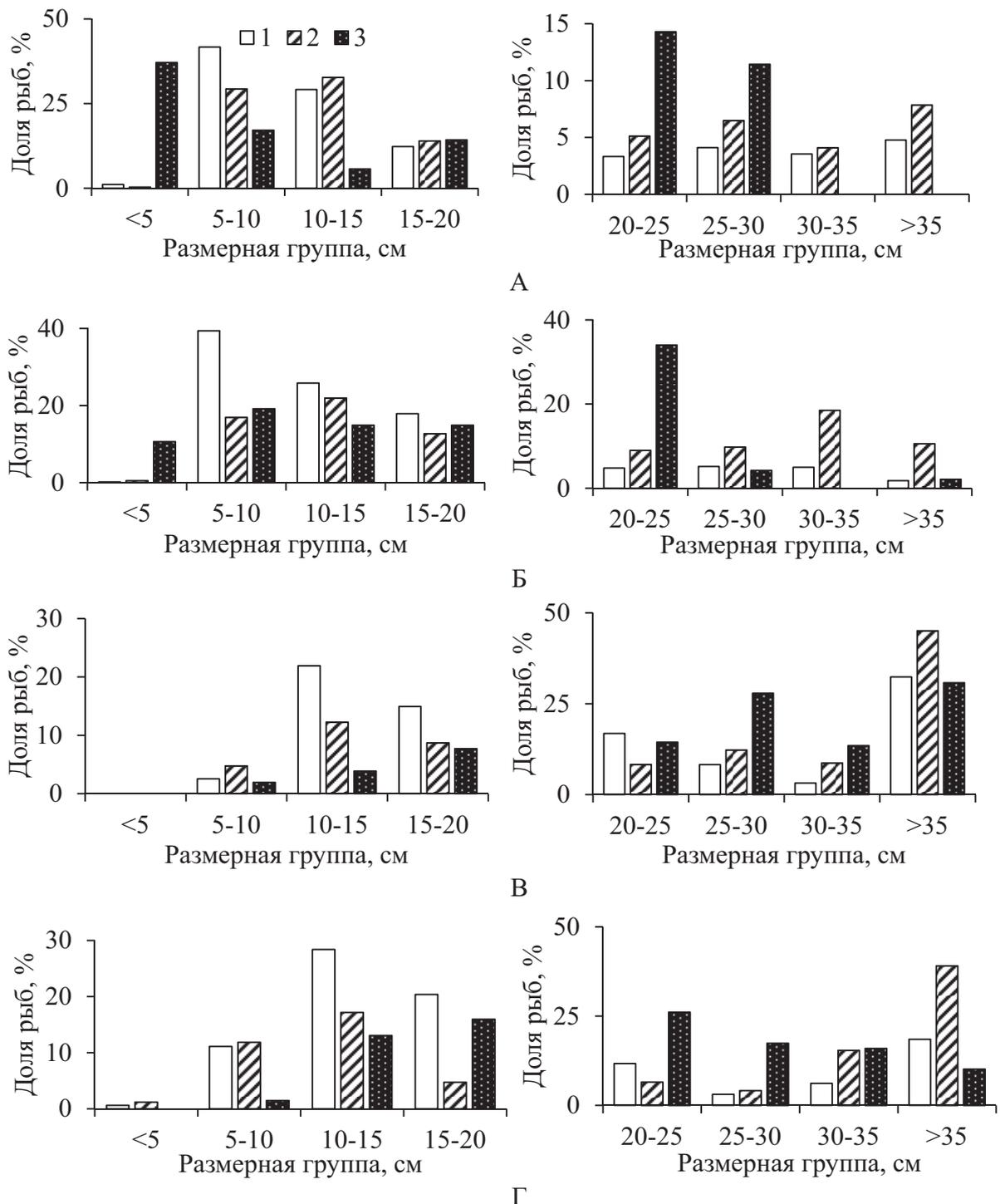


Рис. 5. Процентное соотношение зарегистрированных размерных групп в акватории ямы в темное время суток: А – Карповые Б – Окуневые В – Сиговые-щукковые Г – Осетровые-налимовые; 1 – Поверхностный горизонт; 2 – Пелагический горизонт; 3 – Придонный горизонт

Окуневые рыбы в поверхностном горизонте преимущественно представлены 3-мя размерными группами 5-10, 10-15 и 15-20 см – 39,36, 25,84 и 17,89%. Доли более крупных особей находились в пределах 1,79-5,17%. Несущественна доля мелкоразмерных особей с длиной тела <5 см – 0,20%. Явно доминирующей размерной группы окуневых рыб в пелагическом горизонте не отмечено. В пелагическом горизонте сопо-

ставимы доли групп 5-10, 10-15, 30-35 см – 16,93, 21,96, 18,15%. Такая же картина отмечена для групп 15-20, 20-25, 25-30 и >35 см – 12,70, 8,99, 9,79, 10,58%. Незначительна доля особей с размерами тела <5 см – 0,53%. В придонном горизонте водной толщи существенная часть особей окуневых представлена размерными группами 5-10, 10-15, 15-20 см – 19,15, 14,89, 19,92%. Самая значительная доля отмечена для группы

рыб с длиной тела 20-25 см – 34,04%. Наименьшее число рыб с длиной тела <5 см, 25-30 и >35 см – их доли составили 10,46, 4,26 и 2,13% соответственно. Часть крупных особей (30-35 см) отсутствовали (рисунок 5Б).

В размерной структуре другой группы хищных видов рыб сиговые-щуковые по всей толще исследуемой акватории отсутствовали особи с длиной тела <5 см. В поверхностном горизонте доминирующую часть формируют 4 размерные группы: 10-15, 15-20, 20-25 и >35 см, их доли 21,90, 14,92, 16,83 и 32,38% соответственно. Менее значительно представлены группы рыб с длиной тела 5-10, 25-30 и 30-35, их доли 2,54, 8,25 и 3,17% от числа рыб данной группы рассматриваемого горизонта. В пелагическом горизонте самая существенная часть принадлежит наиболее крупным особям с длиной тела >35 см, их доля составила 45,06%, менее значительны доли особей с длиной тела 10-15 и 25-30 см – 12,15 и 12,35% соответственно. Доли остальных размерных групп не столь существенны, их значения находятся в пределах 4,74-8,70%. В придонном горизонте преобладали более крупные особи – 20-25, 25-30, 30-35 и >35 см, доли этих размерных групп составили 14,42, 27,88, 13,46 и 30,77% соответственно. Доля остальных групп находится в пределах 1,92-7,69% (рисунок 5В).

Особь группы нераспознанных рыб с длиной тела <5 см присутствовали во всей толще акватории, за исключение придонного горизонта. Доминирующая часть рыбного населения среди нераспознанных рыб в поверхностном горизонте также принадлежит 4-м размерным группам: 10-15, 15-20, 20-25 и >35 см, их доли 28,40, 20,37, 11,73 и 18,52%. Доля остальных групп в рассматриваемом горизонте менее значительна. В пелагическом горизонте доминирующую часть составили особи с длиной тела 10-15, 30-35 и >35 см – 17,16, 15,38 и 39,05% соответственно. В придонном горизонте также преобладали более крупные особи: 15-20, 20-25, 25-30, их доли составили 15,94, 17,39, 15,94% соответственно (рисунок 5Г).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В зимний период у гидробионтов в связи со снижением температуры окружающей среды изменяются физиолого-биохимические процессы, что может приводить как к повышению, так и к снижению их активности. В нашем исследовании в различные фазы светового дня показана значительная динамика активности, перемещение и вертикальное перераспределение массовых видов рыб Нижнего Иртыша, среди которых представители как мирных, так и хищных видов. Полученные данные характеризуют скопления рыб в русловой яме в зимний период как не статичные, а подвижные и подвержен-

ные значительной динамике в суточно-световом аспекте. Различия в вертикальном распределении отмечены по размерному признаку и экологической группе рыб. Для карповых рыб установлено преимущественное распределение в горизонтах водной толщи с меньшим относительным числом хищных видов рыб, при этом их высокая активность в зимний период подтверждается исследованиями [21], согласно которым в декабре-январе отмечают синхронные всплески миграционной активности для карповых видов рыб. Наблюдаемая дифференциация мест обитания различных размерных групп близких видов хищных рыб в зимний период служит дополнительным элементом, способствующим выживанию рыб, поскольку, например, для речного окуня отмечено [22], что, находясь в одинаковых условиях кормления и температурного режима зимой, молодь имеет повышенный размерно-селективный показатель смертности при конкурировании за корм. Стоит отметить, что окуневые рыбы являются визуально ориентированными хищниками [15], при снижении интенсивности освещения они становятся более активными [23,24], увеличивая число атак на близкорасположенные жертвы. Для лососевых рыб показано [25], что крупные особи при значительных плотностях в условиях наличия ледового покрытия и относительно невысокой освещенности достаточно агрессивны к более мелким особям своего вида. Крупные представители окуневых рыб охотятся на карповых, кроме того, отмечен канибализм – питание мелкими особями своего вида. Также имеются данные [3], что в дневное время молодь окуневых занимает глубокие темные убежища для избегания визуального обнаружения хищниками, в том числе представителями своего семейства [23]. Наиболее мелкие особи конкурируют с карповыми видами в выборе кормовых объектов, потребляя беспозвоночных [26], иногда погибают, не выдерживая данный вид борьбы [27]. Отсутствие окуневых рыб в светлое время в поверхностном горизонте объясняется наличием в нем значительной доли группы сиговых-щучковых рыб, которые представлены в нашем исследовании типичными хищными видами – нельмой и щукой. Доля группы сиговых-щучковых в поверхностном горизонте в светлое время составила 33,33%, причем представлена крупными особями, в темное – 17,19% от общей численности группы по всей водной толще и смещение размерной структуры происходит в сторону среднеразмерных и более мелких особей. В исследованиях [28], показано, что в зимний период щука имеет четко выраженную суточную динамику активности – максимальную в дневной период, наименьшую в ночной, при этом старается избегать высоких скоростей по-

тока [29], концентрируясь в этот период времени, в том числе у дна и поверхности льда, где в результате трения скорости потока минимальны. Для сиговых рыб установлена [8] корреляция суточной динамики распределения по глубинам с интенсивностью освещения на поверхности водоема. В результате данного перераспределения снижается пресс хищников на представителей окуневых рыб, что позволяет им во всех горизонтах водной толщи русловой ямы распределиться более равномерно, это подтверждается и работами исследователей [30,31], в результате которых установлено, что высокоактивные особи конспецифичных видов проявляют более высокую выживаемость, конечные размеры и темп роста в сравнении проявляющими малую активность или ее отсутствие. Таким образом, различные животные, в т. ч. и рыбы [1,2,11,31] в дикой природе управляют приоритетами стратегии выживания между риском хищничества и эффективностью потребления пищи, модулируя свои ритмы суточной активности и демонстрируя их различные вариации.

Для налима в зимний период характерна малоподвижность, наибольшая активность отмечается зимой в сумеречный и ночной период, при этом его наибольшие передвижения связывают с началом нерестового сезона в январе-феврале [32]. Установлено [33], что укрытие в придонном горизонте водотока не является оптимальной стратегией, позволяющей избегать данного хищника в зимний период, этим также объясняется и повышенное перераспределение различных видов рыб в пелагическом и поверхностном горизонте русловой ямы в темное время суток.

Осетровые рыбы Обь-Иртышского бассейна, в частности стерлядь [34] в зимних условиях понижения температуры воды вплоть до 5 °С демонстрирует значительное уменьшение показателя критической скорости и коэффициента потребления кислорода. В свою очередь для сибирского осетра показано [35], что он является эффективным пловцом, но только при условиях высокого потребления кислорода и оптимальных температур воды, в связи этим в условиях выбора вертикального местообитания для данных видов будет предпочтительнее находится в зонах пониженных скоростей течения с минимальными затратами энергии и движений, т.е. возле дна, что и отмечается Д.С.Павловым [36] при изучении критических скоростей рыб. Таким образом, амплитуда перемещений в нераспознанной группе рыб в порядке убывания распределена следующим образом: налим, сибирский осетр, стерлядь.

Существенная суточная активность рыб установлена [13] в бореальных озерах в условиях наличия ледового покрытия значительными по длительности исследованиями – шестью 48-ми

часовыми наблюдениями. В результате выполненной работы установлено, что вертикальная суточная миграция в ответ на изменение уровня освещенности происходит на протяжении всего зимне-весеннего периода исследования [13]. Рыба была самой многочисленной в толще воды на закате и восходе солнца, при дневном свете большинство обнаруженных рыб были значительно ниже 10-метровой глубины, а их количество максимально в течение ночи, когда они регистрировались почти во всей толще воды, иногда в значительном количестве возле льда [13]. Описанная суточная картина вертикального перераспределения практически полностью повторяет наше исследование в водотоке – максимальное количество рыб наблюдается в темное время суток, по всей толще и в значительном количестве в поверхностном горизонте вблизи льда. В условиях отсутствия световых ориентиров полученные результаты подтверждают предположение, что суточная вертикальная миграция является генетически фиксированным поведенческим признаком, отражающим реакцию животных на уровень освещения и реализуемый посредством циркадного ритма.

Таким образом, в светлое время рыбы осваивают поверхностный горизонт в прибрежье, в темное – на стрежне, в пелагическом горизонте и менее выражено в придонном картина прямо противоположна: в светлое время рыбы отмечены на более значительных глубинах, в темное – установлено их перемещение на участки с несколько меньшими значениями глубин. Наибольшие плотности, а соответственно и численность рыб в светлое время отмечены в пелагическом и придонном горизонтах, в темное – в поверхностном. В темное время суток мирные рыбы концентрируются в поверхностном горизонте открытой части акватории ямы, где установлена заметно меньшая относительная доля хищных групп рыб – окуневых, сиговых-щучковых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В суточно-световом аспекте в сложной и неоднородной гидродинамической среде русловой ямы в условиях отсутствия световых ориентиров наблюдается значительная динамика численности рыб и их дифференцированное вертикальное перераспределение, связанное с циркадным ритмом и трофическо-оборонительным взаимодействием как размерных, так и экологических групп. В светлое время суток наиболее существенно осваивается пелагический и придонный горизонт, в темное время – поверхностный в открытой глубоководной части реки. Доминирующая часть карповых рыб после заката концентрируется в поверхностном горизонте глубинной части акватории с наименьшим от-

носителем числом окуневых, сиговых, щуковых рыб; таким образом, проявляется один из элементов оборонительного поведения – избегание мирными видами хищников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Mehner T. Diel vertical migration of freshwater fishes – proximate triggers, ultimate causes and research perspectives // *Freshwater Biology*. 2012. Vol. 57. PP. 1342–1359. doi:10.1111/j.1365-2427.2012.02811.x
- Mehner T., Busch S., Helland I.P., Emmrich M., Freyhof J. Temperature-related nocturnal vertical segregation of coexisting coregonids // *Ecology of Freshwater Fish*. 2010. Vol. 19. PP. 408–419. doi:10.1111/j.1600-0633.2010.00424.x
- Sajdlóvá Z., Frouzová J., Draštík V., Jůza T., Peterka J., Prchalová M., Říha M., Vašek M., Kubečka J., Čech M. Are diel vertical migrations of European perch (*Perca fluviatilis* L.) early juveniles under direct control of light intensity? Evidence from a large field experiment // *Freshwater Biology*. 2018 Vol. 00. PP. 1–10. <https://doi.org/10.1111/fwb.13085>
- Gilbert J.J., Hampton S.E. Diel vertical migrations of zooplankton in a shallow, fishless pond: a possible avoidance-response cascade induced by notonectids // *Freshwater Biology*. 2001. Vol. 46. PP. 611–621. doi:10.1046/j.1365-2427.2001.00697.x
- Hansen A.G., Beauchamp D.A. Latitudinal and photic effects on diel foraging and predation risk in freshwater pelagic ecosystems // *Journal of Animal ecology*. 2015. Vol. 84. PP. 532–544. DOI:10.1111/1365-2656.12295
- Kahilainen K.K., Malinen T., Lehtonen H. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake // *Ecology of Freshwater Fish*. 2009. Vol. 18. PP. 481–490. doi:10.1111/j.1600-0633.2009.00363.x
- Modenutti B.E., Wolinski L., Souza M.S., Balseiro E.G. When eating a prey is risky: Implications for predator diel vertical migration // *Limnology and Oceanography*. 2018. Vol. 63. PP. 939–950. doi:10.1002/lno.10681
- Busch S., Mehner T. Hydroacoustic Estimates of Fish Population Depths and Densities at Increasingly Longer Time Scales // *International Review of Hydrobiology*. 2009. Vol. 94. PP. 91–102. doi:10.1002/iroh.200811092
- Goetz F.W., Jasonowicz A.J., Roberts S.B. What goes up must come down: Diel vertical migration in the deep-water sablefish (*Anoplopoma fimbria*) revealed by pop-up satellite archival tags // *Fish Oceanography*. 2018. Vol. 27. PP. 127–142. <https://doi.org/10.1111/fog.12239>
- Mehner T., Busch S., Helland I.P., Emmrich M., Freyhof J. Temperature-related nocturnal vertical segregation of coexisting coregonids // *Ecology of Freshwater Fish*. 2010. Vol. 19. PP. 408–419. doi:10.1111/j.1600-0633.2010.00424.x
- Williamson C.E., Fischer J.M., Bollens S.M., Overholt E.P., Breckenridge J.K. Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm // *Limnology and Oceanography*. 2011. Vol. 56. PP. 1603–1623.
- Kessler K. Distribution of *Daphnia* in a trade-off between food and temperature: individual habitat choice and time allocation // *Freshwater Biology*. 2004. Vol. 49. PP. 1220–1229. doi:10.1111/j.1365-2427.2004.01260.x
- Jurvelius J., Marjomäki T.J. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference? // *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53. PP. 2287–2294. doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x
- Hansen A.G., Beauchamp D.A. Latitudinal and photic effects on diel foraging and predation risk in freshwater pelagic ecosystems // *Journal of Animal ecology*. 2015. Vol. 84. PP. 532–544. DOI:10.1111/1365-2656.12295
- Linnansaari T., Cunjak R.A., Newbury R. Winter behaviour of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. in experimental stream channels: effect of substratum size and full ice cover on spatial distribution and activity pattern // *Journal of Fish Biology*. 2008. Vol. 72. PP. 2518–2533. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.01857.x
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. Руководство по проведению гидроакустических съёмки. М.: ВНИРО, 1984. 1124 с.
- Borisenko E.S., Degtev A.I., Mochev A.D., Pavlov D.S. Hydroacoustic Characteristics of Mass Fishes of the Ob-Irtys Basin are investigated // *Journal of Ichthyology*. 2006. Vol. 46 (2). PP. 227–234
- Mochev A.D., Borisenko E.S., Budaev S.V., Pavlov D.S. Summer and autumn distribution of fish in lake Glubokoe // *Journal of Ichthyology*. 2015. Vol. 55. № 3. PP. 355–362.
- Blanckaert K. Saturation of curvature-induced secondary flow, energy losses, and turbulence in sharp open-channel bends: Laboratory experiments, analysis, and modeling // *Journal of Geophysical Research*. 2009. Vol. 114. PP. 1–23. doi:10.1029/2008JF001137.
- Vermeulen B., Hoitink A.J.F., Berkum van S.W., Hidayat H. 2014 Sharp bends associated with deep scours in a tropical river: The river Mahakam (East Kalimantan, Indonesia) // *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*. Vol. 119. PP. 1441–1454, doi:10.1002/2013JF002923.
- Skov C., Brodersen J., Nilsson P.A., Hansson L.-A., Brönmark C. Inter- and size-specific patterns of fish seasonal migration between a shallow lake and its streams // *Ecology of Freshwater Fish*. 2008. Vol. 17. PP. 406–415. doi:10.1111/j.1600-0633.2008.00291.x
- Heermann L., Eriksson L.-O., Magnhagen C., Borcherdting J. Size-dependent energy storage and winter mortality of perch // *Ecology of Freshwater Fish*. 2009. Vol. 18. PP. 560–571. doi:10.1111/j.1600-0633.2009.00371.x
- Jacobsen L., Berg S., Broberg M., Jepsen N., Skov C. Activity and food choice of piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) in a eutrophic shallow lake: a radio-telemetry study // *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47. PP. 2370–2379. doi:10.1046/j.1365-2427.2002.01005.x
- Einfalt L.M., Grace E.J., Wahl D.H. Effects of simulated light intensity, habitat complexity and forage type on predator-prey interactions in walleye *Sander vitreus* // *Ecology of Freshwater Fish*. 2012. Vol. 21. PP. 560–569. doi:10.1111/j.1600-0633.2012.00576.x
- Gregory J.S., Griffith J.S. Aggressive behaviour of

- underyearling rainbow trout in simulated winter concealment habitat // *Journal of Fish Biology*. 1996. Vol. 49. PP. 237–245. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb00020.x
26. Borchering J., Beeck P., DeAngelis D.L., Scharf W.R. Match or mismatch: the influence of phenology on size-dependent life history and divergence in population structure // *Journal of Animal Ecology*. 2010. Vol. 79. PP. 1101–1112. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01704.x
 27. Byström P., Persson L., Wahlström E. Competing predators and prey: juvenile bottlenecks in whole-lake experiments // *Ecology*. 1998. Vol. 79. PP. 2153–2167. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[2153:CPAPJB]2.0.CO;2
 28. Baktoft H., Aarestrup K., Berg S., Boel M., Jacobsen L., Jepsen N., Koed A., Svendsen J. C., Skov C. Seasonal and diel effects on the activity of northern pike studied by high-resolution positional telemetry // *Ecology of Freshwater Fish*. 2012. Vol. 21. PP. 386–394. doi:10.1111/j.1600-0633.2012.00558.x
 29. Pauwels I.S., Goethals P.L.M., Coeck J., Mouton A.M. Movement patterns of adult pike (*Esox lucius* L.) in a Belgian lowland river // *Ecology of Freshwater Fish*. 2014. Vol. 23. PP. 373–382. doi:10.1111/eff.12090
 30. Nyqvist M.J., Cucherousset J., Gozlan R.E., Britton J.R. Relationships between individual movement, trophic position and growth of juvenile pike (*Esox lucius*) // *Ecology of Freshwater Fish*. 2018. Vol. 27. PP. 398–407. <https://doi.org/10.1111/eff.12355>
 31. Závorka L., Aldvén D., Näslund J., Höjesjö J., Johnsson, I. Jörgen. Inactive trout come out at night: behavioral variation, circadian activity, and fitness in the wild // *Ecology*. 2016. Vol. 97. PP. 2223–2231. doi:10.1002/ecy.1475
 32. Bergersen E.P., Cook, M.F., Baldes, R.J. Winter movements of burbot (*Lota lota*) during an extreme drawdown in Bull Lake, Wyoming, USA // *Ecology of Freshwater Fish*. 1993. Vol. 2. PP. 141–145. doi:10.1111/j.1600-0633.1993.tb00094.x
 33. Enefalk Å., Watz J., Greenberg L., Bergman E. Winter sheltering by juvenile brown trout (*Salmo trutta*) – effects of stream wood and an instream ectothermic predator // *Freshwater Biology*. 2017. Vol. 62. PP. 111–118. doi:10.1111/fwb.12854
 34. Mandal P., Cai L., Tu Z., Johnson D., Huang Y. Effects of acute temperature change on the metabolism and swimming ability of juvenile sterlet sturgeon (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus 1758) // *Journal of Applied Ichthyology*. 2016. Vol. 32. PP. 267–271. doi:10.1111/jai.13033
 35. Cai L., Johnson D., Mandal P., Gan M., Yuan X., Tu, Z., Huang Y. Effect of Exhaustive Exercise on the Swimming Capability and Metabolism of Juvenile Siberian Sturgeon // *Transactions of the American Fisheries Society*. 2015. Vol. 144. PP. 532–538. doi:10.1080/00028487.2015.1007163
 36. Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.

FISH DISTRIBUTION IN THE RIVERBED DEPRESSION UNDER ICE COVER

© 2018 A.A. Chemagin

Tobolsk Complex Scientific Station UrB RAS

The work was carrying out in the water area of the Gornoslinskaya riverbed depression of the Lower Irtysh in winter using a computerized hydroacoustic complex. Hydroacoustic surveying is performing during the daytime with “high” sun and in the evening in with dark. It has been establishing that fish of different ecological and size groups in the water area of the riverbed depression in the diurnal-light aspect demonstrate statistically reliable dynamics of density, the degree of development of water column horizons. The density of fish along the horizons of the water column (surface, pelagic, bottom) in the light and dark hours was 18, 105, 61 and 1378, 368, 411 ind / ha, respectively. During the daytime, fish develop bottom and pelagic horizons with smaller depths, closer to the shores, and in the dark - are most intensively distributing in the surface horizon, in the pelagic and bottom in the middle deeper part of the riverbed depression. The vertical distribution of taxonomic and size groups of fish within a single phase of the day and in the diurnal-light dynamics reflects the defensive behavior of peaceful and predatory fish species - avoiding the risk of predation and cannibalism. The cyprinids are distributing in the horizons with a smaller relative number of groups of percids and coregonids-esocids fish, percids are characterized by differentiation according to the dimensional feature. Establishing statistically significant difference in the fish's choice of vertical horizons of the water column and their bathymetric characteristics (depths), depending on the light phase of the day. Vertical migration of fish in the absence of light landmarks shows a genetically fixed reaction of animals to the level of illumination realized through the circadian rhythm. *Keywords:* vertical migration, winter migrations of fish, riverbed depression, Ob-Irtysh basin, avoidance of risk of predation, dynamics of winter aggregations of fish, circadian rhythm

Andrey Chemagin, Cand. Sc. (Biology), Senior Researcher,
Group of Ecology of Hydrobionts of Department of
Ecological Researches. E-mail: ChemaginAA@yandex.ru