

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В РУСЛОВОЙ ЯМЕ И СОПРЯЖЕННЫХ ВОДОЕМАХ (ЭФФЕКТЫ ОСВЕЩЕННОСТИ И ТУРБУЛЕНТНОСТИ)

А. А. Чемагин

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

Исследования выполнены гидроакустическим методом в период открытой воды (весна) в акватории зимовальной русловой ямы р. Иртыш и сопряженных с ней водоемах (Западная Сибирь, Российская Федерация) в 2017 г. В совокупности исследуемые водоемы образуют ламинарно-турбулентную систему, т. к. различаются по интенсивности и направленности течений, которые формируют определенную степень турбулентности и мутности. Установлено, что в темное время суток плотность рыбного населения возрастает в акватории водоема с самыми высокими показателями турбулентности и мутности – 166 NTU (р. Иртыш), при этом снижается в остальных: р. Конда (20,75 NTU) и лентической части русловой ямы (25 NTU). В акваториях сопряженных водоемов увеличение доли мирных рыб сопровождается снижением доли хищных, а при возрастании хищных доля карповых рыб, наоборот, снижается. Достоверное отличие ( $P < 0,001$ ) по показателю плотности рыб отмечено именно в темное время суток. Установлено, что из 2-х факторов – времени суток и турбулентности – на переменную среднюю плотность рыбного населения второй фактор оказывает значимый достоверный эффект ( $F = 18,518$ ;  $P < 0,001$ ), при этом данные факторы достоверно взаимодействуют ( $F = 3,982$ ;  $P = 0,037$ ). Показано, что происходит переход мирных рыб в визуально и гидродинамически наиболее сложный для поиска кормовых объектов участок, что, по всей видимости, является элементом снижения риска хищничества. Таким образом, установлено достоверное влияние абиотического фактора турбулентности и, соответственно, возникающей мутности при взаимодействии с фактором освещенности на формирование повышенной концентрации рыб в акватории русловой зимовальной ямы в период открытой воды.

**Ключевые слова:** русловая яма, плотность рыб, лентическая часть, лотическая часть, турбулентность, мутность, суточная динамика, снижение риска хищничества.

**Для цитирования:** Чемагин А. А. Распределение рыб в русловой яме и сопряженных водоемах (эффекты освещенности и турбулентности) // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. № 4. С. 42–54. DOI: 10.24143/2073-5529-2019-4-42-54.

### Введение

Суточная динамика выбора мест обитания является широко распространенным явлением среди гидробионтов от пресноводных беспозвоночных [1, 2] до морских бентических рыб [3]. Наиболее вероятными причинами суточной миграции рыб считают перемещение за кормовыми организмами или снижение риска хищничества [2, 4–6]. В качестве укрытий от хищников гидробионты используют древесные остатки, водные растения [2, 7], пространства между булыжниками и т. д. При этом в последнее время все больше внимания уделяется изучению использования свойств водной среды (мутность, турбулентность, скорость течения) водными организмами в качестве защиты от хищников. Подобные условия наблюдаются на участках р. Иртыш в акваториях русловых ям, которые являются зимовальными участками для рыб, в том числе и ценных [8]. Однако причины концентрации рыб на данных участках в благоприятный гидрохимический период открытой воды остаются не до конца выясненными.

В связи с этим *целью работы* стало изучение распределения рыб в период открытой воды в акватории зимовальной русловой ямы и сопряженных с ней водоемах, различающихся по степени турбулентности и мутности.

### Материал и методика

Исследования выполнены в весенний период (15, 17, 24, 25 мая 2017 г.) в акватории Кондинской русловой зимовальной ямы (рис. 1), расположенной в Ханты-Мансийском районе ХМАО – Югры Тюменской области в координатах 60° 42' 28,21" N, 69° 40' 34,88" E.

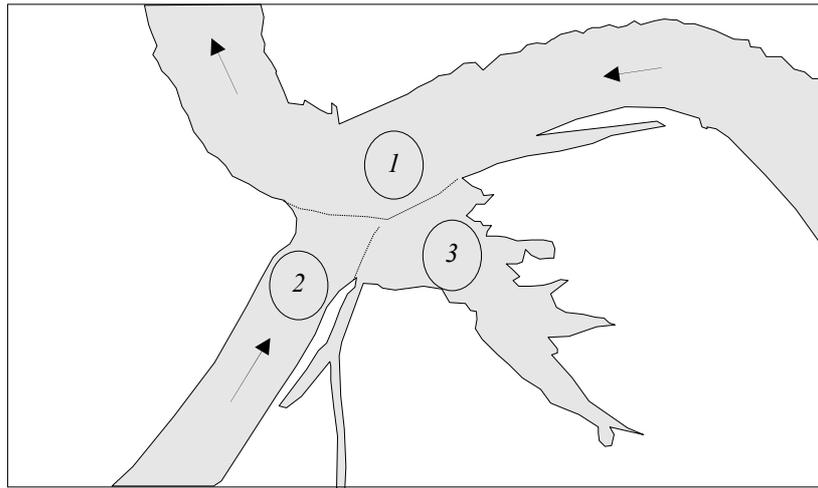


Рис. 1. Карта-схема района исследований:  
 1 – р. Иртыш (лотическая часть ямы); 2 – р. Конда; 3 – лентическая часть ямы  
 (стрелками показано направление течения рек, пунктиром – границы исследуемых участков)

Гидроакустическая съемка проводилась компьютеризированным гидроакустическим комплексом PanCog с рабочими частотами 50 и 200 кГц, съемка осуществлялась с борта маломерного судна согласно общепринятым методикам [9] (передвигались зигзагами). Файлы гидроакустической съемки обрабатывали приложениями PanCog и Тахопому. По форме плавательного пузыря рыб разделяли на группы: карповые, окуневые, сиговые-щучковые, осетровые-налимовые [10]. Измерение мутности воды выполняли с помощью многопараметрической системы оценки качества воды HoriBa (Япония). Освещенность измеряли люксметром Ю-116 в люксах (Лк), в светлое (с 12.00 до 15.00 ч) и темное (с 23.00 до 02.00 ч) время суток. Для контроля видового состава рыб применяли лов контрольными ставными и плавными сетями (размер ячеи 14, 25, 35, 45, 55, 65 мм, длина сети 35–75 м).

Статистический анализ проводили в программе Statistica 10 (Statsoft, США).

Для оценки достоверности различия плотности рыб в светлое и темное время суток, а также различия водоемов по показателю мутности использовали критерий Тьюки (дисперсионный анализ ANOVA). Для оценки воздействия факторов турбулентности водоемов и времени суток (светлое, темное) на показатель плотности рыб, а также взаимодействия данных факторов использовали многофакторный дисперсионный анализ ANOVA.

### Результаты исследований и их обсуждение

Кондинская русловая яма – участок р. Иртыш, расположен в географических координатах 60° 42' 28,21" N, 69° 40' 34,88" E. Состоит из лотической и лентической частей площадью 117 и 42,6 га соответственно (см. рис. 1). Первый расположен в русле Иртыша, на его меандре, максимальные глубины в период исследований превышали отметку 43 м. Лентический участок русловой ямы расположен в левобережной пойме, глубины достигали 10 м. Два участка ямы (лотический и лентический) разделены затапливаемым берегом, заросшим кустарниками ивы.

Устьевой участок р. Конда сопряжен с лотической и лентической частью Кондинской русловой ямы, находится также в левобережной части р. Иртыш, площадь исследуемого участка 77,5 га, максимальные глубины 12 м.

По характеру направленности, сложности и интенсивности течений исследуемые участки в макромасштабе отнесены к 3-м типам водных объектов. Лотическая часть имеет ряд разнонаправленных высокоинтенсивных и встречающихся между собой струй потока, расположена на участке извитой меандры и является *высокотурбулентным* участком потока. В лентической части русловой ямы перемещение вод происходит преимущественно при ветровом перемешивании, изменении уровня вод в сопряженных участках системы (р. Иртыш и р. Конда). Данный участок является *низкотурбулентным* водоемом, водообмен замедлен. В акватории третьего

исследуемого участка рассматриваемой системы – устьевого участка р. Конда – преобладает прямолинейное течение, рассматриваемый участок является ламинарным со *средней степенью турбулентности* потока.

В совокупности сопряженные исследуемые водные объекты образуют *ламинарно-турбулентную среду* в пределах водной экосистемы.

Несмотря на отсутствие естественного течения в лентической части русловой ямы, этот участок по среднему показателю мутности сопоставим с р. Конда: 25 и 20,75 единиц соответственно. При этом данные участки достоверно отличались от лотической части русловой ямы по показателю мутности ( $P < 0,001$ ), среднее значение которого для р. Иртыш в период исследований составило 166 единиц (рис. 2, табл. 1).

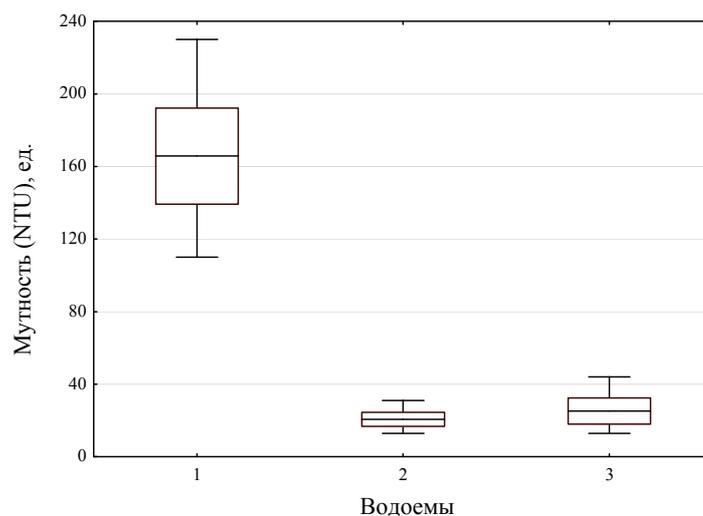


Рис. 2. Диаграмма размаха показателя мутности (нефелометрические единицы, NTU) водоемов в период исследований (линия – среднее значение; столбец – доверительный интервал при  $P < 0,05$ ; усы – размах min-max):

1 – р. Иртыш (лотическая часть ямы); 2 – р. Конда; 3 – лентическая часть ямы

Таблица 1

Дисперсионный анализ достоверности отличия мутности исследуемых водоемов по уровню значимости ( $P$ ) критерия Тьюки

Участок исследуемой акватории	Иртыш	Конда	Лентическая часть
Иртыш	–	< 0,001	< 0,001
Конда	< 0,001	–	0,897
Лентическая часть	< 0,001	0,897	–

В темное время суток (23.00 – 02.00 ч) освещенность изменялась от 0,5 до 0 Лк, в светлое время (12.00 – 15.00 ч) в пределах  $59 \cdot 10^3$  до  $45 \cdot 10^3$  Лк.

По результатам контрольного лова рыбное население представлено видами бореального фаунистического комплекса Нижне-Иртышского зоогеографического района фауны рыб (наиболее массово представлены карповые, окуневые, в меньшей степени – щука, налим, сиговые и осетровые рыбы).

В результате дистанционного эхометрического зондирования исследуемых акваторий установлено, что наблюдается динамика плотности как в суточном аспекте, так и в зависимости от интенсивности турбулентности: в акватории высокотурбулентного участка русловой ямы на извитой меандре р. Иртыш максимальные плотности наблюдаются в темное время суток: 4 749, 4 900, 4 049, 3 625 экз./га соответственно, в светлое время показатель средней плотности рыб на данном участке составил 3 370, 3 755, 3 547, 2 549 экз./га соответственно. Превышение значения плотности рыб в ночное время составило 1,33–1,42 раза (рис. 3).

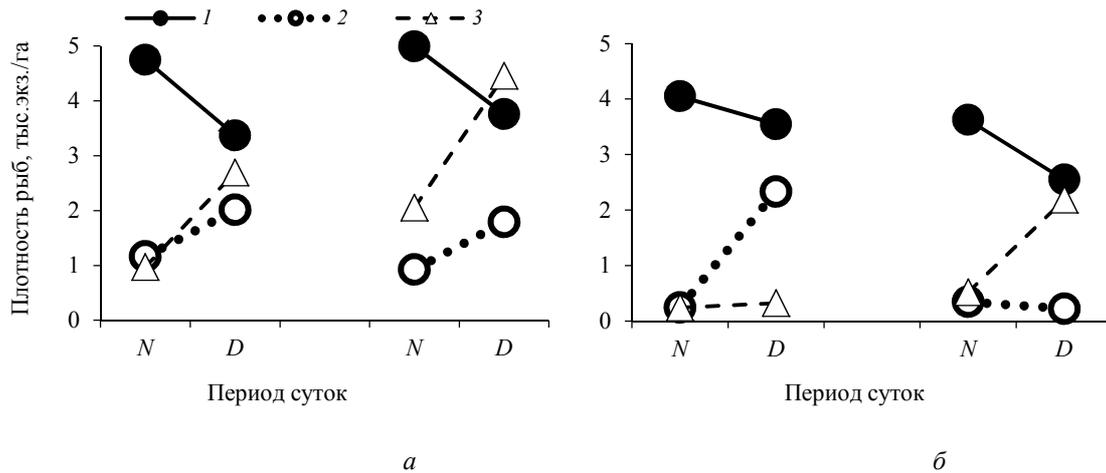


Рис. 3. Суточная динамика плотности рыб в светлое (D) и темное (N) время суток в ламинарно-турбулентной системе Кондинской русловой ямы:  
 а – 15–17 мая; б – 24–25 мая;  
 1 – р. Иртыш; 2 – р. Конда; 3 – лентическая часть

В сопряженной лентической части русловой ямы и на устьевом участке р. Конда, напротив, наибольшие показатели средней плотности отмечены в период исследований в светлое время суток: 2 695 и 2 011, 4 455 и 1 790, 323 и 2 332 экз./га соответственно. Данная закономерность не отмечена 25 мая в устье р. Конда: средняя плотность рыб в светлое время суток составила 222, а в темное – 345 экз./га, а в акватории лентической части русловой ямы наибольшее значение плотности рыб отмечено также в светлое время суток – 2 186 экз./га.

Следует отметить, что увеличение плотности рыб в высокотурбулентной части русловой ямы в темное время суток сопровождалось снижением плотности как в ламинарном потоке р. Конда, так и в наименее турбулентной лентической части, в светлое время картина прямо противоположная – плотность рыб в самой турбулентной части русловой ямы снижается, в остальных возрастает.

В результате выполненного дисперсионного анализа по показателю плотности рыб установлено, что имеется достоверный эффект времени суток на рассматриваемый показатель, именно в высокотурбулентной части русловой ямы ( $F = 6,526$ ;  $P = 0,043$ ;  $df = 1$ ), т. е. непосредственно в р. Иртыш. В остальных частях исследуемой акватории достоверного эффекта на плотность рыб в зависимости от времени суток не отмечено: р. Конда –  $F = 3,141$ ;  $P = 0,127$ ;  $df = 1$ ; лотическая часть ямы –  $F = 2,445$ ;  $P = 0,043$ ;  $df = 1$  (табл. 2).

Таблица 2

**Дисперсионный анализ ANOVA обнаружения значимого эффекта различия плотности рыбного населения в зависимости от времени суток (темное-светлое) в ламинарно-турбулентной системе Кондинской русловой ямы**

Участок исследуемой акватории	df	F	P
Иртыш	1	6,526	0,043
Конда	1	3,141	0,127
Лентическая часть	1	2,445	0,169

В результате дальнейшего анализа показателя плотности рыб между различными частями ламинарно-турбулентной системы установлено наличие статистически достоверного отличия в темное время суток: между р. Иртыш и р. Конда, лентической частью ямы ( $P < 0,001$ ); анализ между лентической частью и р. Конда в темное время не выявил достоверного отличия по показателю плотности рыб ( $P = 0,815$ ). В светлое время статистически достоверное отличие не отмечено: при сравнении р. Иртыш и р. Конда ( $P = 0,147$ ), р. Иртыш с лентической частью ямы ( $P = 0,547$ ), а также р. Конда с лентической частью русловой ямы ( $P = 0,592$ ) (табл. 3).

Таблица 3

**Достоверность различия плотности рыбного населения в различных частях ламинарно-турбулентной системы Кондинской русловой ямы в различное время суток (темное-светлое) по уровню значимости ( $P$ ) критерия Тьюки**

Участки исследуемой акватории	Темное время суток		
	Иртыш	Конда	Лентическая часть
Иртыш	–	< 0,001	< 0,001
Конда	< 0,001	–	0,815
Лентическая часть	< 0,001	0,815	
Светлое время суток			
Иртыш	–	0,147	0,547
Конда	0,147	–	0,592
Лентическая часть	0,547	0,592	–

В результате дальнейшего многофакторного дисперсионного анализа ANOVA установлено, что из 2-х факторов – времени суток и турбулентности (тип водного объекта) – на переменную средней плотности рыбного населения второй фактор оказывает значимый достоверный эффект ( $F = 18,518$ ;  $P < 0,001$ ;  $df = 2$ ), при этом данные факторы достоверно взаимодействуют ( $F = 3,982$ ;  $P = 0,037$ ;  $df = 2$ ) (табл. 4).

Таблица 4

**Достоверность наличия влияния эффектов (время суток, тип водоема) и их взаимодействия на плотность рыбного населения в различных частях ламинарно-турбулентной системы Кондинской русловой ямы**

Фактор	$df$	$F$	$P$
Время суток	1	1,361	0,259
Тип водоема	2	18,518	< 0,001
Время суток × тип водоема	2	3,982	0,037

При анализе суточной динамики структуры рыбного населения исследуемых участков системы установлено, что во всех акваториях доминировала группа карповых рыб. Так, в акватории лотической части русловой ямы (р. Иртыш) доля карповых рыб в светлое время суток варьировала в пределах 54,33–60,62 % (рис. 4, *а*, *б*), в темное время суток их доля составляла от 56,33 до 59,93 %, что незначительно отличалось от показателей в светлое время суток.

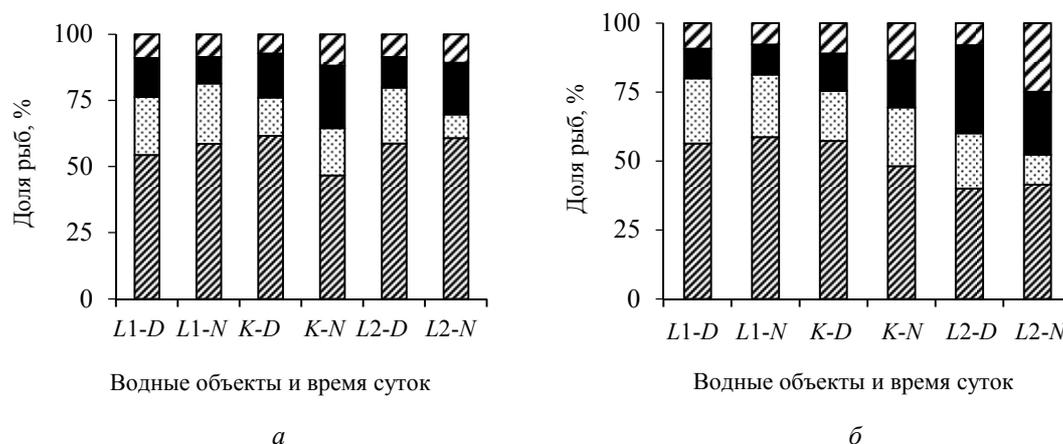


Рис. 4. Суточная динамика таксономической структуры рыбного населения в светлое (D) и темное (N) время суток в ламинарно-турбулентной системе Кондинской русловой ямы:  
*а* – 15 мая 2017 г.; *б* – 17 мая 2017 г.;  
 1 – р. Иртыш (L1); 2 – р. Конда (K); 3 – лентическая часть ямы (L2)

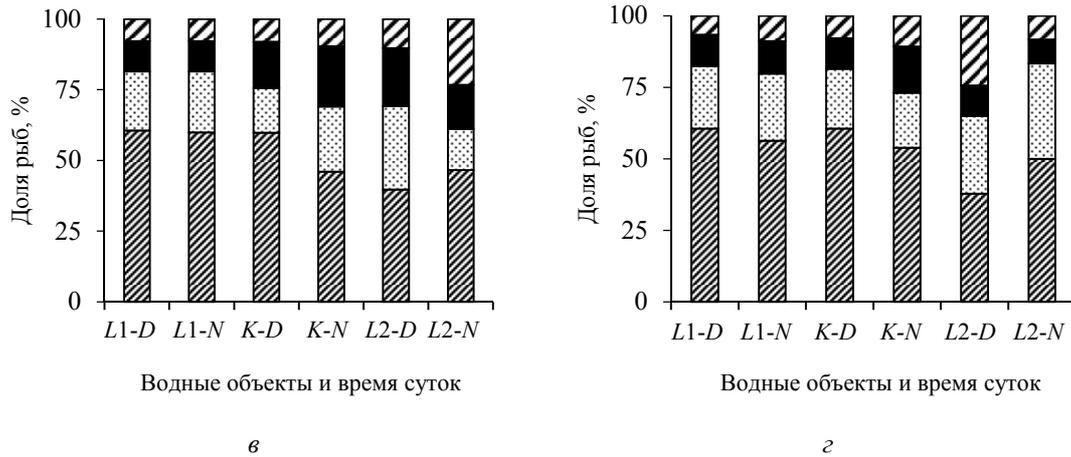


Рис. 4 (окончание). Суточная динамика таксономической структуры рыбного населения в светлое (D) и темное (N) время суток в ламинарно-турбулентной системе Кондинской русловой ямы:

а – 24 мая 2017 г.; з – 25 мая 2017 г.;  
1 – р. Иртыш (L1); 2 – р. Конда (K); 3 – лентическая часть ямы (L2)

В акваториях р. Конда и лентической части ямы доля *карповых* рыб в светлое и темное время суток подвержена большей динамике. Если в акватории лотической части русловой ямы доля карповых рыб в различное время суток сопоставима, то в р. Конда доля данной группы рыб в период исследований (15, 17, 24, 25 мая) в светлое время суток возрастала, а в темное – снижалась на 6,76–14,92 %. В акватории лентической части русловой ямы суточная динамика доли карповых рыб прямо противоположная: в светлое время происходит снижение, в темное время – увеличение на 1,45–12,16 %.

Доля *окуневых* рыб в акватории лотической части русловой ямы в светлое и темное время суток была сопоставима и составляла от 20,84 до 23,44 %, значительной динамики не отмечено. В структуре рыбного населения р. Конда и лентической части русловой ямы доля окуневых рыб варьировала более широко, разница в светлое и темное время была в пределах 1,61–7,24 и 6,3–12,22 % соответственно. В р. Конда доля окуневых рыб в светлое время суток снижалась, в темное время данный показатель либо был сопоставим, либо возрастал, в лентической части ямы наибольшие значения показателя доли рыб данной группы отмечены в светлое время суток.

Для группы рыб *сиговые-щучковые* в акватории лотической части ямы (р. Иртыш) динамика величины их доли в структуре рыбного населения в зависимости от времени суток несущественна, при этом величина доли варьировала в пределах 7,88–14,71 %. В акватории р. Конда их доля варьировала в пределах 10,68–23,7 % с тенденцией к увеличению доли в темное время суток, в лентической части русловой ямы доля данной группы рыб варьировала в пределах 8,34–32 % с преимущественным снижением показателя доли в темное время суток.

Для группы *осетровые-налимовые* установлено, что в акватории лотической части русловой ямы их доля сопоставима в светлое и темное время суток, ее значение находилось в пределах 6,65–9,25 %. В большей степени суточная динамика доли рассматриваемой группы рыб отмечена в р. Конда и лентической части ямы, разница в светлое и темное время для этих участков была в пределах 1,62–4,6 и 2,06–16,87 %, а сам показатель доли данной группы рыб варьировал в пределах 7,87–13,59 и 8–24,87 % соответственно. Следует отметить, что в р. Конда и лентической части ямы динамика доли рассматриваемой группы рыб направлена в сторону возрастания в темное время суток и снижения в светлое.

**Турбулентность и мутность.** В речном потоке рыбы подвержены его неоднородным скоростям и турбулентности, при этом могут извлекать выгоду, выбирая области потока, в которых они минимизируют энергозатраты для удержания своей станции<sup>1</sup> [11]. В результате турбулентности формируются вихри с определенными характеристиками, что позволяет рыбе распознавать

<sup>1</sup> Стация – пространственное положение объекта.

и предвидеть структуру потока [12], а также преодолевать вихревые структуры с элементами предсказуемости при наименьших биоэнергетических тратах [13, 14].

Использование турбулентной водной среды в качестве снижения риска хищничества отмечается авторами [14–19] при исследовании различных групп гидробионтов. Турбулентность играет важную роль во взаимодействии хищников и жертв: в определенной степени турбулентность приносит пользу как хищнику, увеличивая скорость его встречи с добычей [16], так и жертве, снижая успех и точность ее захвата хищником [16, 17] в результате снижения предсказуемости местоположения как хищника, так и самой жертвы [19]. В свою очередь, интенсивность турбулентности положительно коррелирует со скоростями потока [20], увеличение которых отрицательно влияет на успех захвата добычи у рыб [15]. В нашем случае по степени возрастания турбулентности водоемы расположены в следующем порядке: лентическая часть ямы – р. Конда – р. Иртыш; по степени мутности: р. Конда – лентическая часть ямы – р. Иртыш. В результате воздействия турбулентности у рыб-планктофагов снижается потребление кормовых объектов либо наблюдается переход от одних видов добычи к другим (от ветвистоусых к веслоногим ракообразным) [18].

Лотическая часть русловой ямы (меандра р. Иртыш) расположена на таком участке, где величины скорости и уровни турбулентности пространственно неоднородны [11] и превышают показатели р. Конда и лентической части, что, в свою очередь, позволяет различным видам рыб выбирать области с необходимыми условиями среды, в том числе участки с пониженной скоростью течения. Также в акватории р. Иртыш отмечены вертикальные вихревые структуры, в области которых концентрируются рыбы [8]. Энергию вихревых структур рыбы могут использовать как для удержания стаи [21], так и для перемещения вверх по течению [22].

В свою очередь, турбулентность среды может отрицательно влиять на работу сейсмочувствительного органа рыб, который используется жертвами для обнаружения хищников, следовательно, потенциально увеличивается вероятность захвата кормового объекта [19], хотя увеличение мутности, вызванное турбулентностью, также может косвенно снизить вероятность обнаружения добычи [14]. В акватории лотической части русловой ямы нами отмечен самый высокий показатель мутности из всех исследуемых участков – 166 единиц (NTU). При увеличении мутности водной среды отмечен [23, 24] переход в питании к более крупным кормовым объектам при снижении их общего потребления [23, 25, 26], а также повышенная выживаемость мирных рыб, являющихся добычей хищных [25], в результате снижения частоты их встречаемости [26] и расстояния их обнаружения [27].

**Время суток.** В темное время суток визуальное обнаружение хищных рыб жертвами ухудшается, что, в свою очередь, делает последних потенциально более уязвимыми, в связи с этим в темное время суток возрастает использование укрытий [28], кроме того, различными авторами отмечается изменение предпочтительных биотопов различными видами рыб в течение суток (смена дня и ночи): донного грунта, глубин, скорости течения, интенсивности турбулентности и т. д. [29–31]. При этом расстояние обнаружения жертвы, скорость плавания рыб при поиске кормовых организмов коррелирует с визуальными условиями, т. е. связано с лучшей видимостью и, соответственно, большей активностью в поиске пищи [32].

Наиболее вероятными причинами суточной миграции рыб считают перемещение за кормовыми организмами или снижение риска хищничества [4–6].

На примере рыбок данио (*Danio rerio*) показано, что в ответ на химические сигналы тревоги рыба для снижения риска хищничества значительно снижает активность и предпочитает использование укрытий, при наличии потока рыба предпочитает искать убежище вниз по течению, а не выше по течению, от источника сигнала [33]. Кроме того, уклончивость жертвы от атаки хищника при отсутствии химических сигналов в светлое время суток аналогична уклонению в темноте [32], таким образом, переход в темное время суток в турбулентный поток с наибольшим показателем мутности дает жертве явное преимущество перед хищником. Такое расположение в пространстве позволяет рыбе аккумулировать информацию о риске хищничества с относительно безопасного расстояния [33]. В нашем исследовании в темное время суток плотность рыб снижается на устьевом участке р. Конда и сопряженной с ним лентической части русловой ямы, при этом увеличивается плотность рыб в самой турбулентной среде из представленных частей ламинарно-турбулентной системы – р. Иртыш (лотической части русловой ямы). Особи рыб, подвергшиеся воздействию сигналов тревоги, меньше используют укрытия, при

этом более активно передвигаются, а также у них наступает более длительный период ожидания перед кормлением [34]. Снижение активности и увеличение использования укрытий при химических и визуальных сигналах о наличии хищников показано и для серебряного карася [35]. Следует отметить, что мелкие представители карпообразных (обыкновенный голец) в присутствии хищников предпочитают в качестве укрытия использовать мелководье, а при его отсутствии – более глубокие участки водоемов [36]. Для щуки, в свою очередь, показано, что в различные сезоны она более активна в дневное время, чем в ночное [37].

Окунь (хищная форма), как и щука, наиболее активно передвигается в светлое время суток, перемещаясь на более дальние расстояния; особенность движения рыбоядного окуна в основном определяется мотивацией кормления в зависимости от абиотических переменных, особенно температуры и света, т. е. время суток оказывает наибольшее влияние на изменение движения особей данного вида рыб: днем осваиваются прибрежные участки, ночью – пелагические [38]. Это отмечено и в нашем исследовании: доля окуневых рыб в темное время возрастала в более глубоком участке – р. Конда, при этом снижалась в менее глубоком – лентической части русловой ямы. В то же время для окуня показано [39], что коллективное групповое поведение особей данного вида при дневном свете скрывает проявление индивидуальности, в ночное время отмечен значительно более широкий диапазон индивидуальных особенностей его поведения, отражающих сложный механизм изменения поведения рыб, обусловленного циркадным ритмом при смене времени суток. Хищный представитель группы осетровые-налимовые – налим – в исследуемый период проявляет низкую динамику суточной активности и держится на глубоководных участках [5].

### Заключение

Таким образом, в системе сопряженных водоемов ламинарно-турбулентной системы Кондинской русловой ямы в суточном аспекте наблюдается снижение плотности рыб в водоемах с низкой турбулентностью и мутностью, одновременно возрастает плотность рыб в акватории высокотурбулентного меандрирующего участка р. Иртыш (лотическая часть русловой ямы), где визуальные и гидродинамические условия поиска добычи наихудшие. Следует отметить, что наибольшая динамика изменения таксономической структуры отмечена в водоемах с низкой турбулентностью, а наименьшая, наоборот, в высокотурбулентном потоке р. Иртыш. При этом в р. Конда в темное время суток доля группы окуневых и сиговых-щучковых возрастала, а карповых снижалась, в лентической части ямы отмечена противоположная закономерность: доля карповых возрастала, а хищников – снижалась. Переход мирных рыб в наиболее сложный для поиска кормовых объектов участок, а также выбор водоема с наименьшей долей хищников являются способами снижения риска хищничества. При этом особенности и динамика структуры рыбного населения ламинарно-турбулентной системы русловой ямы обусловлены механизмами изменения поведения рыб, обусловленного циркадным ритмом при смене времени суток, и особенностью выбора участков, различающихся по степени визуального обнаружения хищников и жертв. Следует отметить, что в акватории русловой ямы (р. Иртыш) в результате воздействия интенсивной турбулентности отмечены наибольшие показатели мутности среди всех исследуемых сопряженных водоемов, при этом здесь также формируются и повышенные плотности рыб не только в период зимовки, но и в период открытой воды.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. González Sagrario M. de los Á., Balseiro E. The role of macroinvertebrates and fish in regulating the provision by macrophytes of refugia for zooplankton in a warm temperate shallow lake // *Freshwater Biology*. 2010. N. 55 (10). P. 2153–2166. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02475.x.
2. Mamani A., Koncurat M. L., Boveri M. Combined effects of fish and macroinvertebrate predation on zooplankton in a littoral mesocosm experiment // *Hydrobiologia*. 2018. N. 829 (1). P. 19–29. DOI: 10.1007/s10750-018-3712-y.
3. Humphries N., Simpson S., Sims D. Diel vertical migration and central place foraging in benthic predators // *Marine Ecology Progress Series*. 2017. N. 582. P. 163–180. DOI: 10.3354/meps12324.
4. 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 // *Ecology of Freshwater Fish*. 2012. N. 22 (1). P. 145–156. DOI: 10.1111/eff.12012.
5. Cott P. A., Guzzo M. M., Chapelsky A. J., Milne S. W., Blanchfield P. J. Diel bank migration of Burbot (*Lota lota*) // *Hydrobiologia*. 2015. N. 757 (1). P. 3–20. DOI: 10.1007/s10750-015-2257-6.

6. Sajdlová Z., Frouzová J., Drašák V., Jůza T., Peterka J., Prchalová M., Říha M., Vašek M., Kubečka J., Cech M. Are diel vertical migrations of European perch (*Perca fluviatilis* L.) early juveniles under direct control of light intensity? Evidence from a large field experiment // *Freshwater Biology*. 2018. N. 63 (5). P. 473–482. DOI: 10.1111/fwb.13085.
7. Tavşanoğlu N. Ü., Çakiroğlu A. I., Erdoğan Ş., Meerhoff M., Jeppesen E., Beklioglu M. Sediments, not plants, offer the preferred refuge for *Daphnia* against fish predation in Mediterranean shallow lakes: an experimental demonstration // *Freshwater Biology*. 2012. N. 57 (4). P. 795–802. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02745.x.
8. Chemagin A. A. The effect of vortex structures in the river bed on concentration and size differentiation of the fish population // *Biosystems Diversity*. 2018. N. 26 (2). P. 139–144. DOI: 10.15421/011822/.
9. Юданов К. И., Калхман И. Л., Теслер В. Д. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: Изд-во ВНИРО, 1984. 1124 с.
10. Borisenko E. S., Mochev A. D., Pavlov D. S., Degtev A. I. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysh basin // *Journal of Ichthyology*. 2006. N. 46 (2). P. 227–234. DOI: 10.1134/S0032945206110130.
11. Hockley F. A., Wilson C. A. M. E., Brew A., Cable J. Fish responses to flow velocity and turbulence in relation to size, sex and parasite load // *Journal of the Royal Society Interface*. 2014. N. 11 (91). e20130814. DOI: 10.1098/rsif.2013.0814.
12. Liao J. C., Cotel A. Effects of turbulence on fish swimming in aquaculture // *Swimming physiology of Fish*. 2012. P. 109–127. DOI: 10.1007/978-3-642-31049-2\_5.
13. Liao J. C., Beal D. N., Lauder G. V., Triantafyllou M. S. Fish Exploiting Vortices Decrease Muscle Activity // *Science*. 2003. N. 302 (5650). P. 1566–1569. DOI: 10.1126/science.1088295.
14. Trinci G., Harvey G. L., Henshaw A. J., Bertoldi W., Hölker F. Life in turbulent flows: interactions between hydrodynamics and aquatic organisms in rivers // *Wiley interdisciplinary reviews: Water*. 2017. N. 4 (3). e1213. DOI: 10.1002/wat2.1213.
15. Bozeman B., Grossman G. Foraging behaviour and optimal microhabitat selection in Yukon River Basin nonanadromous Dolly Varden Charr (*Salvelinus malma*) // *Ecology of freshwater fish*. 2019. N. 28 (4). P. 586–601. DOI: 10.1111/eff.12477.
16. Clarke R. D., Buskey E. J., Marsden K. C. Effects of water motion and prey behavior on zooplankton capture by two coral reef fishes // *Marine biology*. 2004. N. 146 (6). P. 1145–1155. DOI: 10.1007/s00227-004-1528-y.
17. Utne-Palm A. C., Stiansen J. E. Effect of larval ontogeny, turbulence and light on prey attack rate and swimming activity in herring larvae // *Journal of experimental marine biology and ecology*. 2002. N. 268 (2). P. 147–170. DOI: 10.1016/s0022-0981(01)00383-5.
18. Härkönen L., Pekcan-Hekim Z., Hellén N., Ojala A., Horppila J. Combined effects of turbulence and different predation regimes on zooplankton in highly colored water – implications for environmental change in lakes // *PLoS ONE*. 2014. N. 9 (11). e111942. DOI: 10.1371/journal.pone.0111942.
19. Higham T. E., Stewart W. J., Wainwright P. C. Turbulence, temperature, and turbidity: the ecomechanics of predator-prey interactions in fishes // *Integrative and comparative biology*. 2015. N. 55 (1). P. 6–20. DOI: 10.1093/icb/icc052.
20. 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.
21. Liao J. C. A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows // *Philosophical transactions of the royal society b: biological sciences*. 2007. N. 362 (1487). P. 1973–1993. DOI: 10.1098/rstb.2007.2082.
22. Hinch S. G., Rand P. S. Optimal swimming speeds and forward-assisted propulsion: energy-conserving behaviours of upriver-migrating adult salmon // *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*. 2000. N. 57 (12). P. 2470–2478. DOI: 10.1139/f00-238.
23. Zingel P., Paaver T. Effects of turbidity on feeding of the young-of-the-year pikeperch (*Sander lucioperca*) in fishponds // *Aquaculture research*. 2010. N. 41 (2). P. 189–197. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2009.02317.x.
24. Santos A. F. G. N., Garcia-Berthou E., Hayashi C., Santos L. N. Water turbidity increases biotic resistance of native Neotropical piscivores to alien fish // *Hydrobiologia*. 2018. N. 817 (1). P. 293–305. DOI: 10.1007/s10750-018-3548-5.
25. Figueiredo B. R. S., Mormul R. P., Chapman B. B., Lolis L. A., Fiori L. F., Benedito E. Turbidity amplifies the non-lethal effects of predation and affects the foraging success of characid fish shoals // *Freshwater Biology*. 2016. N. 61 (3). P. 293–300. DOI: 10.1111/fwb.12703.
26. Snow R. A., Shoup D. E., Porta M. J. Effects of Turbidity on Prey Selection and Foraging Rate of Hatchery-Reared Juvenile Tiger Muskellunge // *North american journal of fisheries management*. 2018. N. 38 (2). P. 487–492. DOI: 10.1002/nafm.10053.
27. Ranåker L., Jönsson M., Nilsson P. A., Brönmark C. Effects of brown and turbid water on piscivore-prey fish interactions along a visibility gradient // *Freshwater biology*. 2012. N. 57 (9). P. 1761–1768. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02836.x.
28. Vanderpham J. P., Nakagawa S., Closs G. P. Diel variation in use of cover and feeding activity of a benthic freshwater fish in response to olfactory cues of a diurnal predator // *Environmental biology of fishes*. 2011. N. 93 (4). P. 547–556. DOI: 10.1007/s10641-011-9949-1.

29. Davey A. J. H., Booker D. J., Kelly D. J. Diel variation in stream fish habitat suitability criteria: implications for instream flow assessment // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2011. N. 21. P. 132–145. DOI: 10.1002/aqc.1166.
30. Etchison L. J., Pyron M. Day and night substrate use in six minnow species // *The American Midland Naturalist*. 2014. N. 171 (2). P. 321–327. DOI: 10.1674/0003-0031-171.2.321.
31. McEwan J., Joy M. K. Diel habitat use of two sympatric galaxiid fishes (*Galaxias brevipinnis* and *G. postvectis*) at two spatial scales in a small upland stream in Manawatu // *New Zealand Environmental Biology of Fishes*. 2014. N. 97 (8). P. 897–907. DOI: org/10.1007/s10641-013-0191-x.
32. Talanda J., Maszczyk P., Babbkiewicz E. The reaction distance of a planktivorous fish (*Scardinius erythrophthalmus*) and the evasiveness of its prey (*Daphnia pulex* × *pulicaria*) under different artificial light spectra // *Limnology*. 2018. N. 19 (3). P. 311–319. DOI: org/10.1007/s10201-018-0548-0.
33. Brian D. Wisenden, Char L. Binstock, Kristine E. Knoll, Adam J. Linke, Brandon S. Demuth. Risk-sensitive information gathering by cyprinids following release of chemical alarm cues // *Animal Behavior*. 2010. N. 79 (5). P. 1101–1107. DOI: org/10.1016/j.anbehav.2010.02.004.
34. Vogel C., Weber P. D., Lang C., Baldisserotto B. Conspecific and heterospecific alarm substances induce behavioral responses in juvenile catfish *Rhamdia quelen* // *Neotropical Ichthyology*. 2017. N. 15 (2). e160036. DOI: org/10.1590/1982-0224-20160036.
35. Cai F., Wu Z., He N., Wang Z., Huang C. Can native species crucian carp *Carassius auratus* recognize the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii*? // *Current Zoology*. 2011. N. 57 (30). P. 330–339. DOI: org/10.1093/czoolo/57.3.330.
36. MacKenzie A. R., Greenberg L. The influence of instream cover and predation risk on microhabitat selection of stone loach *Barbatula barbatula* (L.) // *Ecology of Freshwater Fish*. 1998. N. 7. P. 87–94. DOI: 10.1111/j.1600-0633.1998.tb00175.x.
37. Baktoft H., Aarestrup K., Berg S., Boel M., Jacobsen L., Jepsen N., Koed A., Svendsen J. C., Skov C. Seasonal and diel effects on the activity of northern pike studied by high-resolution positional telemetry // *Ecology of Freshwater Fish*. 2012. N. 21 (3). P. 386–394. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2012.00558.x.
38. Nakayama S., Doering-Arjes P., Linzmaier S., Brieger J., Klefoth T., Pieterek T., Arlinghaus R. Fine-scale movement ecology of a freshwater top predator, Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), in response to the abiotic environment over the course of a year // *Ecology of Freshwater Fish*. 2018. N. 27. P. 798–812. DOI: org/10.1111/eff.12393.
39. Härkönen L., Alioravainen N., Vainikka A., Hyvärinen P. Night reveals individuality in a shoaling fish // *Behavioral Ecology*. 2019. N. 30 (3). P. 785–791. DOI: 10.1093/beheco/arz015/.

Статья поступила в редакцию 18.09.2019

### ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

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



## FISH DISTRIBUTION IN RIVERBED DEPRESSION AND CONJUGATED RESERVOIRS (EFFECTS OF LIGHTING AND TURBULENCE)

**A. A. Chemagin**

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

**Abstract.** The paper describes the studies carried out by the hydroacoustic method in the open water period (spring) in the water area of the riverbed depression of the Irtysh River and its conjugated water bodies (Western Siberia, the Russian Federation) in 2017. Collectively investigated reservoirs form a laminar-turbulent system, as they vary in intensity and direction of currents which form a certain turbulence and turbidity. It has been stated that in the dark time the fish population density increases in the waters of the reservoir with the maximal turbulence and turbidity rates - 166 NTU (the Irtysh river), and decreases in other water bodies (in the Konda river - 20.75 NTU

and in the lentic section of the riverbed depression - 25 NTU). In the waters of conjugate reservoirs an increasing share of cyprinids is accompanying by a decrease in the proportion of predatory fish, while with an increase in predatory fish, on the contrary, the proportion of cyprinids decreases. A significant difference ( $P < 0.001$ ) in terms of fish density was noted in the dark time. It was found that of the two factors (time of the day and turbulence) the second factor has a significant reliable effect ( $F = 18.518$ ;  $P < 0.001$ ) on the variable of fish population average density, both factors reliably interacting ( $F = 3.982$ ;  $P = 0.037$ ). There has been shown a transition of non-predatory fish to the site that is visually and hydrodynamically the most difficult for finding prey, which seems to be an element of reducing the risk of predation. Thus, there was found a significant influence of an abiotic factor of turbulence and, consequently, arising turbidity when interacting with the illumination factor on forming the increased fish concentration in the waters of the riverbed depression during the open water period.

**Key words:** riverbed depression, fish density, lentic part, lotic part, turbulence; turbidity; daily dynamics, predatism decreasing .

**For citation:** Chemagin A. A. Fish distribution in riverbed depression and conjugated reservoirs (effects of lighting and turbulence) *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2019;4:42-54. (In Russ.) DOI: 10.24143/2073-5529-2019-4-42-54.

#### REFERENCES

- González Sagrario M. de los Á., Balseiro E. The role of macroinvertebrates and fish in regulating the provision by macrophytes of refugia for zooplankton in a warm temperate shallow lake. *Freshwater Biology*, 2010, no. 55 (10), pp. 2153-2166. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02475.x.
- Mamani A., Koncurat M. L., Boveri M. Combined effects of fish and macroinvertebrate predation on zooplankton in a littoral mesocosm experiment. *Hydrobiologia*, 2018, no. 829 (1), pp. 19-29. DOI: 10.1007/s10750-018-3712-y.
- Humphries N., Simpson S., Sims D. Diel vertical migration and central place foraging in benthic predators. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, no. 582, pp. 163-180. DOI: 10.3354/meps12324.
- 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. *Ecology of Freshwater Fish*, 2012, no. 22 (1), pp. 145-156. DOI: 10.1111/eff.12012.
- Cott P. A., Guzzo M. M., Chapelsky A. J., Milne S. W., Blanchfield P. J. Diel bank migration of Burbot (*Lota lota*). *Hydrobiologia*, 2015, no. 757 (1), pp. 3-20. DOI: 10.1007/s10750-015-2257-6.
- Sajdllová Z., Frouzová J., Draščík V., Jůza T., Peterka J., Prchalová M., Říha M., Vašek M., Kubečka J., Cech M. Are diel vertical migrations of European perch (*Perca fluviatilis* L.) early juveniles under direct control of light intensity? Evidence from a large field experiment. *Freshwater Biology*, 2018, no. 63 (5), pp. 473-482. DOI: 10.1111/fwb.13085.
- Tavşanoğlu N. Ü., Çakiroğlu A. I., Erdoğan Ş., Meerhoff M., Jeppesen E., Beklioglu M. Sediments, not plants, offer the preferred refuge for *Daphnia* against fish predation in Mediterranean shallow lakes: an experimental demonstration. *Freshwater Biology*, 2012, no. 57 (4), pp. 795-802. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02745.x.
- Chemagin A. A. The effect of vortex structures in the river bed on concentration and size differentiation of the fish population. *Biosystems Diversity*, 2018, no. 26 (2), pp. 139-144. DOI: 10.15421/011822.
- Iudanov K. I., Kalikhman I. L., Tesler V. D. *Rukovodstvo po provedeniiu gidroakusticheskikh s"emok* [Acoustic surveillance guide]. Moscow, Izd-vo VNIRO, 1984. 1124 p.
- Borisenko E. S., Mochev A. D., Pavlov D. S., Degtev A. I. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysk basin. *Journal of Ichthyology*, 2006, no. 46 (2), pp. 227-234. DOI: 10.1134/S0032945206110130.
- Hockley F. A., Wilson C. A. M. E., Brew A., Cable J. Fish responses to flow velocity and turbulence in relation to size, sex and parasite load. *Journal of the Royal Society Interface*, 2014, no. 11 (91), e20130814. DOI: 10.1098/rsif.2013.0814.
- Liao J. C., Cotel A. Effects of turbulence on fish swimming in aquaculture. *Swimming physiology of Fish*, 2012, pp. 109-127. DOI: 10.1007/978-3-642-31049-2\_5.
- Liao J. C., Beal D. N., Lauder G. V., Triantafyllou M. S. Fish Exploiting Vortices Decrease Muscle Activity. *Science*, 2003, no. 302 (5650), pp. 1566-1569. DOI: 10.1126/science.1088295.
- Trinci G., Harvey G. L., Henshaw A. J., Bertoldi W., Hölker F. Life in turbulent flows: interactions between hydrodynamics and aquatic organisms in rivers. *Wiley interdisciplinary reviews: Water*, 2017, no. 4 (3), e1213. DOI: 10.1002/wat2.1213.
- Bozeman B., Grossman G. Foraging behaviour and optimal microhabitat selection in Yukon River Basin nonanadromous Dolly Varden Charr (*Salvelinus malma*). *Ecology of freshwater fish*, 2019, no. 28 (4), pp. 586-601. DOI: 10.1111/eff.12477.

16. Clarke R. D., Buskey E. J., Marsden K. C. Effects of water motion and prey behavior on zooplankton capture by two coral reef fishes. *Marine biology*, 2004, no. 146 (6), pp. 1145-1155. DOI: 10.1007/s00227-004-1528-y.
17. Utne-Palm A. C., Stiansen J. E. Effect of larval ontogeny, turbulence and light on prey attack rate and swimming activity in herring larvae. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 2002, no. 268 (2), pp. 147-170. DOI: 10.1016/s0022-0981(01)00383-5.
18. Härkönen L., Pekcan-Hekim Z., Hellén N., Ojala A., Horppila J. Combined effects of turbulence and different predation regimes on zooplankton in highly colored water – implications for environmental change in lakes. *PLoS ONE*, 2014, no. 9 (11), e111942. DOI: 10.1371/journal.pone.0111942.
19. Higham T. E., Stewart W. J., Wainwright P. C. Turbulence, temperature, and turbidity: the ecomechanics of predator-prey interactions in fishes. *Integrative and comparative biology*, 2015, no. 55 (1), pp. 6-20. DOI: 10.1093/icb/icc052.
20. 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.
21. Liao J. C. A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows. *Philosophical transactions of the royal society b: biological sciences*, 2007, no. 362 (1487), pp. 1973-1993. DOI: org/ 10.1098/rstb.2007.2082.
22. Hinch S. G., Rand P. S. Optimal swimming speeds and forward-assisted propulsion: energy-conserving behaviours of upriver-migrating adult salmon. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 2000, no. 57 (12), pp. 2470-2478. DOI: 10.1139/f00-238.
23. Zingel P., Paaver T. Effects of turbidity on feeding of the young-of-the-year pikeperch (*Sander lucioperca*) in fishponds. *Aquaculture research*, 2010, no. 41 (2), pp. 189-197. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2009.02317.x.
24. Santos A. F. G. N., García-Berthou E., Hayashi C., Santos L. N. Water turbidity increases biotic resistance of native Neotropical piscivores to alien fish. *Hydrobiologia*, 2018, no. 817 (1), pp. 293-305. DOI: 10.1007/s10750-018-3548-5.
25. Figueiredo B. R. S., Mormul R. P., Chapman B. B., Lolis L. A., Fiori L. F., Benedito E. Turbidity amplifies the non-lethal effects of predation and affects the foraging success of characid fish shoals. *Freshwater Biology*, 2016, no. 61 (3), pp. 293-300. DOI: 10.1111/fwb.12703.
26. Snow R. A., Shoup D. E., Porta M. J. Effects of Turbidity on Prey Selection and Foraging Rate of Hatchery-Reared Juvenile Tiger Muskellunge. *North american journal of fisheries management*, 2018, no. 38 (2), pp. 487-492. DOI: 10.1002/nafm.10053.
27. Ranåker L., Jönsson M., Nilsson P. A., Brönmark C. Effects of brown and turbid water on piscivore-prey fish interactions along a visibility gradient. *Freshwater biology*, 2012, no. 57 (9), pp. 1761-1768. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02836.x.
28. Vanderpham J. P., Nakagawa S., Closs G. P. Diel variation in use of cover and feeding activity of a benthic freshwater fish in response to olfactory cues of a diurnal predator. *Environmental biology of fishes*, 2011, no. 93 (4), pp. 547-556. DOI: 10.1007/s10641-011-9949-1.
29. Davey A. J. H., Booker D. J., Kelly D. J. Diel variation in stream fish habitat suitability criteria: implications for instream flow assessment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2011, no. 21, pp. 132-145. DOI: 10.1002/aqc.1166.
30. Etchison L. J., Pyron M. Day and night substrate use in six minnow species. *The american midland naturalist*, 2014, no. 171 (2), pp. 321-327. DOI: 10.1674/0003-0031-171.2.321.
31. McEwan J., Joy M. K. Diel habitat use of two sympatric galaxiid fishes (*Galaxias brevipinnis* and *G. postvectis*) at two spatial scales in a small upland stream in Manawatu. *New Zealand environmental biology of fishes*, 2014, no. 97 (8), pp. 897-907. DOI: org/10.1007/s10641-013-0191-x.
32. Tałanda J., Maszczyk P., Babkiewicz E. The reaction distance of a planktivorous fish (*Scardinius erythrophthalmus*) and the evasiveness of its prey (*Daphnia pulex* × *pulicaria*) under different artificial light spectra. *Limnology*, 2018, no. 19 (3), pp. 311-319. DOI: org/10.1007/s10201-018-0548-0.
33. Brian D. Wisenden, Char L. Binstock, Kristine E. Knoll, Adam J. Linke, Brandon S. Demuth. Risk-sensitive information gathering by cyprinids following release of chemical alarm cues. *Animal behavior*, 2010, no. 79 (5), pp. 1101-1107. DOI: org/10.1016/j.anbehav.2010.02.004.
34. Vogel C., Weber P. D., Lang C., Baldisserotto B. Conspecific and heterospecific alarm substances induce behavioral responses in juvenile catfish *Rhamdia quelen*. *Neotropical ichthyology*, 2017, no. 15 (2), e160036. DOI: org/10.1590/1982-0224-20160036.
35. Cai F., Wu Z., He N., Wang Z., Huang C. Can native species crucian carp *Carassius auratus* recognizes the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii*? *Current Zoology*, 2011, no. 57 (30), pp. 330-339. DOI: org/10.1093/czoolo/57.3.330.
36. MacKenzie A. R., Greenberg L. The influence of instream cover and predation risk on microhabitat selection of stone loach *Barbatula barbatula* (L.). *Ecology of freshwater fish*, 1998, no. 7, pp. 87-94. DOI: 10.1111/j.1600-0633.1998.tb00175.x.

37. Baktoft H., Aarestrup K., Berg S., Boel M., Jacobsen L., Jepsen N., Koed A., Svendsen J. C., Skov C. Seasonal and diel effects on the activity of northern pike studied by high-resolution positional telemetry. *Ecology of freshwater fish*, 2012, no. 21 (3), pp. 386-394. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2012.00558.x.

38. Nakayama S., Doering-Arjes P., Linzmaier S., Brieger J., Klefoth T., Pieterek T., Arlinghaus R. Fine-scale movement ecology of a freshwater top predator, Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), in response to the abiotic environment over the course of a year. *Ecology of freshwater fish*, 2018, no. 27, pp. 798-812. DOI: org/10.1111/eff.12393.

39. Härkönen L., Alioravainen N., Vainikka A., Hyvärinen P. Night reveals individuality in a shoaling fish. *Behavioral ecology*, 2019, no. 30 (3), pp. 785-791. DOI: 10.1093/beheco/arz015/.

The article submitted to the editors 18.09.2019

### INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

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

