

DOI: 10.24143/2073-5529-2021-3-55-68
УДК [597-154.3:556.537(282.256.16)]:681.883.4

СУТОЧНАЯ И МЕЖСЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ В АКВАТОРИИ ЗИМОВАЛЬНОЙ РУСЛОВОЙ ЯМЫ

А. А. Чемагин

*Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук,
Тюменская обл., Тобольск, Российская Федерация*

Для изучения динамики пространственного распределения рыб в условиях ледового покрытия проведены исследования в акватории зимовальной русловой ямы, расположенной на участке нижнего течения р. Иртыш (Западная Сибирь, Тюменская обл.). Работа выполнена гидроакустическим методом с использованием компьютеризированного гидроакустического программно-технического комплекса. Установлено, что в суточном аспекте на протяжении всего периода наблюдений (декабрь–апрель) численность рыб в акватории русловой ямы возрастает в темное время суток, в светлое – снижается. Доминирующие группы рыб меняются со сменой периода суток: в декабре карповые преобладают в темное время суток, в марте и апреле – в светлое, в остальное время преобладала группа окуневых рыб. С увеличением температуры воды от декабря к апрелю от 3,7 до 6,5 °С отмечается снижение плотности рыб от 184 до 8 экз./га в светлое время суток и от 2 157 до 91 экз./га в темное время суток соответственно. Горизонты водной толщи русловой ямы в светлое и темное время суток осваиваются рыбами от поверхности ко дну с наибольшими показателями плотности у поверхности, за исключением светлого времени суток в декабре. При возрастании плотности рыб с наступлением темного периода суток одновременно наблюдается увеличение площади осваиваемой акватории. В вертикальном аспекте карповые рыбы в суточной динамике избегают хищников (щука, нельма, налим): распределение первых достоверно отрицательно коррелирует с распределением второй группы рыб. Таким образом, особенности вертикального и горизонтального распределения рыб в суточной динамике на протяжении всего периода наблюдений являются стратегией их выживания: для жертв – уход от хищников, для хищников – поиск кормовых объектов.

Ключевые слова: зимовальная яма, акватория русловой ямы, ледовое покрытие, вертикальная миграция рыб, время суток, плотность рыб, суточная динамика активности.

Для цитирования: Чемагин А. А. Суточная и межсезонная динамика пространственного распределения рыб в акватории зимовальной русловой ямы // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2021. № 3. С. 55–68. DOI: 10.24143/2073-5529-2021-3-55-68.

Введение

Мониторинг популяций рыб и оценка их сообществ являются основой управления рыболовством и сохранения водных биологических ресурсов. Определение численности гидробионтов является важной, но очень сложной задачей, поскольку, например, рыба может быть распределена на больших акваториях и перемещаться на значительные расстояния. Использование пассивных и активных орудий лова может приводить как к завышению, так и к занижению объемов запасов определенных видов или размерных групп рыб [1]. При этом необходимо учитывать особенности пространственного распределения гидробионтов и их вертикальные суточные миграции, исследование которых также является одним из важных аспектов их экологии [2]. Главным триггером вертикальных миграций рыб считается изменение условий освещенности при смене периода суток [3]. Также на их распределение влияют особенности жизненного цикла, требования к среде обитания, характеристики биотопа (скорость течения, прозрачность и глубина воды и пр.), а также межвидовые и внутривидовые взаимодействия [1].

У большинства видов наблюдаются отчетливые сезонные перемещения, поскольку их требования к среде обитания, доступность кормовых объектов и особенности физиологических процессов значительно меняются в зависимости от сезона. Многие виды рыб реагируют на наступление зимних условий выраженным сокращением передвижения, питания, роста, а также

снижением площади осваиваемой акватории [4], что в значительной степени обусловлено снижением скорости метаболизма [4]. В результате более длительного периода покоя снижается вероятность улова рыбы [4] в объеме, достаточном для объективных оценок ее количества [1].

В связи с этим *цель работы* – гидроакустическим методом определить особенности пространственно-временной организации рыбного населения, его структуры и плотности в акватории русловой ямы в условиях суточной и межсезонной динамики.

Материал и методика

Исследования выполнены в акватории Горнослинжинской русловой зимовальной ямы, расположенной в нижнем течении р. Иртыш (Уватский район, Тюменская обл.) в декабре 2017–апреле 2018 г. гидроакустическим методом. Мобильные (подвижные) гидроакустические съемки со льда [5] выполнены с использованием программно-технического гидроакустического комплекса «AsCor» (ООО «Промгидроакустика», г. Петрозаводск) на основе двухлучевого эхолота Furuno LS 4 100 с рабочими частотами 50 и 200 kHz (Furuno Inc., Япония). В работе комплекса предусмотрена постпроцессинговая обработка данных гидроакустических съемок в лабораторных условиях с определением плотности рыб, их таксономического состава с привязкой места съемок к географическим координатам с помощью подключаемого датчика GPS. Принадлежность зарегистрированных рыб к таксономическим группам определена по форме плавательного пузыря [6], в результате данного анализа рыбное население, зарегистрированное при выполнении гидроакустических съемок, отнесено к 4-м группам: карповые (двухкамерный пузырь), окуневые (асимметричный пузырь), сиговые и щуковые (симметричный пузырь), налимовые и осетровые (пузырь в виде вытянутой трубки). Температуру воды измеряли погружным зондом многопараметрической системы определения качества воды Horiba U-22 (Horiba Ltd., Япония) на глубине 5 м. Планшеты распределения рыб построены интерполяционным методом с помощью программ MapViewer 7, Surfer 9 (Golden Software, США). Величину корреляции (коэффициент Спирмена) 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). Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 10.0 (Statsoft, США).

Результаты исследований

Декабрь. Максимальные плотности рыб в глубоководной части русловой зимовальной ямы в исследуемый период отмечены в декабре. Общая средняя плотность рыб по всей водной толще ямы составила в светлое время суток 184 экз./га, в темное – 2 158 экз./га (рис. 1).

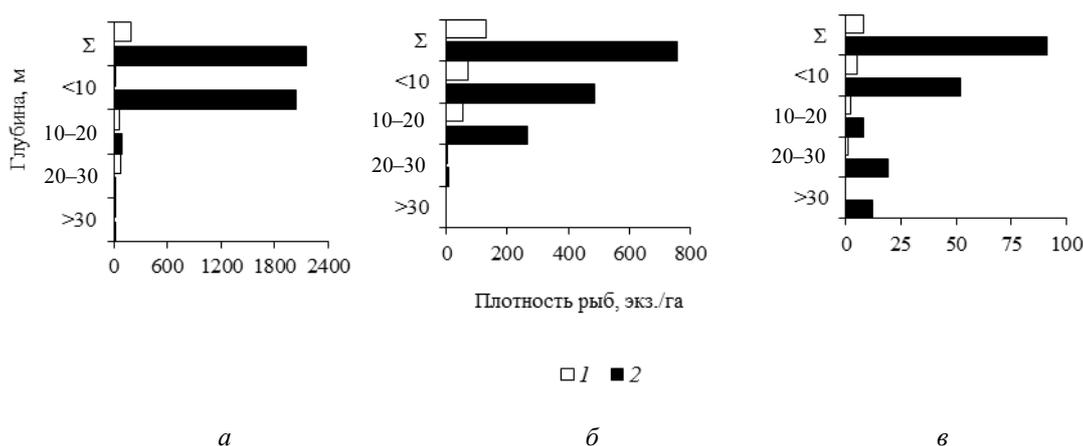


Рис. 1. Плотность рыб по горизонтам водной толщи русловой ямы в светлое (1) и темное (2) время суток: а – декабрь; б – март; в – апрель

В светлое время суток наибольшая средняя плотность рыб отмечена в горизонте водной толщи на глубинах 20–30 м, ее показатель составил 81 экз./га (рис. 1, а). Несколько меньше показатель плотности рыб (63 экз./га) отмечен на глубинах 10–20 м, сопоставимые значения (18 и 22 экз./га) отмечены в приповерхностном и придонном горизонтах водной толщи русловой

ямы соответственно. В темное время суток картина распределения рыб по 4-м горизонтам водной толщи ямы отличалась: плотность рыб снижалась от поверхности ко дну – 2 047, 88, 18 и 5 экз./га соответственно. Следует отметить, что плотность рыб в исследуемый период в акватории ямы (от декабря к апрелю) закономерно снижалась с повышением температуры от 3,7 °С в декабре до 6,5 °С в апреле (рис. 2).

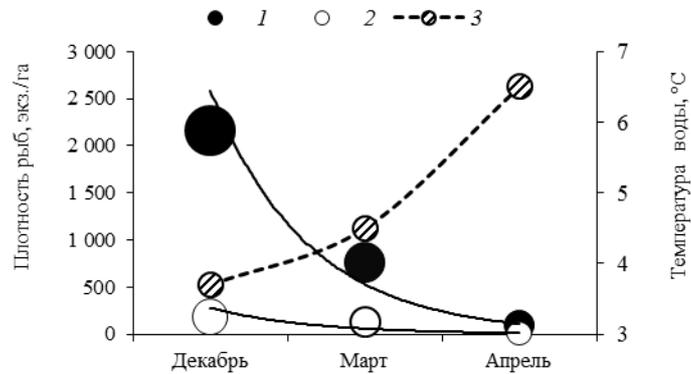


Рис. 2. Динамика плотности рыб и температуры в акватории русловой ямы (сплошными линиями показаны тренды плотности рыб):
1 – темное время суток; 2 – светлое время суток; 3 – температура воды

Батиметрические характеристики участков ямы, где регистрируются рыбы гидроакустическим способом в светлое и темное время суток, сопоставимы, при этом несколько отличны (рис. 3).

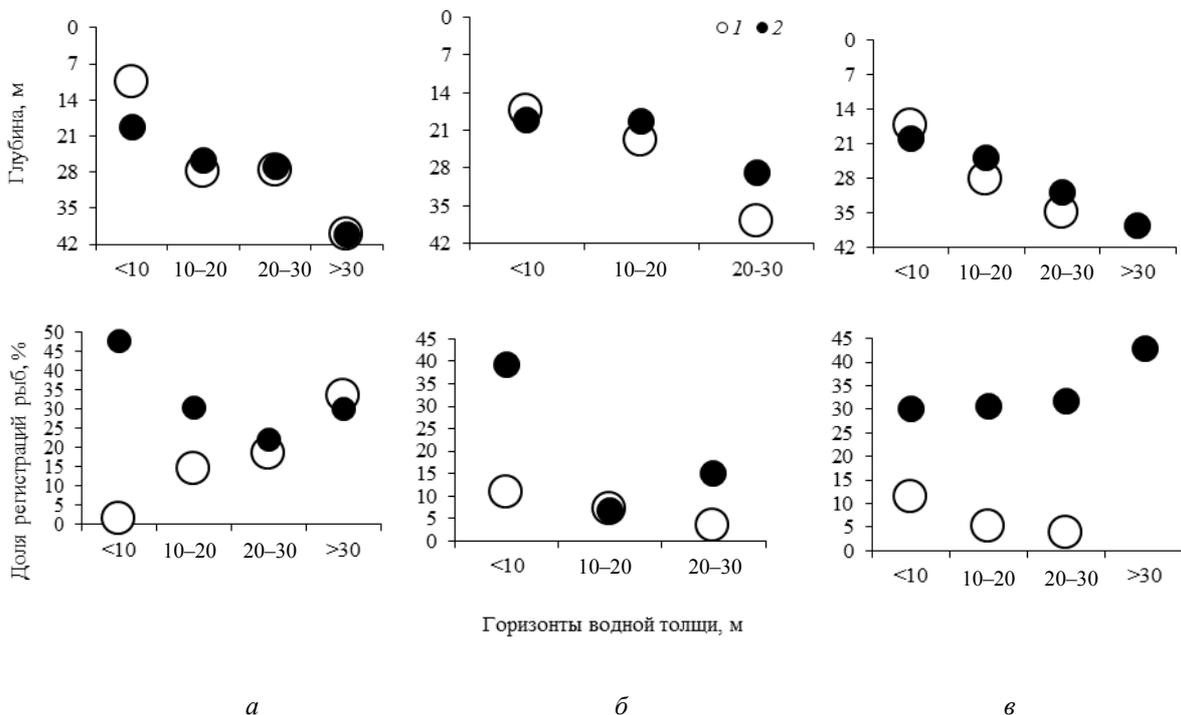


Рис. 3. Батиметрические отметки осваиваемых участков ямы и доли регистраций рыб по горизонтам водной толщи при проведении гидроакустической съемки:
1 – светлое время суток; 2 – темное время суток; а – декабрь; б – март; в – апрель

Средний показатель отметки дна участков ямы, где отмечены регистрации рыб в приповерхностном горизонте на глубинах <10 м в светлое время суток, составил 10,5, в темное – 19,34 м.

В остальных горизонтах водной толщи также отмечена суточная динамика (в светлое и темное время суток) показателя отметки дна осваиваемых рыбами участков акватории, но в меньшей степени: 1-й пелагический горизонт (10–20 м) – 27,89 и 25,84 м, 2-й пелагический (20–30 м) – 27,68 и 27 м. В придонном горизонте (>30 м) как в светлое, так и в темное время суток показатель отметки дна осваиваемых рыбами участков составил 40,13 м. В светлое и темное время суток в акватории ямы изменялось количество участков, где отмечены регистрации рыб. Так, в светлое время суток доля участков, где отмечены регистрации рыб от поверхности ко дну, составила 1,49; 14,58; 18,52 и 33,33 % от общего количества исследуемых участков (точек) акватории ямы. В темное время суток картина распределения регистраций рыб по горизонтам водной толщи имела отличия: в приповерхностном слое доля регистраций рыб составила 47,76 %, в 1-м и 2-м пелагическом – 30,43 и 22,22 % соответственно от общего числа исследуемых участков (см. рис. 3).

В придонном горизонте рассматриваемый показатель сопоставим со светлым временем суток, его значение составило 30 %.

В результате анализа регистраций рыб в акватории ямы прослеживается динамика перехода рыбного населения приповерхностного горизонта водной толщи ямы в темное время суток от прибрежных участков к более глубинным, при этом возрастает освоение приповерхностного и 1-го пелагического горизонтов водной толщи русловой ямы, т. е. в темное время суток происходит переход и подъем рыбы на участки водной толщи до 20 м из более глубокой части ямы с освоением большей площади акватории.

Таксономическая структура рыбного населения зимовальной русловой ямы отличалась как по месяцам исследования, так и в различное время суток. По данным дистанционного эхолометрического зондирования водной толщи исследуемого участка русловой ямы, в декабре в светлое время суток (Σ, рис. 4, а) доля карповых рыб составила 28,23 %, окуневых – 30,63 %, щуковых и сиговых – 28,53 %, осетровых и налимовых 12,61 %.

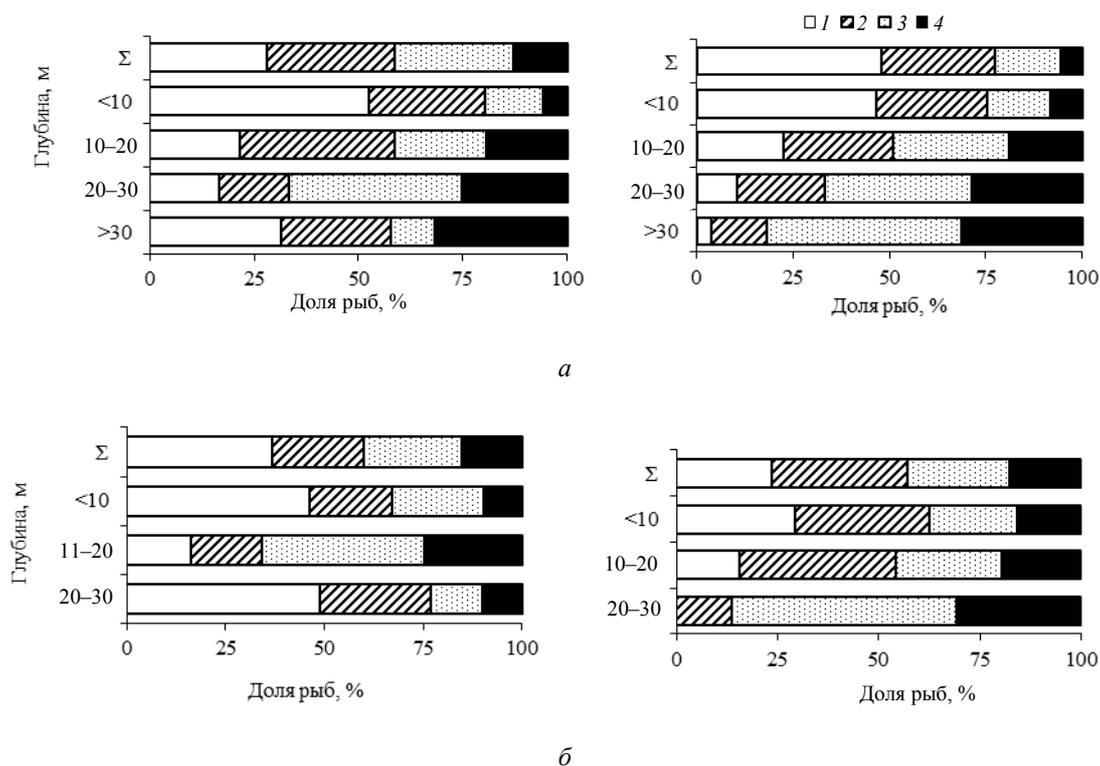
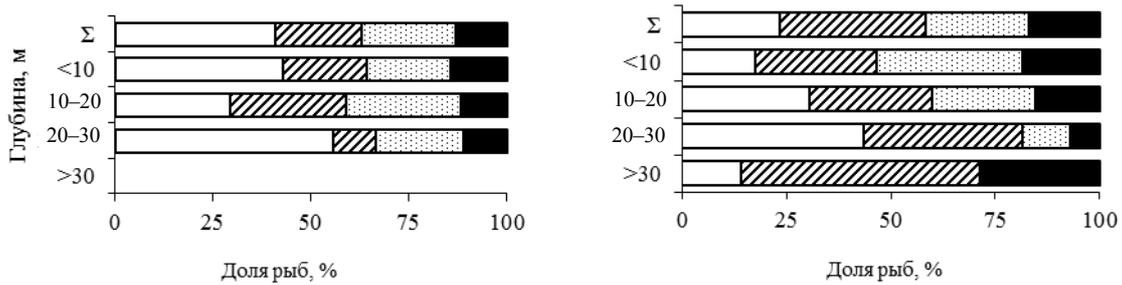


Рис. 4. Соотношение таксономических групп регистрируемых рыб по горизонтам водной толщи в светлое (слева) и темное (справа) время суток: а – декабрь; б – март; 1 – карповые; 2 – окуневые; 3 – сиговые и щуковые; 4 – налимовые и осетровые



6

Рис. 4 (окончание). Соотношение таксономических групп регистрируемых рыб по горизонтам водной толщи в светлое (слева) и темное (справа) время суток: *а* – апрель; 1 – карповые; 2 – окуневые; 3 – сиговые и щуковые; 4 – налимовые и осетровые

В 1-м пелагическом горизонте наблюдается снижение доли карповых рыб и увеличение доли остальных групп, показатели их процентного соотношения составили 21,57; 37,32; 21,89 и 19,22 % соответственно. Во 2-м пелагическом горизонте отмечается снижение процентной доли как карповых, так и окуневых рыб до 16,67 % у каждой из групп, при этом в большей степени возрастает доля рыб из группы сиговых и щуковых – 41,66 %, также возрастает доля групп осетровых и налимовых рыб – 25 %.

В придонном горизонте доли 2-х групп (карповых, осетровых и налимовых) сопоставимы, значение их показателя составило 31,57 % у каждой группы. Несколько увеличилась доля окуневых рыб – 26,32 %, при этом более значительно снизилась доля группы сиговых и щуковых рыб – до 10,58 %.

В темное время суток доля карповых рыб снижалась от поверхности ко дну: в приповерхностном горизонте их доля составила 46,6 %, в 1-м и 2-м пелагических горизонтах 22,4 и 10,51 % соответственно, в придонном – 3,61 % (рис. 4, б). Для окуневых рыб отмечена аналогичная, но менее выраженная закономерность снижения доли среди рыбного населения по горизонтам водной толщи от поверхности ко дну: 28,73; 28,6; 22,61 и 14,41 % соответственно. Для групп сиговых и щуковых, осетровых и налимовых наблюдается прямо противоположная закономерность, их доли в направлении от поверхности ко дну возрастают. Для первой группы значения составили 16,39; 30,0; 38,22; 50,45, для второй – 8,28; 19,0; 28,66; 31,53 % соответственно.

Март. В весенний период в акватории ямы наблюдалась тенденция к снижению плотности рыб. Общая средняя плотность рыб в марте в светлое и темное время суток составила 132 и 760 экз./га, в апреле 8 и 91 экз./га соответственно (рис. 1 и 2). При анализе гидроакустических съемок в марте установлено, что в придонном горизонте ямы с глубинами >30 м регистрации рыб не отмечены (рис. 3, б). В светлое время суток максимальная средняя плотность рыб отмечена в приповерхностном горизонте – 73 экз./га, в двух последующих горизонтах водной толщи показатель плотности рыб составил 55 и 4 экз./га соответственно (рис. 1, б). В темное время суток отмечена аналогичная общая закономерность снижения плотности рыб от поверхности ко дну: 487, 266 и 7 экз./га соответственно (рис. 1, б). В придонном горизонте в светлое время суток рыбы не зарегистрированы (рис. 1, б).

В марте батиметрические характеристики осваиваемых рыбами участков русловой ямы были различны в светлое и темное время суток. В светлое время суток данный показатель по горизонтам водной толщи от поверхности ко дну составил 17,52; 22,9 и 37,8 м, в темное – 19,14; 19,25 и 28,9 м соответственно (см. рис. 3, б). Различия отмечены и в доле регистраций рыб от общего количества исследуемых точек, при направлении от поверхности ко дну в светлое время этот показатель составил 10,71; 7,14 и 3,33 %, в темное – 39,13; 6,67 и 15 % соответственно (см. рис. 3, б). Таким образом, показано, что в темное время суток, при сравнении со светлым периодом суток, рыбное население русловой ямы перераспределяется и более активно осваивает как приповерхностный горизонт водной толщи, так и 2-й пелагический.

Также в марте отмечены изменения в таксономической структуре рыбного населения русловой ямы. Общая таксономическая структура в светлое и темное время суток представлена следующим образом: карповые – 36,73 и 23,66 %, окуневые – 23,3 и 33,49 %, сиговые и щуковые – 24,66 и 25,15 %, осетровые и налимовые – 15,31 и 17,7 % соответственно (см. рис. 4, б).

В светлое время суток группа карповых рыб доминировала в приповерхностном и 2-м пелагическом горизонтах водной толщи – 46,34 и 48,97 %, в меньшей степени представлена в 1-м пелагическом горизонте – 16,36 %. Для группы окуневых рыб максимальное значение доли отмечено в наиболее глубоком из представленных горизонтов водной толщи с глубинами 20–30 м, ее показатель составил 28,08 %, близкие по величине значения отмечены в приповерхностном и 1-м пелагическом горизонтах – 20,73 и 17,76 % соответственно. Для групп сиговых и щуковых, осетровых и налимовых рыб максимальные значения доли отмечены в 1-м пелагическом горизонте, они составили 41,11 и 24,77 %. Для группы осетровых и налимовых рыб в 2-х оставшихся горизонтах (приповерхностный и 2-й пелагический) показатели значения доли в структуре рыбного населения сопоставимы – 9,76 и 9,93 %, а для группы сиговых и щуковых рыб различаются – 23,17 и 13,02 % соответственно.

В темное время суток карповые рыбы зарегистрированы только в приповерхностном и 1-м пелагическом горизонтах, величина их доли составила 29,24 и 15,53 %. Следует отметить, что карповые рыбы отсутствовали в горизонте водной толщи с доминированием группы сиговых и щуковых рыб – 55,38 % (см. рис. 4, б).

В этом же горизонте отмечено минимальное значение доли окуневых рыб – 13,85 %. В приповерхностном и 1-м пелагическом горизонтах доли групп окуневых, сиговых и щуковых, осетровых и налимовых имели близкие значения: 33,39 и 38,73; 21,67 и 26,04; 15,7; 19,7 % соответственно. Наибольшая доля осетровых и налимовых рыб отмечена во 2-м пелагическом горизонте, значение показателя данной группы составило 30,77 %.

Апрель. Анализ гидроакустической съемки также показал наличие суточной динамики численности и распределения рыб по горизонтам водной толщи русловой ямы в апреле. В светлое время суток рыбами осваиваются 3 из 4-х горизонтов водной толщи русловой ямы, регистраций рыб не отмечено в придонном горизонте. Плотность рыб также снижается от поверхности ко дну: поверхностный горизонт – 5 экз./га, 1-й и 2-й пелагические горизонты – 2 и 1 экз./га соответственно. В темное время суток плотность рыб в акватории ямы возросла по всем горизонтам, осваивалась вся толща русловой ямы. Показатели плотности рыб от поверхности ко дну составили 52, 8, 19 и 12 экз./га (см. рис. 1, в).

Показатели батиметрических отметок дна осваиваемых рыбами горизонтов водной толщи русловой ямы в светлое и темное время суток сопоставимы. В направлении от поверхности ко дну данный показатель по горизонтам водной толщи в светлое время суток составил 17,36; 28,33 и 35 м соответственно (см. рис. 3, в). В темное время суток освоение рыбами русловой ямы отмечено по всей толще, показатель батиметрических отметок дна осваиваемых участков от поверхности ко дну составил 19,97; 23,92; 30,93 и 37,5 м. Значения показателя доли регистраций рыб в светлое и темное время суток отличались по всей толще русловой ямы. В светлое время суток яма осваивалась рыбами до отметки 30 м, в этот период доли регистраций рыб от общего количества точек, исследуемых гидроакустическим методом в направлении от поверхности ко дну, составили 11,48; 5,17 и 3,7 %, в темное время – 30,16; 30,77; 31,82 и 42,86 % соответственно (см. рис. 3, в). В результате установлено, что в апреле в светлое время суток рыбы распределены преимущественно на глубинах <10 м, а в темное – по всей водной толще, включая придонный горизонт.

В таксономической структуре, по сравнению с предыдущим периодом, отмечены изменения. Общая таксономическая структура в светлое и темное время суток представлена следующим образом: карповые – 40,75 и 23,6 %, окуневые – 22,22 и 34,83 %, сиговые и щуковые – 24,07 и 24,72 %, осетровые и налимовые – 12,96 и 16,85 % соответственно (см. рис. 4, в).

В светлое время особи рыб регистрировались до глубин 30 м, т. е. в 3-х из 4-х горизонтов водной толщи русловой ямы (см. рис. 3, в). Карповые рыбы доминировали в приповерхностном и 2-м пелагическом горизонтах водной толщи, величины их долей составили 42,86 и 55,56 % соответственно от общего количества рыб.

В 1-м пелагическом горизонте доли групп карповых, окуневых, сиговых и щуковых рыб сопоставимы – 29,41 %, доля группы осетровых и налимовых – 11,77 %. Сопоставимые значения доли в структуре рыбного населения исследуемого участка реки отмечены для окуневых, сиговых и щуковых рыб в приповерхностном горизонте – 21,43 %, для окуневых, осетровых и налимовых – во 2-м пелагическом горизонте – 11,11 %. Доля группы осетровых и налимовых рыб в приповерхностном горизонте водной толщи русловой ямы составила 14,28 %, а группы сиговых и щуковых рыб во 2-м пелагическом горизонте – 22,22 % (см. рис. 4, в).

В темное время суток распределение таксономических групп изменяется. В приповерхностном горизонте доля карповых рыб составила 17,56 %, окуневых – 29,01 %, сиговых и щуковых 35,11 %, осетровых и налимовых – 18,32 %. В 1-м пелагическом горизонте возросла доля карповых рыб – 30,6 %, доля окуневых рыб осталась сопоставимой – 29,49 %, доли групп сиговых и щуковых, осетровых и налимовых рыб несколько уменьшились, значения их долей составили 24,61 и 15,3 % соответственно (см. рис. 4, в). Во 2-м пелагическом горизонте доля карповых рыб также возрастает, величина доли составила 43,45 %, также возросла и доля окуневых рыб (до 38,1 %). Показатели долей групп сиговых и щуковых, осетровых и налимовых рыб в данном горизонте водной толщи минимальны – 11,31 и 7,14 % соответственно. На глубинах >30 м группа сиговых и щуковых рыб не отмечена, при этом здесь наблюдается наименьшая доля карповых рыб – 14,29 %, но максимальные доли для окуневых, осетровых и налимовых рыб – 57,14 и 28,57 % соответственно.

На основе анализа планшетов (горизонтальных проекций) распределения рыб установлено, что расположение скоплений рыб со сменой световой фазы суток претерпевает изменения (рис. 5).

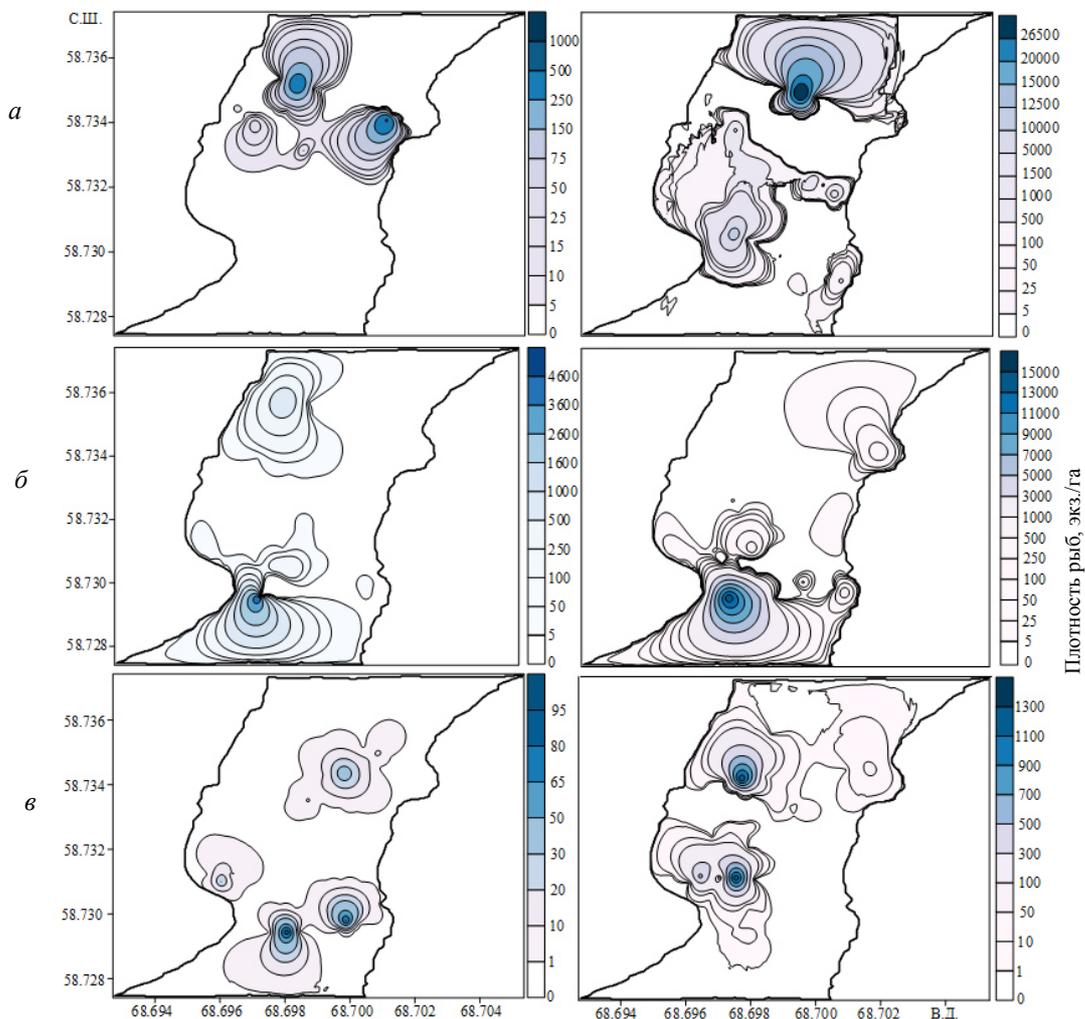


Рис. 5. Распределение рыб в глубоководной части зимовальной русловой ямы в горизонтальной проекции в светлое (слева) и темное (справа) время суток: а – декабрь; б – март; в – апрель

Так, в декабре в светлое время суток скопления рыб приурочены к прибрежным частям ямы, а в темное время происходит переход рыб в открытую глубокую часть акватории ямы с одновременным увеличением плотности.

В марте в светлое время суток скопление рыб формируется в левобережной части ямы с небольшим переходом в открытую часть акватории, небольшое скопление обнаруживается в левобережной части ямы в зоне «гидродинамической тени». В темное время суток наблюдается формирование основного скопления рыб также в левобережной части ямы с большей площадью охвата срединной части руслового участка ямы.

В апреле в светлое время суток небольшие скопления рыб приурочены к срединной части руслового участка ямы, однако в темное время суток более высокие плотности рыб наблюдаются в зоне перехода от основного руслового участка ямы к зоне «гидродинамической тени» исследуемой акватории.

В результате выполненного дисперсионного анализа по показателю общей плотности рыб выявлено наличие достоверного эффекта влияния фактора времени суток в акватории исследуемого участка реки за весь период наблюдений ($F = 4,748$ при $p = 0,03$), достоверно значимая разница плотности в светлое и темное время суток установлена также с помощью критерия Тьюки ($T = 0,029$ при $p < 0,05$).

В декабре при анализе распределения рыб установлена высокая отрицательная корреляционная связь между группами карповых и сиговых, щуковых рыб, величина связи составила $-0,88$ ($P < 0,001$) (табл.).

Корреляционная связь распределения регистрируемых таксономических групп рыб в акватории русловой ямы в светлое и темное время суток по показателю их процентной доли в структуре рыбного населения

Пара переменных (группы рыб)	Окуневые	Сиговые, щуковые	Налимовые, осетровые
Декабрь			
Карповые	0,62	$-0,88^{***}$	$-0,64$
Окуневые	1,00	$-0,60$	$-0,62$
Сиговые, щуковые	–	1,00	0,29
Март			
Карповые	0,26	$-0,89^*$	$-0,89^*$
Окуневые	1,00	$-0,60$	$-0,43$
Сиговые, щуковые	–	1,00	$0,83^*$
Апрель			
Карповые	$-0,50$	$-0,14$	$-0,86^*$
Окуневые	1,00	$-0,46$	0,29
Сиговые, щуковые	–	1,00	0,07
Декабрь–апрель			
Карповые	$<0,01$	$-0,63^{**}$	$-0,84^{***}$
Окуневые	1,00	$-0,49^*$	$-0,20$
Сиговые, щуковые	–	1,00	$0,45^*$

* Корреляция значима на уровне $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

В марте также выявлена высокая отрицательная корреляционная связь при анализе распределения рыб группы карповых с группами налимовых и осетровых, сиговых и щуковых: $-0,89$ ($P < 0,05$), при этом распределение последних двух групп рыб коррелировало между собой положительно, связь была высокой $0,83$ ($P < 0,05$). В апреле установлена высокая отрицательная корреляционная связь при анализе распределения рыб группы карповых с группой налимовых рыб, показатель связи составил $-0,86$ ($P < 0,05$). При анализе особенностей вертикального распределения за весь период наблюдений также выявлена заметная и высокая отрицательная корреляционная связь между группами карповых рыб и группами сиговых и щуковых, налимовых и осетровых, показатель связи составил $-0,63$ ($P < 0,05$) и $-0,84$ ($P < 0,001$) соответственно. Умеренная отрицательная корреляция отмечена при анализе распределения группы окуневых рыб с группой сиговых и щуковых ($-0,49$ при $P < 0,05$). Умеренная положительная корреляционная связь обнаружена при сравнительном анализе распределения групп сиговых и щуковых с группой налимовых и осетровых рыб, величина связи составила $0,45$ ($P < 0,05$).

В остальных случаях статистически достоверных связей между рассматриваемыми таксономическими группами рыб за весь период наблюдений и в отдельные месяцы не выявлено.

Обсуждение

Изучение природы физиологических и поведенческих характеристик, связанных с приспособленностью к факторам внешней среды, важно для лучшего понимания того, как популя-

ции рыб могут реагировать на их изменение, в частности [7], у видов, распространенных в умеренных и высоких широтах, решающее значение имеет способность мобилизовать запасы энергии для компенсации ее низкого внешнего потребления в зимний период [8], поскольку показано [9], что рыбы пространственно ограничены и сталкиваются с изменением физической среды обитания из-за образования льда [7]. В связи с этим энергия, полученная в теплые месяцы года, очень важна для выживания рыб в течение зимы [9].

Для успешного преодоления зимних условий у особей рыб, помимо накопления энергии перед зимой, отмечают и минимизацию ее потребления в зимний период, т. е. накопление и истощение липидов является неотъемлемой частью успешного преодоления сниженных показателей метаболизма и уровней активности, связанных с холодными зимними периодами жизненного цикла [9]. Для сохранения энергии в зимний период многие виды рыб выбирают глубоководные участки с меньшим воздействием переменных водных течений различной интенсивности [7].

К данным участкам относят «временно ограниченные биотопы» – зимовальные русловые ямы, играющие важную роль в сохранении водных биологических ресурсов, в том числе и ценных видов рыб всего Обь-Иртышского бассейна. Их наличие и невысокая удаленность друг от друга позволяют особям рыб прерывать длительные и энергозатратные сезонные миграции, что, в свою очередь, позволяет снизить их гибель и траты энергии при неблагоприятных условиях зимнего периода, связанного с истощением запасов липидов [10]. Выбор данных участков обусловлен совокупностью характеристик гидрологического режима участка водоема или водотока и гидравлических предпочтений конкретных видов рыб: экспериментально на молоди кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) показано [11], что в зимних условиях и без возможности кормления рыба выбирает участки водотока с большей глубиной, низкой скоростью и низкой, но не минимальной интенсивностью турбулентности и деформацией поля потока. Выбор аналогичных глубоководных участков в зимний период показан для карповых [12], образующих малоподвижные скопления [13], щуки [14], осетровых [15], судака [16] и лососевых рыб [13], что, в свою очередь, позволяет рыбам снизить активность их метаболизма [9], в результате чего снижается скорость их истощения.

Таким образом, наличие скоплений рыб на данных участках реки обусловлено поведением рыб и средой обитания, при этом в результате ограниченного или малоподвижного образа жизни особи рыб могут быть более восприимчивы к негативным действиям различных факторов [15]. На примере крупнейшей пресноводной осетровой рыбы Северной Америки – озерного осетра (*Acipenser fulvescens* Rafinesque) в зимний период в реке Южный Саскачеван (Канада) показано [15], что особи данного вида демонстрировали в это время высокую агрегацию и малоподвижный образ жизни (до 0,2 км/день), агрегация возрастает в период, предшествующий зимовке (условиям ледового покрытия). Отмечают приуроченность данного вида рыб в исследуемый период к участку реки, характеризующемуся наибольшими глубинами и замедленной скоростью течения, в результате чего освоение наблюдается только на акватории <0,1 % от общей доступной площади [15]. При этом молодь осетра (<11,5 см) проявляет большую агрегацию, чем взрослые особи [15].

Батиметрические и гидравлические особенности в акватории Горнослинкинской русловой зимовальной ямы (перепад глубин, наличие гидродинамической тени, циркуляционные течения, гетерогенность структуры потока) создают комплекс условий, обеспечивающих пониженные затраты энергии в сложный зимне-весенний период, в результате чего происходит формирование скоплений рыб в акватории данного участка с показателями средней плотности от 1 171 до 50 экз./га в декабре и апреле соответственно. Снижение показателя плотности происходит за счет того, что с повышением температуры воды от 3,7 до 6,5 °С возрастает активность рыб [15], в аналогичный зимне-весенний период (декабрь–апрель) данную закономерность отмечают у осетровых рыб: расстояние между особями возрастает, при этом выбор предпочитаемой глубины смещается к меньшему показателю, т. е. происходит уход рыбы из глубоководных участков [15]. Дополнительно следует отметить, что снижение числа рыб в весенний период также может быть обусловлено наступлением пика сезонного миграционного поведения карповых рыб в весенний период, который наступает при диапазоне температур 4–8 °С [17], при этом необходимо учитывать, что именно карповые и окуневые рыбы в исследуемой акватории являются доминирующими группами по численности. Несмотря на пониженные траты энергии в акватории русловой зимовальной ямы снижение численности рыб также может происходить в результате их повышенной зимней смертности [4].

Температурные предпочтения гидробионтов ограничены физиологическими рамками, в пределах которых виды рыб используют стратегии, позволяющие справиться с отрицательным действием факторов (низкими температурами, низким уровнем кислорода и пищи), характерными для зимних условий [3]. Большинство пресноводных рыб имеют предпочтительную температуру >4 °С, но максимальная температура, доступная зимой, обычно составляет ≤ 4 °С [9], в нашем случае в декабре температура составила 3,7 °С и только в марте превысила 4 °С на 0,5 °С. Повышение температуры воды в исследуемый период у хищных видов рыб приводит к повышению метаболических потребностей [4], приводящих к усилению «пресса» хищников на жертв, в результате чего также может происходить отмеченное снижение плотности рыб.

В данных условиях оптимальной стратегией зимнего выживания будет являться компромисс определенной степени между риском смертности от голода или хищничества [18], который возможно «регулировать» [3], миграциями в более коротких временных и пространственных масштабах, чем при более длительных и протяженных сезонных миграциях. Такое перемещение рыб называют «суточной вертикальной миграцией – СВМ» (Diel vertical migration – DVM) [3, 19, 20], при которой рыба мигрирует вверх и вниз в толще воды; данная закономерность встречается у ряда видов пресноводных рыб. При этом основным непосредственным триггером СВМ у них является резкое изменение интенсивности света [3, 19, 20], которое в сумерках запускает подъем рыб в толщу воды, а на рассвете – погружение ко дну. Основные причины СВМ – поддержание эффективности биоэнергетических трат, кормление и избегание хищников, однако ни один из этих факторов сам по себе не может объяснить СВМ во всех случаях [3, 20], в связи с этим данную особенность необходимо рассматривать на основе сложной многофакторной гипотезы, включающей в себя совокупность представленных факторов, сила каждого из которых может варьировать в различных местообитаниях [3].

В акватории ямы в течение всего периода наблюдений происходило увеличение плотности рыб в темное время суток и снижение – в светлое, данная закономерность объясняется особенностями суточной активности рыб и отмечена для различных видов: в светлое время особи рыб преимущественно используют придонные и прибрежные неоднородности [21], в темное время укрытие ими осваивается в гораздо меньшей степени [22], однако наличие хищников стимулирует жертву на более длительное использование укрытий [23]. На примере молоди лососевых рыб показано [22], что кормление в дневное время выгодно с точки зрения быстрого получения пищи, но неоптимально с точки зрения риска нападения хищников [22, 23], в связи с этим суточные модели активности также являются результатом сложного компромисса между ростом и выживанием, при этом в зимний период поиск пищи в темное время суток является более безопасным в расчете на единицу полученного корма, по сравнению со светлым временем суток, несмотря на значительно сниженную эффективность поиска пищи при ночной освещенности [22]. В зимний период щука имеет четко выраженную суточную динамику активности – максимальную в дневной период, наименьшую в ночной [24], при этом старается избегать высоких скоростей потока [24], концентрируясь в этот период времени у дна и поверхности льда, где в результате силы трения скорости потока минимальны, что дополнительно объясняет необходимость использования укрытий мирными видами рыб в дневное время. Дополнительно установлено [23], что в зимний период низкая температура воды (3 °С) и присутствие хищника (налима) аналогичным образом снижают активность других видов рыб, являющихся по отношению к нему добычей, что, в свою очередь, и приводит к изменению характера их распределения в зимних условиях [23].

Повышенная суточная динамика активности рыб выявлена [15] в течение всего года, несмотря на сезонные изменения температуры и длительную темноту, вызванную ледовым покрытием, и объясняется способностью рыб поддерживать суточную активность в широком спектре условий окружающей среды на основе поведения и физиологических механизмов, что, в свою очередь, является способностью адаптироваться к сезонно изменчивой среде. При этом в различные сезоны года с изменением температуры воды у различных видов рыб могут изменяться как скорости, так и диапазоны перемещений [15].

Особенности вертикального перераспределения карповых рыб в акватории ямы в исследуемый период и их уход в горизонты водной толщи с относительно меньшей долей хищников, по всей видимости, обусловлены преимущественно защитой от них, поскольку на протяжении всего периода отмечается высокая отрицательная корреляция при сравнительном анализе распределе-

ния данной группы рыб с представителями хищников (налимовые, сиговые, щуковые). Необходимо отметить, что распределение хищников коррелировало между собой положительно. Налим (*Lota lota*) – вид, который наиболее активен зимой и мало двигается летом [25]. При более высоких летних температурах его питание и основной метаболизм снижаются, зимой он является эффективным бентосоядным и рыбаоядным хищником [25]. Холодололюбивые виды рыб обладают большей способностью к устойчивой активности при низких температурах воды в зимний период, что позволяет им лучше использовать возможности кормления в этот сезон года [9], в видовой структуре рыбного населения русловой ямы к этим видам относятся нельма и налим.

Для того чтобы минимизировать отношение риска смертности к приросту энергии при реализации жизненного цикла, необходимы определенные адаптивные поведенческие стратегии с использованием сложности среды обитания, в связи с этим считается, что самая известная стратегия – это вертикальная миграция гидробионтов [2, 3].

В [19] показано, что в водоемах Финляндии модель поведения рыб в естественной среде, обусловленная сменой дня и ночи, сохраняется в водах в условиях развитого ледового покрытия и снега, как и в нашем исследовании: в светлое время суток освоение акватории ямы более локальное, в темное – с большим охватом площади исследуемой акватории. Таким образом, СВМ является генетически фиксированной [19], обусловленной внутренним циркадным ритмом животных.

Заключение

Таким образом, в акватории зимовальной русловой ямы в условиях ледового покрытия установлена суточная вертикальная миграция рыб и их перераспределение, что является адаптивной стратегией выживания – карповые избегают хищных рыб, меняя свою суточную локацию как в горизонтальном, так и вертикальном аспекте: при наступлении темного времени суток возрастает плотность рыб, при этом для снижения агрегации рыб увеличивается и площадь осваиваемой акватории. С повышением температуры воды от декабря к апрелю плотность рыб в акватории ямы снижается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mehdi H., Lau S. C., Synyshyn C., Salena M. G., Morphet M. E., Hamilton J., Muzzatti M. N., McCallum E. S., Midwood J. D., Balshine S. A. Comparison of passive and active gear in fish community assessments in summer versus winter // Fisheries Research. 2021. N. 242. 106016. DOI:10.1016/j.fishres.2021.106016.
2. Hays G. C. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations // Hydrobiologia. 2003. N. 503. P. 163–170. DOI.org/10.1023/B:HYDR.0000008476.23617.b0.
3. Mehner T. Diel vertical migration of freshwater fishes - proximate triggers, ultimate causes and research perspectives // Freshwater Biology. 2012. N. 57 (7). P. 1342–1359. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02811.x.
4. Hurst T. P. Causes and consequences of winter mortality in fishes // Journal of Fish Biology. 2007. N. 71. P. 315–345.
5. Алдохин А. С., Чемагин А. А. Использование гидроакустического оборудования в период ледового покрытия водоемов // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. 2018. № 2 (66). С. 84–89. DOI: 10.24143/1812-9498-2018-2-84-89.
6. Borisenko E. S., Degtev A. I., Mochev A. D., Pavlov D. S. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysh basin are investigated // Journal of Ichthyology. 2006. N. 46 (2). P. 227–234. DOI: 10.1134/S0032945206110130.
7. Brown R. S., Hubert W. A., Daly S. F. A Primer on winter, ice, and fish: what fisheries biologists should know about winter ice processes and stream-dwelling fish // Fisheries. 2011. N. 36 (1). P. 8–26. DOI: 10.1577/03632415.2011.10389052.
8. Crespel A., Bernatchez L., Garant D., Audet C. Genetically based population divergence in overwintering energy mobilization in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Genetica. 2013. N. 141 (1-3). P. 51–64. DOI: 10.1007/s10709-013-9705-x.
9. Fernandes T., McMeans B. C. Coping with the cold: energy storage strategies for surviving winter in freshwater fish // Ecography. 2019. N. 42 (12). P. 2037–2052. DOI: 10.1111/ecog.04386.
10. Weber C., Nilsson C., Lind L., Alfredsen K. T., Polvi L. E. Winter disturbances and riverine fish in temperate and cold regions // BioScience. 2013. N. 63 (3). P. 199–210. DOI: 10.1525/bio.2013.63.3.8.
11. Tullos D., Walter C. Fish use of turbulence around wood in winter: physical experiments on hydraulic variability and habitat selection by juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // Environmental Biology of Fishes. 2014. N. 98 (5). P. 1339–1353. DOI: 10.1007/s10641-014-0362-4.
12. Heermann L., Borcharding J. Winter short-distance migration of juvenile fish between two floodplain water bodies of the Lower River Rhine // Ecology of Freshwater Fish. 2006. N. 15. P. 161–168.

13. Jurajda P., Roche K., Halačka K., Mrkvová M., Zúkal J. Winter activity of common bream (*Abramis brama* L.) in a European reservoir // Fisheries Management and Ecology. 2018. N. 25 (3). P. 163–171. DOI: 10.1111/fme.12275.
14. Kobler A., Klefoth T., Wolter C., Fredrich F., Arlinghaus R. Contrasting pike (*Esox lucius* L.) movement and habitat choice between summer and winter in a small lake // Hydrobiologia. 2008. N. 601 (1). P. 17–27. DOI: 10.1007/s10750-007-9263-2.
15. Thayer D., Ruppert J. L. W., Watkinson D., Clayton T., Poesch M. S. Identifying temporal bottlenecks for the conservation of large-bodied fishes: Lake Sturgeon (*Acipenser fulvescens*) show highly restricted movement and habitat use over-winter // Global Ecology and Conservation. 2017. N. 10. P. 194–205. DOI: 10.1016/j.gecco.2017.03.008.
16. Huuskonen H., Piironen J., Syväranta J., Eronen R., Biasi C., Kiiskinen P., Kortet R., Vainikka A. Diet and movements of pikeperch (*Sander lucioperca*) in a large oligotrophic lake with an exceptionally high pikeperch yield // Ecology of Freshwater Fish. 2019. N. 28 (4). P. 533–543. DOI: 10.1111/eff.12495.
17. Horký P., Slavík O. Diel and seasonal rhythms of asp *Leuciscus aspius* (L.) in a riverine environment // Ethology Ecology & Evolution. 2016. N. 29 (5). P. 449–459. DOI: 10.1080/03949370.2016.1230560.
18. Bull C. D., Metcalfe N. B., Mangel M. Seasonal matching of foraging to anticipated energy requirements in anorexic juvenile salmon // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 1996. N. 263 (1366). P. 13–18. DOI: 10.1098/rspb.1996.0003.
19. Jurvelius J., Marjomki T. J. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference? // Freshwater Biology. 2008. N. 53. P. 2287–2294. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x.
20. Gutowsky L. F. G., Harrison P. M., Martins E. G., Leake A., Patterson D. A., Power M., Cooke S. J. Diel vertical migration hypotheses explain size-dependent behaviour in a freshwater piscivore // Animal Behaviour. 2013. N. 86 (2). P. 365–373. DOI: 10.1016/j.anbehav.2013.05.027.
21. Gliwicz M. Z., Slon J., Szykarczyk I. Trading safety for food: evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge // Freshwater Biology. 2006. N. 51 (5). P. 823–839. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01530.x.
22. Metcalfe N. B., Fraser N. H. C., Burns M. D. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon // Journal of Animal Ecology. 1999. N. 68. P. 371–381.
23. Filipsson K., Bergman E., Österling M., Erlandsson A., Greenberg L., Watz J. Effects of temperature and a piscivorous fish on diel winter behaviour of juvenile brown trout (*Salmo trutta*) // Freshwater Biology. 2019. N. 64 (10). P. 1797–1805. DOI: 10.1111/fwb.13371.
24. 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. N. 23. P. 373–382. DOI: 10.1111/eff.12090.
25. Hölker F., Volkmann S., Wolter C., Peter L. M. van Dijk, Hardewig I. Colonization of the freshwater environment by a marine invader: How to cope with warm summer temperatures? // Evolutionary Ecology Research. 2004. N. 6. P. 1123–1144.

Статья поступила в редакцию 17.06.2021

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

Андрей Александрович Чемагин – канд. биол. наук; старший научный сотрудник группы экологии гидробионтов; Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук; Россия, 626152, Тобольск; ChemaginAA@yandex.ru.



DIEL AND INTER-SEASONAL DYNAMICS OF SPATIAL DISTRIBUTION OF FISH IN WATER AREA OF WINTERING RIVERBED DEPRESSION

A. A. Chemagin

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

Abstract. To study the dynamics of the spatial distribution of fish under ice cover the research was carried out in the water area of the riverbed depression located in the lower reaches of the Ir-

tysh River (Western Siberia, Tyumen region). The research was conducted by using the hydroacoustic method based on a computerized hydroacoustic software-hardware complex. It was found that, in the diurnal aspect, throughout the entire observation period (December - April), the number of fish in the riverbed increases during the dark period of the day, and during the light period it decreases. The dominant groups of fish change with the change of the period of the day: December - cyprinids prevail in the dark period of the day, in March and April - in the light period of the day, the rest of the time the group of percids predominated. With an increase in water temperature from December to April from 3.7 to 6.5 °C, it was noted that the density of fish decreases from 184 to 8 sp/hect. in the daytime and from 2157 to 91 sp/hect. at night (dark period), respectively. Fish explore the horizons of the water column of the riverbed depression during the day and night from the surface to the bottom with the highest density indicators near the surface, except - the daytime in December. With increasing density of fish at nightfall at the same time, there was an increase used water area of riverbed depression. In the vertical aspect, cyprinids avoid predators (pike, inconnu, burbot) in the diurnal dynamics; the distribution of cyprinids has a significant negative correlation with the distribution of the second group of fish. Thus, the features of the vertical and horizontal distribution of fish in the diurnal dynamics throughout the entire observation period are the strategy of their survival: for prey - escape from predators, for predators - search for food objects.

Key words: wintering pit, water area of the channel depression, ice cover, vertical migration of fish, time of day, fish density, daily dynamics of activity.

For citation: Chemagin A. A. Diel and inter-seasonal dynamics of spatial distribution of fish in water area of wintering riverbed depression. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2021;3:55-68. (In Russ.) DOI: 10.24143/2073-5529-2021-3-55-68.

REFERENCES

1. Mehdi H., Lau S. C., Synyshyn C., Salena M. G., Morphet M. E., Hamilton J., Muzzatti M. N., McCallum E. S., Midwood J. D., Balshine S. A. Comparison of passive and active gear in fish community assessments in summer versus winter. *Fisheries Research*, 2021, no. 242, 106016. DOI:10.1016/j.fishres.2021.106016.
2. Hays G. C. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 2003, no. 503, pp. 163-170. DOI.org/10.1023/B:HYDR.0000008476.23617.b0.
3. Mehner T. Diel vertical migration of freshwater fishes - proximate triggers, ultimate causes and research perspectives. *Freshwater Biology*, 2012, no. 57 (7), pp. 1342-1359. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02811.x.
4. Hurst T. P. Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology*, 2007, no. 71, pp. 315-345.
5. Aldokhin A. S., Chemagin A. A. Ispol'zovanie gidroakusticheskogo oborudovaniia v period ledovogo pokrytiia vodoemov [Using hydroacoustic equipment during ice coverage of reservoirs]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2018, no. 2 (66), pp. 84-89. DOI: 10.24143/1812-9498-2018-2-84-89.
6. Borisenko E. S., Degtev A. I., Mochek A. D., Pavlov D. S. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysh basin are investigated. *Journal of Ichthyology*, 2006, no. 46 (2), pp. 227-234. DOI: 10.1134/S0032945206110130.
7. Brown R. S., Hubert W. A., Daly S. F. A Primer on winter, ice, and fish: what fisheries biologists should know about winter ice processes and stream-dwelling fish. *Fisheries*, 2011, no. 36 (1), pp. 8-26. DOI: 10.1577/03632415.2011.10389052.
8. Crespel A., Bernatchez L., Garant D., Audet C. Genetically based population divergence in overwintering energy mobilization in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Genetica*, 2013, no. 141 (1-3), pp. 51-64. DOI: 10.1007/s10709-013-9705-x.
9. Fernandes T., McMeans B. C. Coping with the cold: energy storage strategies for surviving winter in freshwater fish. *Ecography*, 2019, no. 42 (12), pp. 2037-2052. DOI: 10.1111/ecog.04386.
10. Weber C., Nilsson C., Lind L., Alfredsen K. T., Polvi L. E. Winter disturbances and riverine fish in temperate and cold regions. *BioScience*, 2013, no. 63 (3), pp. 199-210. DOI: 10.1525/bio.2013.63.3.8.
11. Tullos D., Walter C. Fish use of turbulence around wood in winter: physical experiments on hydraulic variability and habitat selection by juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Environmental Biology of Fishes*, 2014, no. 98 (5), pp. 1339-1353. DOI: 10.1007/s10641-014-0362-4.
12. Heermann L., Borcharding J. Winter short-distance migration of juvenile fish between two floodplain water bodies of the Lower River Rhine. *Ecology of Freshwater Fish*, 2006, no. 15, pp. 161-168.
13. Jurajda P., Roche K., Halačka K., Mrkvová M., Zukal J. Winter activity of common bream (*Abramis brama* L.) in a European reservoir. *Fisheries Management and Ecology*, 2018, no. 25 (3), pp. 163-171. DOI: 10.1111/fme.12275.

14. Kobler A., Klefoth T., Wolter C., Fredrich F., Arlinghaus R. Contrasting pike (*Esox lucius* L.) movement and habitat choice between summer and winter in a small lake. *Hydrobiologia*, 2008, no. 601 (1), pp. 17-27. DOI: 10.1007/s10750-007-9263-2.
15. Thayer D., Ruppert J. L. W., Watkinson D., Clayton T., Poesch M. S. Identifying temporal bottlenecks for the conservation of large-bodied fishes: Lake Sturgeon (*Acipenser fulvescens*) show highly restricted movement and habitat use over-winter. *Global Ecology and Conservation*, 2017, no. 10, pp. 194-205. DOI: 10.1016/j.gecco.2017.03.008.
16. Huuskonen H., Piironen J., Syväranta J., Eronen R., Biasi C., Kiiskinen P., Kortet R., Vainikka A. Diet and movements of pikeperch (*Sander lucioperca*) in a large oligotrophic lake with an exceptionally high pikeperch yield. *Ecology of Freshwater Fish*, 2019, no. 28 (4), pp. 533-543. DOI: 10.1111/eff.12495.
17. Horký P., Slavík O. Diel and seasonal rhythms of asp *Leuciscus aspius* (L.) in a riverine environment. *Ethology Ecology & Evolution*, 2016, no. 29 (5), pp. 449-459. DOI: 10.1080/03949370.2016.1230560.
18. Bull C. D., Metcalfe N. B., Mangel M. Seasonal matching of foraging to anticipated energy requirements in anorexic juvenile salmon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 1996, no. 263 (1366), pp. 13-18. DOI: 10.1098/rspb.1996.0003.
19. Jurvelius J., Marjomki T. J. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference? *Freshwater Biology*, 2008, no. 53, pp. 2287-2294. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x.
20. Gutowsky L. F. G., Harrison P. M., Martins E. G., Leake A., Patterson D. A., Power M., Cooke S. J. Diel vertical migration hypotheses explain size-dependent behaviour in a freshwater piscivore. *Animal Behaviour*, 2013, no. 86 (2), pp. 365-373. DOI: 10.1016/j.anbehav.2013.05.027.
21. Gliwicz M. Z., Slon J., Szykarczyk I. Trading safety for food: evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge. *Freshwater Biology*, 2006, no. 51 (5), pp. 823-839. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01530.x.
22. Metcalfe N. B., Fraser N. H. C., Burns M. D. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology*, 1999, no. 68, pp. 371-381.
23. Filipsson K., Bergman E., Österling M., Erlandsson A., Greenberg L., Watz J. Effects of temperature and a piscivorous fish on diel winter behaviour of juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology*, 2019, no. 64 (10), pp. 1797-1805. DOI: 10.1111/fwb.13371.
24. 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, no. 23, pp. 373-382. DOI: 10.1111/eff.12090.
25. Hölker F., Volkmann S., Wolter C., Peter L. M. van Dijk, Hardewig I. Colonization of the freshwater environment by a marine invader: How to cope with warm summer temperatures? *Evolutionary Ecology Research*, 2004, no. 6, pp. 1123-1144.

The article submitted to the editors 17.06.2021

INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

Andrey A. Chemagin – Candidate of Biology; Senior Researcher of the Group of Ecology of Aquatic Organisms; Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Russia, 626152, Tobolsk; ChemaginAA@yandex.ru.

