

УДК 597.2/.5

doi: 10.17223/19988591/40/13

**А.А. Чемагин**

*Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск, Россия*

## **Особенности летнего распределения рыб в акватории Горнослинкинской зимовальной русловой ямы р. Иртыш**

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).

*Показаны особенности вертикального распределения рыб на р. Иртыше в акватории Горнослинкинской зимовальной русловой ямы (Уватский район Тюменской области). Рассмотрены 4 условных горизонта водной толщи: поверхностно-пелагический (<10 м), 1-й пелагический (10–20 м), 2-й пелагический (20–30 м), придонно-пелагический (>30 м). Исследование выполнено на основе современной гидроакустической методики (PanCor) с борта маломерного судна; обработка полученных данных производилась с помощью специального программного обеспечения. Установлена статистически значимая корреляционная (высокая и заметная) связь между распределением рыб одних семейств в сопредельных слоях водной толщи ямы и распределением рыб различных семейств. Поверхностно-пелагический горизонт наиболее интенсивно осваивается карповыми рыбами всех размеров, 1-й пелагический горизонт – окуневыми, сиговыми и группой нераспознанных рыб. При рассмотрении каждого горизонта отмечена закономерность: снижение доли карповых и увеличение доли сиговых и окуневых рыб от поверхности ко дну. При анализе численности рыб установлено, что для карповых происходит уменьшение численности в направлении от поверхности ко дну, для окуневых, сиговых и группы нераспознанных рыб снижение численности происходит от 1-го пелагического горизонта в сторону поверхности, а затем ко дну. Различия в вертикальном распределении отмечены для рыб различных размеров и различных семейств.*

**Ключевые слова:** водоток; вертикальное распределение; горизонтальное распределение; корреляционная связь распределения; окно антихищничества; зимовальная яма.

### **Введение**

Водные организмы, в том числе рыбы, значительную часть своего жизненного цикла проводят в зонах оптимального предела воздействия таких факторов, как кормовой ресурс, гидродинамические условия и др. Такое распределение дает им явное преимущество с точки зрения роста и энергетических затрат. Преимущества такой стратегии поведения описаны в ра-

ботах [1–2]; материалы по изучению влияния турбулентных потоков рек и средних избираемых температур на наличие кормовых объектов представлены в [3]. Отмечается, что терморегуляционно-пищевое поведение проявляется в наиболее стратифицированных водоемах, где водообмен замедленный либо полностью отсутствует, а это, как правило, озера [3].

Вертикальное распределение рыб различных семейств сходно с описанием модели распределения животных в гетерогенных местообитаниях («Ideal Free Distribution (IFD) with Costs») [4–5] и зависит и от биотических (доступность пищи, конкуренция) [6], и от абиотических факторов (скорость течения) [7]. Мигрировать мирных рыб заставляют хищники, а не изменение температурного фактора. Такой факт отмечен в исследованиях различных групп гидробионтов; сигналы хищников вызывают реакцию избегания у жертв [8–12].

Все исследования вертикального и горизонтального распределения рыб различных семейств выполнялись чаще на озерах. Участки рек со значительными глубинами (зимовальные ямы) являются естественными концентраторами рыб в зимний период. Особенности распределения рыб на таких участках в летний период – вопрос малоизученный. Актуальными в настоящее время являются также такие вопросы, как функционирование русловых ям в период открытой воды, отношения рыб в системе хищник – жертва (окуневые – карповые, сивовые – карповые, сивовые – окуневые), наличие зависимостей горизонтального и вертикального распределения рыб различных семейств на речных участках и их величины.

Во многом питание как мирных, так и хищных видов рыб (захват пищи, ориентация в пространстве) определяется степенью освещенности [13]; ориентация на жертву или хищника может происходить за счет зрения и обоняния [14–15]. Освещенность значительно изменяется в зависимости от глубины водоема. При возрастании глубины снижается вероятность визуального обнаружения жертвы. Зависимость вертикального распределения гидробионтов [16] от освещенности получила название «anti-predation window» (окно антихищничества). Уход в различные слои водной толщи имеет и сезонную динамику [17], которая объясняется избеганием рыбацких птиц, при этом максимальная активность рыб фиксируется в сумеречные периоды [18–20].

Цель работы – выявить закономерности вертикального и горизонтального распределения рыб в русловой зимовальной яме на р. Иртыш в период открытой воды.

### Материалы и методики исследований

Исследования выполнены в летний период (26 июня 2015 г.) на Горнослинкинской русловой зимовальной яме р. Иртыш (533–536-й км от устья), на территории Уватского района Тюменской области (координаты: 58°43'35,58"N, 68°41'45,75"E).

Максимальная глубина ямы более 41 м, ширина русла в этот период превышала 500 м. Площадь этого водного объекта в весенне-летний период превышает 150 га.

Для определения средней плотности рыб с восстановлением размерного состава использовали гидроакустический программно-технический комплекс PanCog (ООО «Промгидроакустика») с вертикальным обзором методом двойного луча, рабочими частотами 50 kHz и 200 kHz и встроенным аналогово-цифровым преобразователем эхосигнала. Методика работы с комплексом PanCog предусматривает проведение гидроакустических съемок с движущихся плавсредств. Гидроакустическая съемка распределения рыб в исследуемой акватории осуществлялась с моторной лодки при движении галсами согласно общепринятым методикам [21].

На основании измеренных в процессе гидроакустических съемок значений силы цели TS (дБ) *in situ* можно определить длину тела рыб, используя известные уравнения регрессий. Ранее эти уравнения были получены для наиболее массовых видов рыб Нижнего Иртыша из семейств карповых, окуневых и сиговых [22].

Для контроля видового состава и биологического состояния рыб применяли лов контрольными ставными и плавными сетями (размер ячеи 14, 25, 35, 45, 55, 65 мм, длина сети 35–75 м). Статистическая обработка данных производилась в программе StatSoft STATISTICA 10. Проверка показала, что значения плотности распределения рыб различных семейств не являются нормально распределенными данными, хотя при  $n > 100$ , критерий Шапиро–Уилка всегда  $p \leq 0,05$ . При дальнейшем анализе данных использовали непараметрические показатели. Оценку степени статистической значимости различий распределения рыб по уровням водной толщи выполняли с помощью критерия знаков.

Для удобства анализа распределения рыб в акватории ямы на больших глубинах (более 40 м) выполнено условное разделение водной толщи на 4 горизонта: поверхностно-пелагический (<10 м), 2 пелагических (10–20, 20–30 м) и придонно-пелагический (>30 м).

В связи с тем, что распределение рыб различных семейств зависит от характера питания, наличия кормовых объектов, отношений в системе хищник – жертва, для оценки величины и силы корреляции распределения использовали коэффициент Спирмена для 2 зависимых показателей. Величину корреляции оценивали по следующей шкале: слабая (0,1–0,3), умеренная (0,3–0,5), заметная (0,5–0,7), высокая (0,7–0,9), очень высокая (0,9–1).

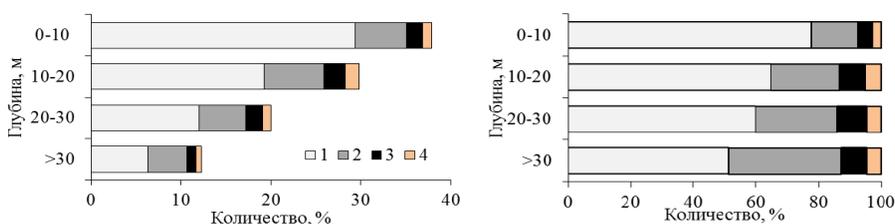
Для достижения цели работы определены следующие задачи: изучить распределение рыб, относящихся к различным семействам (карповые, окуневые, сиговые), в акватории Горнослинкинской зимовальной русловой ямы; рассчитать корреляции распределения рыб различных таксономических групп, распределение размерных рядов и семейств рыб по горизонтам водной толщи в летний период.

### Результаты исследования

Водная экосистема р. Иртыш играет важную роль в формировании водных биологических ресурсов, в первую очередь рыбных всего Обь-Иртышского бассейна.

По данным контрольного лова в районе наших исследований рыбное население представлено характерными видами для Нижнего Иртыша: стерлядь (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758); 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). По данным проведенного дистанционного эхометрического зондирования, основная часть рыбного населения на исследованных водотоках представлена карповыми (Cyprinidae) – 66,96%, доля окуневых (Percidae) – 21,95%, сиговых (Coregonidae), доля нераспознанных (осетровые, налимовые, щуковые), всегда составляла менее 10% от зарегистрированной совокупности рыб.

Установлено, что в распределении представителей семейств окуневых и сиговых, которые в районе наших исследований представлены только хищными видами, обнаружена интересная закономерность. На глубине от поверхности до горизонтов 20–30 м возрастала доля окуневых – с 15,07 до 35,89%, доля сиговых – с 4,6 до 9,26%. На глубине более 30 м доля сигов оставалась примерно такой же – 8,09% (рис. 1).



**Рис. 1.** Процентное распределение зарегистрированных групп рыб (слева) и их общего числа (справа) по горизонтам водной толщи Горнослинkinsкой зимовальной русловой ямы по результатам гидроакустической съемки, 23.06.2015 г. (1 – карповые, 2 – окуневые, 3 – сиговые, 4 – нераспознанные)  
**[Fig. 1.** Percentage ratio of registered fish groups (left) and their total number, (right) along the horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression according to the results of hydroacoustic survey of the Irtysh river, June 23, 2015 (1 – Cyprinidae, 2 – Percidae, 3 – Coregonidae, 4 – Not identified)  
 On the X-axis - Percentage ratio of registered fish groups; on the Y-axis - Horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression]

*Распределение таксономических и размерных групп рыб по горизонтам водной толщи.* По всей водной толще исследуемой акватории доминировали карповые: на глубине менее 10 м – 77,64%, 10–20 м – 64,70%, 20–30 м – 59,77%, на глубине более 30 м их доля минимальная – 51,31% (см. рис. 1).

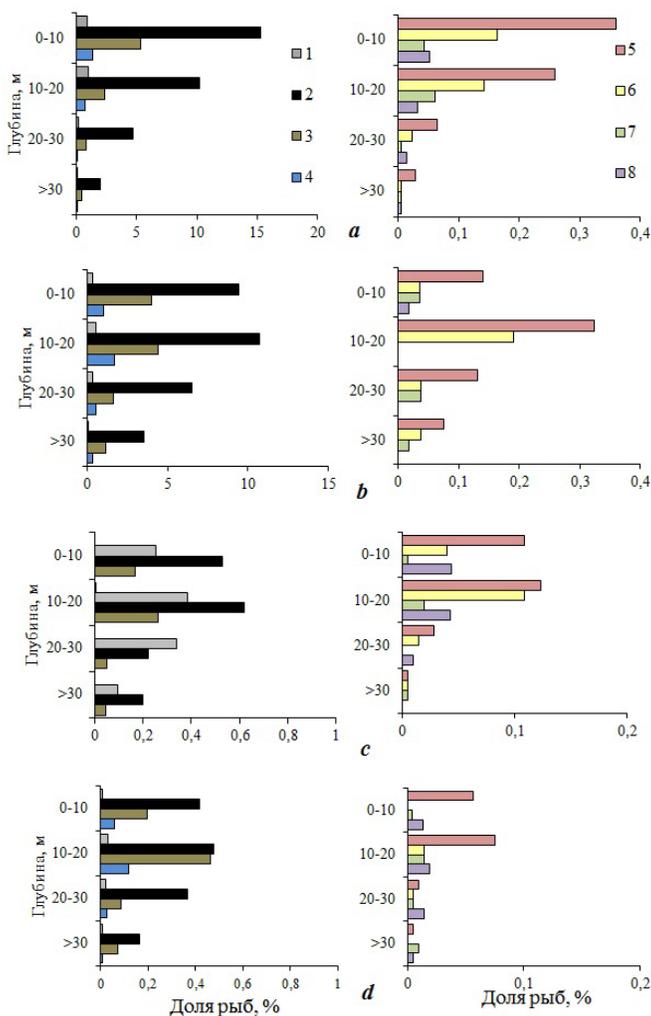
*Карповые.* Из карповых видов в поверхностно-пелагическом слое водной толщи доминировала молодь размером от 5 до 15 см, ее доля в общей совокупности зарегистрированных рыб составляла 20,63%, доля ранней молоди (менее 5 см) в открытой части акватории ямы рассматриваемого горизонта составляла 0,91%. Из представителей этого семейства здесь отмечены наибольшие доли рыб остальных размерных рядов, за исключением особей, имеющих длину тела 30–35 см, их доля составляла 0,16% (рис. 2)

В 1-м пелагическом слое водной толщи и в остальных также отмечено преобладание молоди (5–15 см) карповых, причем их численность снижалась в направлении к придонно-пелагическому горизонту. Таким распределением в поверхностно-пелагическом и 1-м пелагическом слоях не характеризовался размерный ряд карповых рыб, имеющих длину тела 30–35 см; максимальная их доля по горизонтам отмечена в 1-м пелагическом слое – 0,14%. При рассмотрении водной толщи от поверхности ко дну наблюдалось убывание доли карповых по горизонтам. Различия распределения карповых рыб всегда статистически значимы ( $p < 0,05$  и  $p < 0,001$ ), за исключением сравнения поверхностно-пелагического и верхнего пелагического горизонтов ( $p = 0,10$ ).

*Окуневые.* Для абсолютного большинства размерных рядов окуневых максимальными величинами распределения, включая и раннюю молодь (длина тела менее 5 см), характеризовался 1-й пелагический слой, в отличие от карповых. Полное отсутствие здесь отмечено для самых крупных рыб этого семейства (30 см и более). Самые крупные особи, длина тела которых превышает 35 см, зарегистрированы только в поверхностно-пелагическом горизонте, их доля составила 0,03%. Анализ распределения окуневых по горизонтам водной толщи от поверхности ко дну показал, что максимальная доля (а значит, и численность) этих рыб отмечена в 1-м пелагическом горизонте.

Несколько меньшее их число наблюдали в поверхностно-пелагическом горизонте, дальнейшее уменьшение числа этих рыб происходит во 2-м пелагическом и придонно-пелагическом горизонтах исследуемой акватории. Самые молодые особи (длина менее 5 см) зарегистрированы также по всей толще. Различия распределения окуневых рыб на глубинах статистически значимы ( $p < 0,05$  и  $p < 0,001$ ), за исключением сравнения поверхностно-пелагического с верхним пелагическим ( $p = 0,59$ ), придонно-пелагическим ( $p = 0,06$ ), 1-го пелагического – с придонно-пелагическим ( $p = 0,10$ ) горизонтами.

*Сиговые.* Для сиговых (нельма) доминирование численности всех рыб – от молоди до крупноразмерных особей – отмечено для 1-го пелагического слоя, рыбы, длина тела которых более 35 см, одинаково распределены между данным горизонтом и поверхностно-пелагическим.



**Рис. 2.** Процентное распределение размерных групп от общего числа зарегистрированных рыб по горизонтам водной толщи Горнослинkinской зимовальной русловой ямы по результатам гидроакустической съемки, 23.06.2015 г. (*a* – карповые; *b* – окуневые; *c* – сиговые; *d* – нераспознанные). Размерные ряды рыб, см: 1 – <5; 2 – 5–10; 3 – 10–15; 4 – 15–20; 5 – 20–25; 6 – 25–30; 7 – 30–35; 8 – >35

**Fig. 2.** The percentage of size groups of the total number of registered fish along the horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression according to the results of the hydroacoustic survey of the Irtysh river, June 23, 2015 (*a* - Cyprinidae, *b* - Percidae, *c* - Coregonidae, *d* - Not identified) The size groups of fish, cm: 1 - <5; 2 - 5-10; 3 - 10-15; 4 - 15-20; 5 - 20-25; 6 - 25-30; 7 - 30-35; 8 - >35.

On the X-axis - Percentage ratio of size groups of fish; on the Y-axis - Horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression]

Преобладают разновозрастные молодые особи длиной менее 15 см. Особи длиной 30–35 см не зарегистрированы только во 2-м пелагическом го-

ризонте, а длиной более 35 см – в придонно-пелагическом. Молодь длиной менее 5 см зарегистрирована только во 2-м пелагическом горизонте. Общая закономерность распределения по горизонтам схожа с таковой как у окуневых рыб. Статистическая значимость различий распределения ( $p < 0,05$  и  $p < 0,001$ ) по горизонтам отмечена для всех возможных сравнений, за исключением поверхностно-пелагического и 1-го пелагического слоев ( $p = 0,63$ ) водной толщи ямы.

*Нераспознанные рыбы.* Распределение рыб различной длины тела, включая молодь длиной менее 5 см, по горизонтам схоже с распределением окуневых и сиговых рыб: наибольшая доля и, соответственно, численность зарегистрированы в 1-пелагическом слое. Здесь отмечена также концентрация особей длиной 25–30 см, которые полностью отсутствовали в поверхностно-пелагическом и придонно-пелагическом горизонтах водной толщи.

Молодь, длина тела которой менее 5 см, представлена по всем слоям, ее распределение характеризовалось также уменьшением численности в поверхностно-пелагическом слое и в направлении к придонно-пелагическому горизонту. Статистическая значимость отличия распределения ( $p < 0,05$  и  $p < 0,001$ ) по горизонтам отмечена также для всех возможных сравнений за исключением поверхностно-пелагического и 1-го пелагического слоев ( $p = 0,56$ ).

Общая численность рыб закономерно снижалась от поверхности ко дну: поверхностно-пелагический горизонт – 1 191,21 тыс. экз., 1-й пелагический – 936,93 тыс. экз., 2-й пелагический – 631,37 тыс. экз., придонно-пелагический – 386,29 тыс. экз. (табл. 1), что составило 37,87; 29,78; 20,07; 12,28% соответственно.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Численность различных семейств рыб в горизонтах водной толщи  
Горносlinkинской зимовальной русловой ямы по результатам  
гидроакустической съемки**  
[Number of fish of different families along the horizons of the water  
column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression]

Глубина, м [Depth, m]	Численность, тыс. экз. [Number, thous.]				Всего по горизонту [Total along the horizon]
	Cyprinidae	Percidae	Coregonidae	Not identified	
>30	198,2	138,63	31,26	18,2	386,29
20–30	377,34	165,64	58,49	29,9	631,37
10–20	606,24	207,46	74,84	48,39	936,93
0–10	924,87	179,51	54,85	31,98	1 191,21
Итого [Total]	2106,65	691,24	219,44	128,47	3145,8

Рассмотрение группировки нераспознанных рыб показало, что максимальная их численность 48,39 тыс. экз. (2,38%) (см. табл. 1, рис. 1) зарегистри-

стрирована в 1-м пелагическом слое (10–20 м); в направлении от этого горизонта происходило снижение их численности как в сторону поверхности воды – 31,98 тыс. экз. (1,02%), так и в сторону дна – до 18,2 тыс. экз. (0,58%) (см. рис. 1, табл. 1).

В поверхностно-пелагическом слое (менее 10 м) по данным контрольного лова ставными и плавными сетями соотношение доли щуковых, осетровых и налимовых рыб составляет 64; 20; 16% соответственно, в пелагических слоях – 3; 87; 10%. При этом доля нераспознанных рыб в каждом из горизонтов водной толщи находилась на одном уровне: от глубин 10–20 м и до самого дна (более 30 м) ее величина составляла 4,71–5,16%, только в поверхностно-пелагическом слое ее значение уменьшилось почти в 2 раза – до 2,68% (см. рис. 1).

С целью определения особенностей распределения различных таксономических групп рыб (по плотности скоплений, экз/га) в горизонтальном и вертикальном аспектах по горизонтам водной толщи рассчитан коэффициент ранговой корреляции двух зависимых показателей Спирмена. В поверхностно-пелагическом слое (<10 м) между распределением плотности скоплений карповых и окуневых, сиговых рыб установлена положительная высокая коррелятивная связь ( $R_s = 0,72$ ,  $p < 0,05$ ), при сравнении карповых и нераспознанных видов отмечена заметная положительная корреляция меньшей степени ( $R_s = 0,59$ ). При исследовании связи между распределением карповых видов этого водного горизонта с распределением карповых, окуневых в 1-м пелагическом слое (10–20 м), нераспознанных – в придонно-пелагическом (>30 м), установлено, что связь слабая ( $R_s = 0,27$ ,  $R_s = 0,22$ ,  $R_s = 0,22$ ), но статистически значимая ( $p < 0,05$ ). В сравнении с распределением сиговых, нераспознанных видов на глубинах 10–20 м, сиговых придонно-пелагического слоя (>30 м) коррелятивная связь умеренная ( $R_s = 0,36$ ,  $R_s = 0,43$ ,  $R_s = 0,45$ ). Заметная статистически значимая ( $p < 0,05$ ) корреляция отмечена при исследовании связи с распределением карповых, окуневых, сиговых рыб на глубине 20–30 м ( $R_s = 0,50$ ,  $R_s = 0,52$ ,  $R_s = 0,55$ ) окуневыми из нижнего (придонно-пелагического) водного горизонта ( $R_s = 0,51$ ) (табл. 2).

Исследование распределения карповых в 1-м пелагическом слое с применением коэффициента корреляции Спирмена показало наличие высокой связи с окуневыми и сиговыми рыбами, заметной связи – с нераспознанными видами этого горизонта ( $R_s = 0,71$ ,  $R_s = 0,75$ ,  $R_s = 0,67$ , при  $p < 0,05$ ).

Умеренная коррелятивная связь отмечена при сравнении распределения карповых, окуневых, нераспознанных видов 2-го пелагического слоя на глубине 20–30 м ( $R_s = 0,35$ ,  $R_s = 0,41$ ,  $R_s = 0,33$  при  $p < 0,05$ ) с карповыми, сиговыми из придонно-пелагического горизонта водной толщи ( $R_s = 0,45$ ,  $R_s = 0,30$  при  $p < 0,05$ ). Слабая связь отмечена в случае сравнения с распределением карповых, сиговых верхнего горизонта ( $R_s = 0,27$ ,  $R_s = 0,22$  при  $p < 0,05$ ), сиговых 2-го пелагического и придонно-пелагического слоев ( $R_s = 0,22$ ,  $R_s = 0,20$  при  $p < 0,05$ ) и нераспознанных рыб нижнего водного горизонта ( $R_s = 0,30$  при  $p < 0,05$ ).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Корреляционная связь плотностей распределения рыб различных таксономических групп по горизонтам водной толщи Горнослинкинской зимовальной русловой ямы (коэффициент Спирмена для двух зависимых показателей)**  
**[Correlation of fish distribution densities of different taxonomic groups along the horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression (Spearman's index for 2 dependent indicators)]**

Переменные (зарегистрированные группы рыб)* [Variables (Registered groups of fish)*]	Ранговые корреляции Спирмена [Spearman's rank correlation]							
	CPR 1	PRC 1	CRG 1	N/I 1	CPR 2	PRC 2	CRG 2	N/I 2
CPR 1	1,00	<b>0,72</b>	<b>0,72</b>	<b>0,59</b>	<b>0,27</b>	<b>0,20</b>	<b>0,36</b>	<b>0,43</b>
PRC 1		1,00	<b>0,62</b>	<b>0,62</b>	0,17	<b>0,27</b>	<b>0,36</b>	<b>0,33</b>
CRG 1			1,00	<b>0,54</b>	<b>0,22</b>	<b>0,24</b>	<b>0,30</b>	<b>0,39</b>
N/I 1				1,00	0,06	0,14	0,11	<b>0,23</b>
CPR 2					1,00	<b>0,71</b>	<b>0,75</b>	<b>0,67</b>
PRC 2						1,00	<b>0,72</b>	<b>0,57</b>
CRG 2							1,00	<b>0,65</b>
N/I 2								1,00
CPR 3	<b>0,50</b>	<b>0,38</b>	<b>0,51</b>	<b>0,25</b>	<b>0,35</b>	<b>0,30</b>	<b>0,49</b>	<b>0,39</b>
PRC 3	<b>0,52</b>	<b>0,42</b>	<b>0,51</b>	<b>0,28</b>	<b>0,41</b>	<b>0,44</b>	<b>0,58</b>	<b>0,36</b>
CRG 3	<b>0,55</b>	<b>0,46</b>	<b>0,55</b>	<b>0,26</b>	<b>0,22</b>	0,19	<b>0,40</b>	<b>0,29</b>
N/I 3	<b>0,38</b>	<b>0,31</b>	<b>0,30</b>	<b>0,31</b>	<b>0,33</b>	<b>0,36</b>	<b>0,45</b>	<b>0,29</b>
CPR 4	0,16	0,13	0,06	0,09	<b>0,45</b>	<b>0,48</b>	<b>0,53</b>	<b>0,33</b>
PRC 4	<b>0,51</b>	<b>0,46</b>	<b>0,51</b>	<b>0,32</b>	0,08	0,11	<b>0,27</b>	<b>0,28</b>
CRG 4	<b>0,45</b>	<b>0,37</b>	<b>0,45</b>	<b>0,33</b>	<b>0,20</b>	<b>0,29</b>	<b>0,32</b>	<b>0,28</b>
N/I 4	<b>0,22</b>	<b>0,24</b>	0,16	0,13	<b>0,30</b>	<b>0,35</b>	<b>0,50</b>	<b>0,31</b>
	CPR 3	PRC 3	CRG 3	N/I 3	CPR 4	PRC 4	CRG 4	N/I 4
CPR 3	1,00	<b>0,78</b>	<b>0,72</b>	<b>0,65</b>	<b>0,45</b>	<b>0,63</b>	<b>0,64</b>	<b>0,45</b>
PRC 3		1,00	<b>0,81</b>	<b>0,64</b>	<b>0,53</b>	<b>0,70</b>	<b>0,75</b>	<b>0,47</b>
CRG 3			1,00	<b>0,44</b>	<b>0,25</b>	<b>0,73</b>	<b>0,52</b>	<b>0,39</b>
N/I 3				1,00	<b>0,68</b>	<b>0,39</b>	<b>0,62</b>	<b>0,45</b>
CPR 4					1,00	0,19	<b>0,48</b>	<b>0,67</b>
PRC 4						1,00	<b>0,76</b>	<b>0,26</b>
CRG 4							1,00	<b>0,31</b>
N/I 4								1,00

*Примечание:* \* – Группы зарегистрированных рыб по горизонтам водной толщи: CPR 1 (карповые, <10 м), PRC 1 (окуневые, <10 м), CRG 1 (сиговые, <10 м), N/I 1 (нераспознанные, <10 м), CPR 2 (карповые, 10–20 м), PRC 2 (окуневые, 10–20 м), CRG 2 (сиговые, 10–20 м), N/I 2 (нераспознанные, 10–20 м), CPR 3 (карповые, 20–30 м), PRC 3 (окуневые, 20–30 м), CRG 3 (сиговые, 20–30 м), N/I 3 (нераспознанные, 20–30 м), CPR 4 (карповые, >30 м), PRC 4 (окуневые, >30 м), CRG 4 (сиговые, >30 м), N/I 4 (нераспознанные, >30 м). К нераспознанным видам рыб, по данным Э.С. Борисенко и соавт. [22], в бассейне Нижнего Иртыша относят рыб семейства осетровых, налимовых и шуковых, их идентификация по форме отраженного эхосигнала затруднена. Полужирным шрифтом отмечены величины критерия знаков на уровне  $p < 0,05$ .

[Note: \*Groups of registered fish along the horizons of the water column: CPR 1 (cyprinidae, <10 m), PRC 1 (percidae, <10 m), CRG 1 (coregonidae, <10 m), N/I 1 (not identified, <10 m), CPR 2 (cyprinidae, 10-20 m), PRC 2 (percidae, 10-20 m), CRG 2 (coregonidae, 10-20 m), N / I 2 (not identified, 10-20 m), CPR 3 (cyprinidae, 20-30 m), PRC 3 (percidae, 20-30 m), CRG 3 (coregonidae, 20-30 m), N/I 3 (not identified, 20-30 m), CPR 4 (cyprinidae, > 30 m), PRC 4 (percidae, > 30 m), CRG 4 (coregonidae, > 30 m), N / I 4 (not identified, > 30 m). Not identified fish species in the basin of the Lower Irtysh river, according to E.S. Borisenko and co-authors [22], include fish of the families Acipenceridae, Lotidae and Esocidae; their identification in the form of the reflected echo signal is difficult. The values of the sign criterion at the level of  $p < 0.05$  are in bold]

Исследование связи распределения карповых, сиговых рыб верхнего горизонта, нераспознанной группы 2-го пелагического слоя показало наличие статистически значимой заметной корреляции ( $R_s = 0,50$ ,  $R_s = 0,51$ ,  $R_s = 0,65$  при  $p < 0,05$ ).

Статистически значимая умеренная коррелятивная связь отмечена при сравнении с распределением всех зарегистрированных групп рыб 1-го пелагического горизонта: карповых, окуневых, сиговых и нераспознанных ( $R_s = 0,35$ ,  $R_s = 0,30$ ,  $R_s = 0,49$ ,  $R_s = 0,39$ , при  $p < 0,05$ ), окуневых верхнего горизонта ( $R_s = 0,38$ ,  $p < 0,05$ ), карповых, нераспознанных видов придонно-пелагического слоя ( $R_s = 0,45$ ,  $p < 0,05$ ).

Заметная величина корреляции коэффициента Спирмена выявлена между распределением карповых в придонно-пелагическом слое и сиговых 1-го пелагического горизонта ( $R_s = 0,53$ ,  $p < 0,05$ ), окуневых, нераспознанных 2-го пелагического ( $R_s = 0,53$ ,  $R_s = 0,68$ ,  $p < 0,05$ ), нераспознанных придонно-пелагического горизонтов водной толщи ( $R_s = 0,67$ ,  $p < 0,05$ ). Умеренная корреляция установлена при сравнении распределений карповых, окуневых и нераспознанных групп рыб 1-го пелагического слоя ( $R_s = 0,45$ ,  $R_s = 0,48$ ,  $R_s = 0,33$ ,  $p < 0,05$ ), сиговых придонного горизонта ( $R_s = 0,48$ ,  $p < 0,05$ ); слабая, но статистически значимая корреляция имеет место при анализе распределения сиговых рыб 2-го пелагического слоя ( $R_s = 0,25$ ,  $p < 0,05$ ).

Статистически значимая заметная связь отмечена при определении величины корреляции между распределением окуневых в поверхностно-пелагическом слое и сиговыми, нераспознанными группами рыб этого горизонта ( $R_s = 0,62$ ,  $p < 0,05$ ), умеренная – при сравнении с распределением сиговых, нераспознанных рыб 1-го пелагического слоя ( $R_s = 0,36$ ,  $R_s = 0,33$ ,  $p < 0,05$ ), окуневых, сиговых, нераспознанных 2-го пелагического горизонта ( $R_s = 0,42$ ,  $R_s = 0,46$ ,  $R_s = 0,31$ ,  $p < 0,05$ ).

Высокая степень корреляции установлена при анализе связи распределения окуневых и сиговых рыб в 1-м пелагическом горизонте ( $R_s = 0,72$ ,  $p < 0,05$ ), умеренная – при сравнении с нераспознанными видами рыб ( $R_s = 0,57$ ,  $p < 0,05$ ), окуневыми, нераспознанными рыбами 2-го пелагического слоя ( $R_s = 0,44$ ,  $R_s = 0,36$   $p < 0,05$ ). Анализ распределения окуневых рыб во 2-м пелагическом слое показал наличие статистически значимой высокой корреляции с распределением сиговых этого же горизонта ( $R_s = 0,81$ ,  $p < 0,05$ ), окуневых, сиговых – придонно-пелагического слоя ( $R_s = 0,70$ ,  $R_s = 0,75$ ,  $p < 0,05$ ). Заметная статистически значимая корреляция отмечена при анализе сиговых 1-го пелагического горизонта ( $R_s = 0,58$ ,  $p < 0,05$ ), нераспознанных видов 2-го пелагического слоя ( $R_s = 0,64$ ,  $p < 0,05$ ). Наличие умеренной коррелятивной связи выявлено при анализе нераспознанной группы рыб 1-го пелагического и придонно-пелагического горизонтов ( $R_s = 0,36$ ,  $R_s = 0,47$ ,  $p < 0,05$ ).

В результате исследования особенностей распределения окуневых рыб придонно-пелагического слоя водной толщи и карповых, сиговых групп

поверхностно-пелагического горизонта выявлена заметная статистически значимая корреляция ( $R_s = 0,51$ ,  $p < 0,05$ ). Высокая коррелятивная связь установлена при сравнении распределения сиговых во 2-м пелагическом и придонно-пелагическом горизонтах ( $R_s = 0,73$ ,  $R_s = 0,76$  при  $p < 0,05$ ). Умеренная корреляция отмечена при сравнении распределения окуневых, нераспознанных групп рыб поверхностно-пелагического слоя ( $R_s = 0,46$ ,  $R_s = 0,32$ ,  $p < 0,05$ ) и нераспознанных рыб 2-го пелагического слоя ( $R_s = 0,39$ ,  $p < 0,05$ ).

Анализ связи между распределением сиговых рыб поверхностно-пелагического слоя и группы нераспознанных рыб этого же горизонта с применением коэффициента Спирмена показал наличие заметной корреляции ( $R_s = 0,54$ ,  $p < 0,05$ ) при сравнении с группой сиговых, с группой нераспознанных рыб 1-го пелагического горизонта – умеренной корреляции ( $R_s = 0,30$ ,  $R_s = 0,39$ ,  $p < 0,05$ ). Заметная корреляция отмечена при сравнении распределения сиговых и нераспознанных рыб 1-го пелагического горизонта ( $R_s = 0,65$ ,  $p < 0,05$ ), сиговых этого же слоя водной толщи и нераспознанных рыб из придонно-пелагического горизонта ( $R_s = 0,50$ ,  $p < 0,05$ ), сиговых рыб придонно-пелагического слоя с сиговыми и нераспознанными группами рыб 2-го пелагического горизонта водной толщи ( $R_s = 0,52$ ,  $R_s = 0,62$ ,  $p < 0,05$ ). Умеренная корреляционная связь отмечена при сравнении распределения сиговых рыб придонно-пелагического слоя с нераспознанными рыбами этого же слоя ( $R_s = 0,31$ ,  $p < 0,05$ ), со всеми группами рыб поверхностно-пелагического горизонта – карповыми ( $R_s = 0,45$ ,  $p < 0,05$ ), окуневыми ( $R_s = 0,37$ ,  $p < 0,05$ ), сиговыми ( $R_s = 0,45$ ,  $p < 0,05$ ), нераспознанными ( $R_s = 0,33$ ,  $p < 0,05$ ), с сиговыми рыбами 1-го пелагического горизонта ( $R_s = 0,32$ ,  $p < 0,05$ ).

Анализ распределения сиговых рыб 2-го пелагического горизонта с таковым нераспознанных рыб 2-го пелагического и придонно-пелагического горизонтов показал наличие умеренной корреляционной связи ( $R_s = 0,44$ ,  $R_s = 0,39$ ,  $p < 0,05$ ).

Исследование корреляционных связей группы нераспознанных рыб из придонно-пелагического слоя выявило наличие умеренной связи с распределением карповых, окуневых, нераспознанных рыб 1-го пелагического слоя ( $R_s = 0,30$ ,  $R_s = 0,35$ ,  $R_s = 0,31$ ,  $p < 0,05$ ), нераспознанных рыб 2-го пелагического слоя ( $R_s = 0,45$ ,  $p < 0,05$ ). Во всех остальных случаях корреляция между различными группами зарегистрированных рыб либо слабая, либо полностью отсутствует, а большинство случаев заметной и высокой связи наблюдается в пределах одного горизонта либо сопряженных слоев водной толщи.

### Обсуждение результатов исследования

Вертикальное распределение является широко распространенной и известной моделью поведения различных гидробионтов [23]. Такую особен-

ность связывают с суточными циркадными ритмами [24], которые зависят от освещенности [25]. По данным [24], в зимнее время рыбы приближаются к поверхности льда менее чем на 2 м; по данным П.Дж. Моуса и соавт. [25], при высокой мутности воды и низкой освещенности рыбы концентрируются у поверхности, а при условии высокой прозрачности – уходят ко дну. В нашем же случае наибольшая численность рыб зарегистрирована в поверхностно-пелагическом горизонте (<10 м), здесь в большей степени солнечный свет проникает в водную толщу, закономерно снижая интенсивность в водных горизонтах по направлению от поверхности ко дну. В акватории самой ямы как части крупного водотока р. Иртыш происходят интенсивные турбулентные перемешивания воды, поскольку любой речной поток сам по себе является турбулентным. На поверхности ямы с участками наибольших глубин наблюдаются мощные восходящие потоки воды и воронки диаметром 1–2 м и более. Основная роль вертикального распределения рыб – избегание жертвами (мирные виды рыб, молодь рыб) пресса хищников (хищные виды рыб, взрослые особи, перешедшие на хищничество), которые находят свою добычу визуально [23].

В летний период для карповых рыб установлено [26] преимущественное распределение в приповерхностном горизонте пелагиали и прибрежных биотопах, для сиговых – в глубинных горизонтах. Показано [27], что вертикальное разделение окуня и ерша, окуня и плотвы позволяет снизить меж- и внутривидовую конкуренцию этих рыб. Кроме того, такое распределение позволяет разновозрастным особям окуня максимально снизить конкуренцию и в дальнейшем перейти на более активный рост и хищничество [27]. Стратегия повышения выживаемости молоди карповых рыб описана в [28]. Показано, что молодь, избегая крупных хищников, старается концентрироваться в литоральной зоне водоема, где испытывает повышенный гидродинамический волновой стресс, который можно снизить при локализации в сублиторали на глубинах до 5 м. Повышенное волновое воздействие при этом значительно тормозит соматический рост молоди. Такой стратегией оптимизируется выживаемость вида.

Молодь большинства видов рыб предпочитает более высокотемпературные участки водоема (приповерхностный слой, побережье) – так называемые «окна анти-хищничества», здесь наиболее активно происходит рост [29] и значительно выше выживаемость. Преимущественное вертикальное распределение рыб по определенным горизонтам водной толщи в большей степени необходимо для эффективных биоэнергетических трат [23] и выбора между оптимальным температурным режимом питания, роста или гаметогенеза [30]. Иногда значительное количество рыб регистрировали в светлое время суток в приповерхностном слое у льда; несмотря на критически низкое проникновение света, подобная схема вертикального распределения отмечается авторами в летний период [24]. В связи с критически малыми значениями проникновения света в водную толщу, включая приповерх-

ностный слой, в настоящее время такое перераспределение рыб авторы [31] предлагают считать генетически фиксированной поведенческой реакцией.

В работе других исследователей [3] при изучении пищевого поведения молоди речного окуня установлено, что данный вид на непродолжительное время при кормовой миграции может перемещаться в участки с температурой воды ниже своего оптимума. Такое поведение рыб наблюдается только при отсутствии корма в зонах температурного оптимума. Подобное проявление пищевого и терморегуляционного поведения для данного вида, по мнению исследователей, стимулирует более высокие темпы роста, чем если особи будут находиться значительное время вне зон своего температурного оптимума. Для различных видов рыб существует общий тип терморегуляционного поведения в условиях выбора температур [3], при этом распределение кормовых организмов влияет на среднее значение температур, избираемых рыбой, это подтверждено и более ранними исследованиями [32]. Чувство голода заставляет многих рыб менять свою локацию в зону температур ниже и выше оптимальных. Кормовые вертикальные перемещения из более холодных горизонтов в слои с более высокими температурами отмечены для окуневых, сиговых и лососевых рыб. На примере различных групп гидробионтов показано, что послойное распределение различных видов в водной среде является адаптацией к снижению напряженности межвидовых отношений в системе жертва–хищник и межвидовой конкуренции, которую можно охарактеризовать по степени схожести экологии видов, их питанию и размерам [33].

Установлено [34], что один вид рыб определенной возрастной группы с различными размерами тела проявляет различное преимущественное микробиотопическое распределение в пределах одного участка водоема: абсолютное большинство сеголеток избегали крутого склона прибрежья, а концентрировались у покатого участка дна. Особи минимальных размеров стремились на мелководье, а более крупные уходили на участки с большими глубинами. Такую дифференциацию связывают с изменением, во-первых рациона питания, во-вторых морфологии тела рыбы. Другие исследователи также показали изменение предпочтительных микробиотопов в суточной динамике одного вида [35]. Более значительные различия в выборе мест обитания установлены между видами и их возрастными группами [36].

В исследуемой акватории наиболее интенсивное освоение по абсолютной численности рыб характерно для поверхностно-пелагического горизонта водной толщи, здесь, безусловно, доминируют молодые особи карповых длиной до 15 см; в направлении к придонно-пелагическому слою численность всех размерных групп карповых снижается. Размерные группы окуневых, сиговых и нераспознанных рыб в большинстве своем преобладали в 1-м пелагическом горизонте, за исключением крупных особей окуневых и сиговых. Уменьшение численности этих групп происходит сначала в направлении к поверхностно-пелагическому слою, а только потом к придон-

но-пелагическому. В разрезе каждого из четырех горизонтов с увеличением глубины доля окуневых возрастала с 15,07 до 35,89%, сиговых – с 4,6 до 9,26% (до горизонтов 20–30 м), а на глубине более 30 м доля сигов оставалась примерно такой же – 8,09%. Для группы нераспознанных рыб минимальная доля отмечена в поверхностно-пелагическом слое – 2,68%, в трех остальных их доля на одном уровне – 4,70–5,16%. Наиболее высокие и заметные статистически значимые корреляционные связи отмечены между представителями одних семейств и в связи хищник–жертва в сопряженных водных горизонтах.

### Заключение

Результаты настоящей работы впервые описывают взаимосвязь и корреляцию особенностей летнего вертикального и горизонтального распределения рыб в акватории Горнослинкинской русловой зимовальной ямы, расположенной на р. Иртыш. Данные особенности заключаются в преимущественном распределении молоди карповых рыб в поверхностно-пелагическом горизонте, а рыб других семейств, преимущественно хищных видов (окуневые, сиговые, щуковые, налимовые), в 1-м пелагическом слое. Такая закономерность является окном «анти-хищничества» в водотоке – стратегией оборонительного поведения и выживаемости. В вертикальном аспекте значительная корреляционная связь (высокая и умеренная) выявлена между представителями одного семейства и представителями хищников и жертв в сопряженных горизонтах водной толщи. Такой механизм дает представление о пропорциональном распределении одних видов и одновременном снижении их внутри- и межвидовой конкуренции, а также о трофическом поведении, которое отмечено в случае рассмотрения связей в горизонтальном аспекте у представителей рыб различных семейств.

### Литература

1. Тарадина Д.Г., Павлов Д.С., Лупандин А.И. Связь вертикального распределения молоди рыб при покатной миграции с их плавучестью и турбулентности потока // Вопросы ихтиологии. 1997. № 37 (4). С. 532–538
2. Лупандин А.И., Басов Б.М., Демьяновская А.О., Захарченко А.В., Мусатов С.П., Скоробогатов М.А. Влияние турбулентности на поведение рыб в потоке воды // Информационный бюллетень РФФИ. Биология, медицинская наука. 1996. № 4. URL: [http://elibrary.ru/download/elibrary\\_228840\\_45775277.htm](http://elibrary.ru/download/elibrary_228840_45775277.htm) (дата обращения: 15.03.2017).
3. Смирнов А.К. Влияние наличия пищи в зоне температурного оптимума на поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. // Вестник АГТУ. Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С. 75–82
4. Lampert W., McCauley E., Manly B.F.J. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? // Proceedings of the Royal Society of London, Series Biological Sciences. 2003. Vol. 270. PP. 765–773. doi.org/10.1098/rspb.2002.2291

5. Lampert W. Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs // *BMC Biology*. 2005. Vol. 3. № 10. PP. 1–12.
6. Fretwell S.D., Lucas H.J. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds // *Acta Biotheor.* 1970. Vol. 19. PP. 16–36.
7. Tyler J. A., Gilliam J. F. Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus* // *Ecology*. 1995. Vol. 76. PP. 580–592.
8. Burks R.L., Lodge D.M. Cued in: advances and opportunities in freshwater chemical ecology // *Journal of Chemical Ecology*. 2002. Vol. 28. PP. 1901–1917.
9. Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E., Lauridsen T. L. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47. PP. 343–365.
10. Stabell O., Ogbobo F., Primicerio R. Inducible defenses in *Daphnia* depends on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators // *Chemical Senses*. 2003. Vol. 28. PP. 141–153.
11. Boersma M., Spaak P., De Meester L. Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: the uncoupling of responses // *American Naturalist*. 1998. Vol. 152. PP. 237–248.
12. Michels E., De Meester L. Inter-clonal variation in phototactic behaviour and key lifehistory traits in a metapopulation of the cyclical parthenogen *Daphnia ambigua*: the effect of fish kairomones // *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 522. PP. 221–233.
13. Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор) // *Журн. Сиб. федерального ун-та. Биология*. 2009. № 2 (2). С. 191–225.
14. Pettersson L.B., Nilsson P.A., Brönmark C. Predator recognition and defence strategies in crucian carp, *Carassius carassius* // *Oikos*. 2000. Vol. 88. PP. 200–212. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.880122.x
15. Mikheev V.N., Wanzenböck J., Pasternak A.F. Effects of predator-induced visual and olfactory cues on 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) foraging behavior // *Ecology of Freshwater Fish*. 2006. Vol. 15. PP. 111–117. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00140.x
16. Clark C.W., Levy D.A. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window // *American Naturalist*. 1988. Vol. 131. PP. 271–290.
17. Thiem J.D., Broadhurst B.T., Lintermans M., Ebner B.C., Clear R.C., Wright D. Seasonal differences in the diel movements of Macquarie perch (*Macquaria australasica*) in an upland reservoir // *Ecol Freshw Fish*. 2013. Vol. 22. PP. 145–156. doi: 10.1111/eff.12012
18. Jacobsen L. and Perrow M. R. Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds // *Ecology of Freshwater Fish*. 1998. Vol. 7. PP. 78–86. doi: 10.1111/j.1600-0633.1998.tb00174.x
19. Eklöv P. and VanKooten T. Facilitation among piscivorous predators: effects of prey habitat use // *Ecology*. 2001. Vol. 82. PP. 2486–2494. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2486:FA PPEO]2.0.CO;2
20. Jeppesen E., Pekcan-Hekim Z., Lauridsen T.L., Søndergaard M., Jensen J.P. Habitat distribution of fish in late summer: changes along a nutrient gradient in Danish lakes // *Ecology of Freshwater Fish*. 2006. Vol. 15. PP. 180–190. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00142.x
21. Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. Руководство по проведению гидроакустических съёмок. М. : ВНИРО, 1984. 1124 с.
22. Borisenko E.S., Degtev A.I., Mochek A.D., Pavlov D.S. Hydroacoustic Characteristics of Mass Fishes of the Ob–Irtysk Basin are investigated // *Journal of Ichthyology*. 2006. Vol. 46 (2). PP. 227–234.
23. 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

24. Bass A. L., Haugen T. O. and Vøllestad L. A. Distribution and movement of European grayling in a subarctic lake revealed by acoustic telemetry // *Ecol Freshw Fish*. 2014. Vol. 23. PP. 149–160. doi: [10.1111/eff.12056](https://doi.org/10.1111/eff.12056)
25. Mous P.J., Van Densen W.L.T., Machiels M.A.M. Vertical distribution patterns of zooplanktivorous fish in a shallow, eutrophic lake, mediated by water transparency // *Ecology of Freshwater Fish*. 2004. Vol. 13. PP. 61–69. doi: [10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x)
26. Kahl U., Radke R.J. Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: enough space to avoid competition? // *Ecology of Freshwater Fish*. 2006. Vol. 15. PP. 48–56. doi: [10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x)
27. Stoll S., Fischer P., Klahold P., Scheifhacken N., Hofmann H., Rothhaupt K.-O. Effects of water depth and hydrodynamics on the growth and distribution of juvenile cyprinids in the littoral zone of a large pre-alpine lake // *Journal of Fish Biology*. 2008. Vol. 72. PP. 1001–1022. doi: [10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x)
28. Kjellman J., Eloranta A. Field estimations of temperature-dependent processes: Case growth of young burbot // *Hydrobiologia*. 2002. Vol. 481. PP. 187–192.
29. Anderson M., Giannico G., Jacobs, S. Seasonal migrations of adult and sub-adult redband trout in a high desert basin of Eastern Oregon, USA // *Ecology of Freshwater Fish*. 2011. Vol. 20. PP. 409–420. doi: [10.1111/j.1600-0633.2011.00488.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00488.x)
30. 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](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x)
31. Morgan M.J. Ration level and temperature preference of American plaice // *Marine Behavior & Physiology*. 1993. Vol. 24. PP. 117–122.
32. Дудакова Д.С., Родионова Н.В., Протопопова Е.В., Капустина Л.Л., Бардинский Д.С. Состав и динамика гидробионтов литорали бухты Петрокрепость Ладожского озера // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2015. № 2. С. 53–70.
33. Reichard M., Jurajda P., Šimková A., Matějčusová I. Size-related habitat use by bitterling (*Rhodeus sericeus*) in a regulated lowland river // *Ecology of Freshwater Fish*. 2002. Vol. 11. PP. 112–122. doi: [10.1034/j.1600-0633.2002.00002.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2002.00002.x)
34. Polacek M.C., James P.W. Diel microhabitat use of age-0 bull trout in Indian Creek, Washington // *Ecology of Freshwater Fish*. 2003. Vol. 12. PP. 81–86. doi: [10.1034/j.1600-0633.2003.00004.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00004.x)
35. Riley W.D., Ives M.J., Pawson M.G., Maxwell D.L. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream // *Fisheries Management and Ecology*. 2006. Vol. 13. PP. 221–236. doi: [10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x)
36. Beier U. Temperature- and light-dependent ratio of energy gain to metabolic costs explains spatial and temporal habitat use of zooplanktivorous fish // *Ecol Freshw Fish*. 2017. № 26. PP. 506–516. doi: [10.1111/eff.12290](https://doi.org/10.1111/eff.12290)

Поступила в редакцию 24.03.2017 г.; повторно 25.06.2017 г.;  
принята 26.06.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.

**Чемагин Андрей Александрович** – канд. биол. наук, н.с. группы экологии гидробионтов Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (Россия, 626150, г. Тобольск, Тюменская область, ул. Академика Юрия Осипова, 15).  
E-mail: [vodnie-ekosystemi.lab@yandex.ru](mailto:vodnie-ekosystemi.lab@yandex.ru)

**For citation:** Chemagin AA. Patterns of summer distribution of fish in the water area of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression of the Irtysh River. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:224-243. doi: [10.17223/19988591/40/13](https://doi.org/10.17223/19988591/40/13)  
In Russian, English Summary

Andrey A. Chemagin

*Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Tobolsk, Tyumen region, Russian Federation*

### **Patterns of summer distribution of fish in the water area of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression of the Irtysh River**

In winter, the role of wintering riverbed depressions is reduced to the usual wintering of various fish species. In this regard, currently relevant questions are: functioning of riverbed depressions in the period of open water, relationship of fish in the predator-prey system, and dependence of horizontal and vertical distribution of fish of different families in river areas and their value. The aim of this work was to reveal the patterns of vertical and horizontal distribution of fish in the wintering riverbed depression on the Irtysh river in the period of open water.

We conducted a research during the summer period (June 23, 2015) in the Gornoslinskaya wintering riverbed depression situated on the Irtysh river in the territory of Uvatsky district, Tyumen region, 58°43'35,58"N, 68°41'45,75"E. The maximum depth is more than 41 m. To determine the average density of fish and their number, we performed hydroacoustic surveys by the "PanCor" complex, which is based on the sonar "Furuno", analog-digital converter and GPS-location. On the investigated water area, we used a boat to move along a grid of tacks (zigzagging). We processed the hydroacoustic survey files in the laboratory using special applications: "PanCor", "Taxonomy". For analysis, the water column was conventionally divided into 4 horizons: surface-pelagic (<10 m), 2 pelagic (10-20, 20-30 m) and bottom-pelagic (> 30 m). To analyze the correlations of fish distribution of different taxonomic groups, the nonparametric method, Spearman rank correlation, was used. The degree of statistical significance of differences in the distribution of fish in the different horizons of the water column was carried out using the sign test.

In the distribution of representatives of percidae and coregonidae, which were represented only by predatory fish species in the area of our research, we found regularity: their proportion increased with depth for percidae from 15.07 to 35.89%, for coregonidae from 4.6 to 9.26% from the surface to horizons of 20-30 m; at the depth of more than 30 m the proportion of coregonidae remained about the same - 8.09% (See Figure 1). Cyprinidae dominated throughout the entire water column of the investigated water area, in terms of numbers: at the depth of less than 10 m - 77.64%, 10-20 m - 64.70%, 20-30 m - 59.77%, at the depth of more than 30 m, their proportion was the lowest - 51.31% (See Figure 1). From cyprinidae in all horizons of the water column, juvenile fish with body length up to 15 cm dominated. From the surface to the bottom, the proportion of these fish in the layers of water was decreasing. For percidae, the maximum distribution values for the majority of the size groups of fish characterized the 1-st pelagic layer. The distribution of coregonidae and not identified fish was similar to that of percidae. The distribution of fish is determined by the dominance of juvenile cyprinidae in the surface-pelagic horizon, and fish of other families, predominantly carnivorous, in the 1-st pelagic layer, which is the window of "anti-predation" in the watercourse - a strategy of defensive behavior and survival (See Figure 2). In the vertical aspect, a significant correlation (high and moderate) is revealed between individuals of the same family and representatives of predators and prey in the conjugated horizons of the water column, reflecting the mechanism of proportional distribution of some species and simultaneous reduction of their intra - and interspecific competition, as well as trophic behavior, which is also noted in the horizontal aspect - in fish of different families. (See Tables 1, 2).

The article contains 2 Figures, 2 Tables and 36 References.

**Key words:** water flow; vertical distribution; horizontal distribution; correlation of the distribution; window of anti-predation; wintering riverbed depression.

**Funding:** This work was carried out within a Fundamental Scientific Research topic: "Assessment of the state of wintering riverbed depressions as an element of the conservation strategy for populations of coregonids and sturgeons in the Ob-Irtysh Basin" (No 116020510083).

## References

1. Taradina DG, Pavlov DS, Lupandin AI. Svyaz' vertikal'nogo raspredeleniya molodi ryb pri pokatnoy migratsii s ikh plavuchest'yu i turbulentnosti potoka [The relationship between the vertical distribution of juvenile fish in the downstream migration with their buoyancy and turbulence of the flow]. *Voprosy Ikhtiologii = J Ichthyology*. 1997;37(4):532-538. In Russian
2. Lupandin AI, Basov BM, Dem'yanovskaya AO, Zakharchenko AV, Musatov SP, Skorobogatov MA. Vliyaniye turbulentnosti na povedeniye ryb v potoke vody [Influence of turbulence on the behavior of fish in the waterflow]. In: *Information Bulletin of the Russian Foundation for Basic Research. Biology, Medicine*. 1996;4. [Electronic resource]. Available at: URL: [https://elibrary.ru/download/elibrary\\_228840\\_83075234.htm](https://elibrary.ru/download/elibrary_228840_83075234.htm) (accessed 15.03.2017)
3. Smirnov AK. Influence of food presence in the zone of temperature optimum upon behavior of young perch *Perca fluviatilis* L. *Vestnik astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2013;1:75-82. In Russian
4. Lampert W, McCauley E, Manly BFJ. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: Ideal free distribution with costs? *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2003;270:765-773. doi: [10.1098/rspb.2002.2291](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2291)
5. Lampert W. Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs. *BMC Biology*. 2005;3(10):1-12. doi: [10.1186/1741-7007-3-10](https://doi.org/10.1186/1741-7007-3-10)
6. Fretwell SD, Lucas HJ. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor*. 1970;19:16-36. doi: [10.1007/BF01601953](https://doi.org/10.1007/BF01601953)
7. Tyler JA, Gilliam JF. Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus*. *Ecology*. 1995;76:580-592. doi: [10.2307/1941215](https://doi.org/10.2307/1941215)
8. Burks RL, Lodge DM. Cued in: Advances and opportunities in freshwater chemical ecology. *Journal of Chemical Ecology*. 2002;28:1901-1917. doi: [10.1023/A:1020785525081](https://doi.org/10.1023/A:1020785525081)
9. Burks RL, Lodge DM, Jeppesen E, Lauridsen TL. Dial horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*. 2002;47:343-365. doi: [10.1046/j.1365-2427.2002.00824.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00824.x)
10. Stabell O, Ogbebo F, Primicerio R. Inducible defenses in *Daphnia* depends on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators. *Chemical Senses*. 2003;28:141-153. doi: [10.1093/chemse/28.2.141](https://doi.org/10.1093/chemse/28.2.141)
11. Boersma M, Spaak P, De Meester L. Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: The uncoupling of responses. *American Naturalist*. 1998;152:237-248. doi: [10.1086/286164](https://doi.org/10.1086/286164)
12. Michels E, De Meester L. Inter-clonal variation in phototactic behaviour and key lifehistory traits in a metapopulation of the cyclical parthenogen *Daphnia ambigua*: The effect of fish kairomones. *Hydrobiologia*. 2004;522:221-233. doi: [10.1023/B:HYDR.0000029988.02195.35](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000029988.02195.35)

13. Semenchenko VP, Razlutskiy VI. Factors controlling diurnal distribution and migration of zooplankton in the littoral zone of freshwater lakes. *Zhurnal Sibirskogo federalnogo universiteta. Seriya: Biologiya = Journal of Siberian Federal University. Biology.* 2009;2(2):191-225. In Russian
14. Pettersson LB, Nilsson PA, Brönmark C. Predator recognition and defence strategies in crucian carp, *Carassius carassius*. *Oikos.* 2000;88:200-212. doi: [10.1034/j.1600-0706.2000.880122.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880122.x)
15. Mikheev VN, Wanzenböck J, Pasternak AF. Effects of predator-induced visual and olfactory cues on 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) foraging behavior. *Ecology of Freshwater Fish.* 2006;15:111-117. doi: [10.1111/j.1600-0633.2006.00140.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00140.x)
16. Clark CW, Levy DA. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *American Naturalist.* 1988;131:271-290. doi: [10.1086/284789](https://doi.org/10.1086/284789)
17. Thiem JD, Broadhurst BT, Lintermans M, Ebner BC, Clear RC, Wright D. Seasonal differences in the diel movements of Macquarie perch (*Macquaria australasica*) in an upland reservoir. *Ecol Freshw Fish.* 2013;22:145-156. doi: [10.1111/eff.12012](https://doi.org/10.1111/eff.12012)
18. Jacobsen L, Perrow MR. Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds. *Ecology of Freshwater Fish.* 1998;7:78-86. doi: [10.1111/j.1600-0633.1998.tb00174.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1998.tb00174.x)
19. Eklöv P, VanKooten T. Facilitation among piscivorous predators: Effects of prey habitat use. *Ecology.* 2001;82:2486-2494. doi: [10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2486:FAPPEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2486:FAPPEO]2.0.CO;2)
20. Jeppesen E, Pekcan-Hekim Z, Lauridsen TL, Søndergaard M, Jensen JP. Habitat distribution of fish in late summer: Changes along a nutrient gradient in Danish lakes. *Ecology of Freshwater Fish.* 2006;15:180-190. doi: [10.1111/j.1600-0633.2006.00142.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00142.x)
21. Yudanov KI, Kalikhman IL, Tesler VD. Rukovodstvo po provedeniyu gidroakusticheskikh s"emok [Guidelines for hydroacoustic survey]. Moscow: Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography Publ.; 1984. 1124 p. In Russian
22. Borisenko ES, Degtjev AI, Mochev AD, Pavlov DS. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysh Basin. *J. Ichthyology.* 2006;46(Suppl 2):S227-S234. doi: [10.1134/S0032945206110130](https://doi.org/10.1134/S0032945206110130)
23. Mehner T, Busch S, Helland IP, Emmrich M, Freyhof J. Temperature-related nocturnal vertical segregation of coexisting coregonids. *Ecology of Freshwater Fish.* 2010;19:408-419. doi: [10.1111/j.1600-0633.2010.00424.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00424.x)
24. Bass AL, Haugen TO, Vøllestad LA. Distribution and movement of European grayling in a subarctic lake revealed by acoustic telemetry. *Ecol Freshw Fish.* 2014;23:149-160. doi: [10.1111/eff.12056](https://doi.org/10.1111/eff.12056)
25. Mous PJ, Van Densen WLT, Machiels MAM. Vertical distribution patterns of zooplanktivorous fish in a shallow, eutrophic lake, mediated by water transparency. *Ecology of Freshwater Fish.* 2004;13:61-69. doi: [10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x)
26. Kahl U, Radke RJ. Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: Enough space to avoid competition? *Ecology of Freshwater Fish.* 2006;15:48-56. doi: [10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x)
27. Stoll S, Fischer P, Klahold P, Scheifhacken N, Hofmann H, Rothhaupt KO. Effects of water depth and hydrodynamics on the growth and distribution of juvenile cyprinids in the littoral zone of a large pre-alpine lake. *Journal of Fish Biology.* 2008;72:1001-1022. doi: [10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x)
28. Kjellman J, Eloranta A. Field estimations of temperature-dependent processes: Case growth of young burbot. *Hydrobiologia.* 2002;481:187-192. doi: [10.1023/A:1021249620773](https://doi.org/10.1023/A:1021249620773)
29. Anderson M, Giannico G, Jacobs S. Seasonal migrations of adult and sub-adult redband trout in a high desert basin of Eastern Oregon, USA. *Ecology of Freshwater Fish.* 2011;20:409-420. doi: [10.1111/j.1600-0633.2011.00488.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00488.x)

30. Jurvelius J, Marjomäki TJ. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference? *Freshwater Biology*. 2008;53:2287-2294. doi: [10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x)
31. Morgan MJ. Ration level and temperature preference of American plaice. *Mar Behav Physiol*. 1993;24:117-122.
32. Dudakova DS, Rodionova NV, Protopopova EV, Kapustina LL, Bardinskiy DS. Structure and dynamics of aquatic organisms in the littoral zone of Petrokrepost Bay (Lake Ladoga). *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk = Transactions of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2015;2:53-70. In Russian
33. Reichard M, Jurajda P, Šimková A, Matějusková I. Size-related habitat use by bitterling (*Rhodeus sericeus*) in a regulated lowland river. *Ecology of Freshwater Fish*. 2002;11:112-122. doi: [10.1034/j.1600-0633.2002.00002.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2002.00002.x)
34. Polacek MC and James PW. Diel microhabitat use of age-0 bull trout in Indian Creek, Washington. *Ecology of Freshwater Fish*. 2003;12:81-86. doi: [10.1034/j.1600-0633.2003.00004.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00004.x)
35. Riley WD, Ives MJ, Pawson MG, Maxwell DL. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream. *Fisheries Management and Ecology*. 2006;13:221-236. doi: [10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x)
36. Beier U. Temperature- and light-dependent ratio of energy gain to metabolic costs explains spatial and temporal habitat use of zooplanktivorous fish. *Ecol Freshw Fish*. 2017;26:506-516. doi: [10.1111/eff.12290](https://doi.org/10.1111/eff.12290)

*Received 24 March 2017; Revised 25 June 2017;  
Accepted 26 June 2017; Published 26 December 2017*

**Author info:**

**Chemagin Andrey A**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Ecology of Aquatic Organisms, Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 15 Osipova Str., Tobolsk 626150, Tyumen region, Russian Federation.

E-mail: [vodnie-ekosystemi.lab@yandex.ru](mailto:vodnie-ekosystemi.lab@yandex.ru)