

*А. А. Чемагин***РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В СИСТЕМЕ ХИЩНИК-ЖЕРТВА
В АКВАТОРИИ РУСЛОВОЙ ЯМЫ НИЖНЕГО ИРТЫША¹**

Исследовались особенности горизонтального и вертикального распределения рыб в акватории Кондинской русловой ямы в нижнем течении р. Иртыш (Тюменская область, Россия). Рассмотрены горизонты водной толщи от поверхности ко дну: поверхностно-пелагический (< 10 м), 1-й (10–20 м) и 2-й (20–30 м) пелагические, придонно-пелагический (> 30 м). Съемка с борта маломерного судна осуществлялась с помощью программно-технического гидроакустического комплекса «AsCor» при движении галсами (зигзагами). Таксономическая принадлежность рыб к семействам определялась дистанционно – по форме отраженного звука. По данным эхометрического зондирования, основная часть рыбного населения на исследованном водотоке была представлена карповыми (Cyprinidae) – 66,81 %, окуневыми (Percidae) – 23,77 %, сиговыми (Coregonidae) – 5,60 %, нераспознанными (осетровые (Acipenseridae), налимовые (Lotidae), щуковые (Esocidae)) – 3,82 % от зарегистрированной совокупности рыб. Все группы зарегистрированных массовых видов рыб по численности преимущественно распределены в поверхностном и 1-м пелагическом горизонтах водной толщи ямы. Разница в распределении зарегистрированных таксономических групп рыб по вертикали различна: у мирных рыб более чем в 190 раз, у хищных – от 10 до 27 раз. Более равномерное распределение хищных видов снижает их агрессивное взаимодействие – меж- и внутривидовую конкуренцию. Установлена тенденция к снижению доли мирных (карповых) рыб в каждом более глубоком горизонте в направлении от поверхности ко дну; для окуневых, сиговых и нераспознанных рыб – от дна к поверхности. В связи с клинообразным уменьшением жизненного пространства в русле реки отмечена общая закономерность – снижение численности рыб в водной толще ямы в направлении более глубоких горизонтов. Статистическая достоверность различий в вертикальном распределении отмечена для рыб всех зарегистрированных групп. Особенности распределения рыб в системе хищник-жертва на участке р. Иртыш с гетерогенными условиями водной среды (интенсивные восходящие потоки и воронки, значительные перепады глубин) характеризуют этот участок как «окно антихищничества».

Ключевые слова: поток, река, русловая яма, распределение рыб, система хищник-жертва, гидроакустическая съемка, «окно антихищничества».

Введение

В литературных источниках описан ряд элементов стратегий избегания хищников мирными рыбами в различных условиях [1, 2]. Установлено, что жертвы используют 2 модели поведения – бегство от хищников или переход в убежища (обе стратегии широко распространены в животном мире) [3]. Исследователями [3] показано, что выбор модели поведения – побег или укрытие – зависит от интенсивности таких факторов, как освещенность, мутность, плотность посадки рыб, наличие убежища, присутствие одного или нескольких хищников. В результате выбора соответствующей модели происходит вертикальное и горизонтальное перераспределение как хищников, так и жертв [3]. В конечном итоге вертикальное распределение для рыб является видоспецифичным, такое поведение гидробионтов объясняется сенсорными физиологическими адаптациями различных видов рыб даже в пределах одного семейства [4]. Пространственное разделение топических ниш по горизонтали и вертикали у мирных и хищных видов рыб позволяет жертвам использовать это явление, называемое «окном анти-хищничества», в качестве преимущества, способствующего большей выживаемости [5]. Особенности такого распределения рыб описаны во многих работах [5–7], при этом абсолютное большинство этих исследований выполнено в лимнических водных экосистемах.

¹ Работа выполнена в рамках темы ФНИ «Оценка состояния зимовальных русловых ям как элемент стратегии сохранения популяций сиговых и осетровых рыб Обь-Иртышского бассейна», № государственной регистрации 116020510083.

Цель нашего исследования – выявить закономерности вертикального и горизонтального распределения массовых видов рыб в русловой яме на р. Иртыш в период открытой воды.

Задачи работы: изучить распределение рыб, относящихся к различным семействам (карповые, окуневые, сиговые) в акватории Кондинской зимовальной русловой ямы в водной толще по вертикали в весенний период.

Материал и методика исследования

Исследования выполнялись в весенний период через три дня после распаления льда (3 мая 2015 г.) на Кондинской русловой зимовальной яме, расположенной на р. Иртыш (90–91-й км от устья), в пределах Ханты-Мансийского района Ханты-Мансийского автономного округа. Яма расположена в координатах 60°42'28,21"N, 69°40'34.88"E. Наибольшая глубина составила более 40 м, ширина русла в этот период превышала 500 м. Площадь акватории ямы в этот период превышала 117 га.

Для определения численности и плотности рыб в исследуемой акватории использовали гидроакустический программно-технический комплекс «AsCor» с вертикальным обзором (метод двойного луча с рабочими частотами 50 и 200 кГц) со встроенным аналогово-цифровым преобразователем эхосигнала. Методика работы с комплексом «AsCor» предусматривает проведение гидроакустических съемок с борта движущегося галсами (зигзагами) маломерного судна, согласно общепринятым методикам [8].

Для определения видового состава рыб выполняли контрольный лов рыбы разноячейными ставными и плавными сетями (размер ячеи 14, 25, 35, 45, 55, 65 мм, длина сети 35–75 м). Для удобства при анализе распределения рыб в акватории ямы на больших глубинах (более 40 м) водную толщу разделили на 4 условных горизонта: поверхностно-пелагический (< 10 м), 2 пелагических (1-й – 10–20, 2-й – 20–30 м) и придонно-пелагический (> 30 м). Статистическую обработку данных выполняли в программе Statistica 10.0 «Statsoft».

Результаты исследования и их обсуждение

Водная экосистема р. Иртыш играет, безусловно, важную роль в формировании водных биологических ресурсов, в первую очередь рыбных, всего Обь-Иртышского бассейна. По данным контрольного лова, в районе наших исследований рыбное население представлено видами, характерными для Нижнего Иртыша: стерлядь (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758); нельма (*Stenodus leucichthys nelma* Pallas, 1773); пелядь (*Coregonus peled* Gmelin, 1788), плотва (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758); язь (*Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758); елец (*Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758); лещ (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758); золотой карась (*Carassius carassius* Linnaeus, 1758); серебряный карась (*Carrassius auratus* Linnaeus, 1758); окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758); ерш (*Gimnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758); судак (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758); щука (*Esox lucius* Linnaeus, 1758); налим (*Lota lota* Linnaeus, 1758).

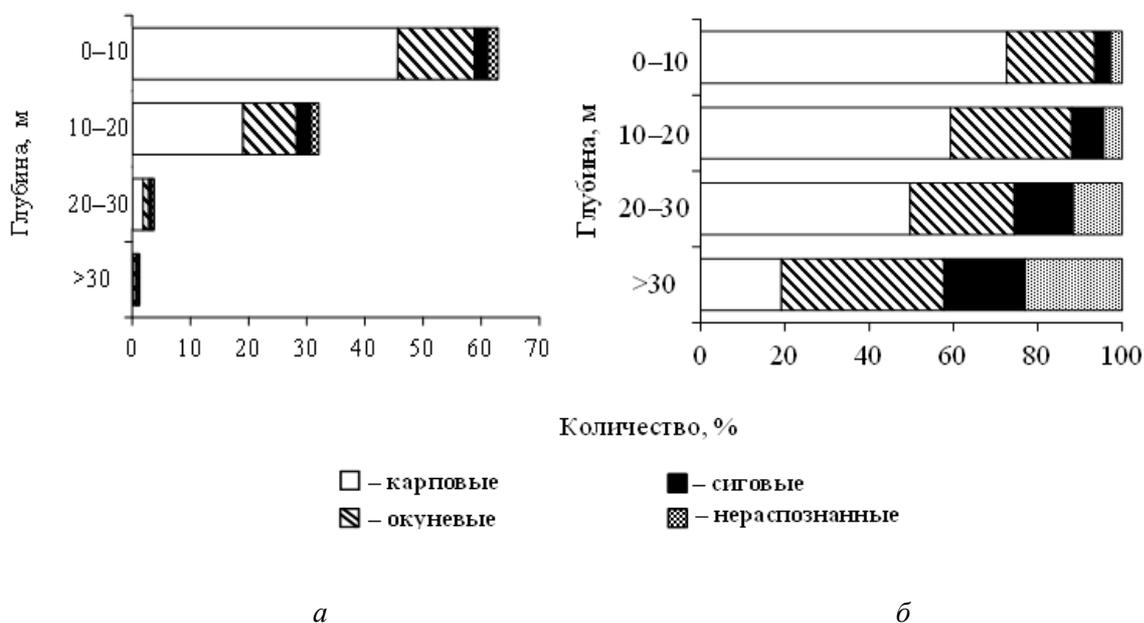
По данным дистанционного эхометрического зондирования, основная часть рыбного населения на исследованном водотоке была представлена карповыми (Cyprinidae) – 66,81 %, окуневыми (Percidae) – 23,77 %, сиговыми (Coregonidae) – 5,60 %, нераспознанными (к нераспознанным видам рыб, по данным Э. С. Борисенко с соавт. [9], в бассейне Нижнего Иртыша относятся, осетровые (Acipenseridae), налимовые (Lotidae), шуковые (Esocidae)) – 3,82 % от зарегистрированной совокупности рыб (табл. 1).

Таблица 1

Распределение зарегистрированных рыб по таксономическим группам и горизонтам глубин Кондинской зимовальной русловой ямы на р. Иртыш

Горизонты глубин водной толщи, м	Численность групп рыб, тыс. экз.				Всего по горизонту, тыс. экз.	Доля рыб от общего числа, %
	Карповые	Окуневые	Сиговые	Нераспознанные		
0–10	2 615,21	752,32	135,03	98,29	3 600,85	62,88
10–20	1 089,44	528,19	141,46	79,00	1 838,09	32,10
20–30	107,47	53,28	30,31	24,8	215,86	3,77
> 30	13,74	27,56	13,78	16,53	71,61	1,25
Общая численность рыб в группе, тыс. экз.	3 825,86	1 361,35	320,58	218,62	5 726,41	100
Доля группы от общего числа рыб, %	66,81	23,77	5,60	3,82	100	

Основная масса рыб – 5 438,94 тыс. экз. (94,98 %) – в этот период была зарегистрирована на глубинах до 20 м. Для карповых, окуневых и нераспознанных групп рыб отмечена общая тенденция к снижению численности от поверхности ко дну: от 2 615,21 до 13,74 тыс. экз., от 752,32 до 27,56 тыс. экз., от 98,29 до 71,61 тыс. экз. соответственно. Разница в распределении рыб от поверхностного горизонта до придонного для карповых рыб составляла более 190 раз, для окуневых более 27, для сиговых более 10, для нераспознанных почти 6 раз. Наибольшая численность сиговых рыб – 141,46 тыс. экз. – была отмечена в 1-м пелагическом горизонте (20–30 м), их доля от общего числа рыб составила 2,47 %; минимальная – в придонном слое водной толще на глубинах более 30 м – 13,78 тыс. экз., что составило 0,24 % от общего числа зарегистрированных рыб (рис., а).



Процентное соотношение зарегистрированных групп рыб по результатам гидроакустической съемки: а – от их общего числа; б – по горизонтам водной толщи Кондинской зимовальной русловой ямы

При рассмотрении по отдельности каждого из горизонтов водной толщи ямы в распределении представителей семейств окуневых и сиговых (среди них доминировали хищники – нельма 98 %, пелядь – 2 %) и нераспознанных рыб была обнаружена интересная закономерность: с увеличением глубины от поверхности до глубин более 30 м относительная доля этих рыб возрастала: для окуневых с 20,89 до 38,47 %, для сиговых – с 3,75 до 19,24 %, для нераспознанных – с 2,73 до 23,08 %; доля карповых рыб, напротив, снижалась с 72,62 до 19,2 % (рис., б).

В результате статистического анализа установлено (табл. 2), что различия в распределении карповых рыб на всех горизонтах водной толщи ямы достоверны на высоком уровне значимости ($p < 0,001$).

Анализ данных по распределению окуневых рыб также показал достоверность различий в их распределении между горизонтами водной толщи ($p < 0,05$ и $p < 0,001$), исключением явились 2-й пелагический и придонно-пелагический слой ($p = 0,054$).

Для сиговых рыб также установлена высокая достоверность различий ($p < 0,001$) в их распределении по различным слоям водной толщи, исключение – распределение рыб в поверхностно-пелагическом и 1-м пелагическом горизонте, 1-м и 2-м пелагических горизонтах ($p = 0,60$).

Степень достоверности различия распределения рыб различных таксономических групп по горизонтам водной толщи Кондинской зимовальной русловой ямы

Пара переменных (зарегистрированные группы рыб*)	Критерий знаков			
	Число парных наблюдений, имеющих различия <i>n</i>	Критическое значение критерия, %	Число однозначных результатов сравнения <i>Z</i>	Уровень значимости <i>p</i>
CPR 1 x CPR 2	34	8,82	4,63	< 0,001
CPR 1 x CPR 3	34	2,94	5,32	< 0,001
CPR 1 x CPR 4	34	0	5,66	< 0,001
PRC 1 x PRC 2	32	21,88	3,00	< 0,05
PRC 1 x PRC 3	34	2,94	5,32	< 0,001
PRC 1 x PRC 4	33	0	5,57	< 0,001
CRG 1 x CRG 2	32	43,75	0,53	0,60
CRG 1 x CRG 3	31	3,23	5,03	< 0,001
CRG 1 x CRG 4	32	0	5,48	< 0,001
N/I 1 x N/I 2	28	35,71	1,32	0,19
N/I 1 x N/I 3	31	9,68	4,31	< 0,001
N/I 1 x N/I 4	30	3,33	4,93	< 0,001
CPR 2 x CPR 3	33	0	5,57	< 0,001
CPR 2 x CPR 4	34	2,94	5,32	< 0,001
PRC 2 x PRC 3	33	0,00	5,57	< 0,001
PRC 2 x PRC 4	34	2,94	5,32	< 0,001
CRG 2 x CRG 3	32	56,25	0,53	0,60
CRG 2 x CRG 4	30	0	5,29	< 0,001
N/I 2 x N/I 3	25	20,00	2,80	< 0,05
N/I 2 x N/I 4	23	8,70	3,75	< 0,001
CPR 3 x CPR 4	24	4,17	4,29	< 0,001
PRC 3 x PRC 4	27	29,63	1,92	0,054
CRG 3 x CRG 4	20	5,00	3,80	< 0,001
N/I 3 x N/I 4	19	47,37	0	1,00

* Группы зарегистрированных рыб по горизонтам водной толщи: CPR 1 (карповые, < 10 м); PRC 1 (окуневые, < 10 м); CRG 1 (сиговые, < 10 м); N/I 1 (нераспознанные, < 10 м); CPR 2 (карповые, 10–20 м); PRC 2 (окуневые, 10–20 м); CRG 2 (сиговые, 10–20 м); N/I 2 (нераспознанные, 10–20 м); CPR 3 (карповые, 20–30 м); PRC 3 (окуневые, 20–30 м); CRG 3 (сиговые, 20–30 м); N/I 3 (нераспознанные, 20–30 м); CPR 4 (карповые, > 30 м); PRC 4 (окуневые, > 30 м); CRG 4 (сиговые, > 30 м); N/I 4 (нераспознанные, > 30 м, их идентификация по форме отраженного эхосигнала затруднена). Полуужирным шрифтом отмечены величины критерия знаков на уровне $p < 0,05$.

Для группы нераспознанных рыб (в численном отношении преимущественно осетровых – 97 %, доля налимовых и щуковых была сопоставимой) распределение недостоверным было при рассмотрении поверхностного и 1-го пелагического горизонтов ($p = 0,19$), 2-го пелагического и придонного горизонтов водной толщи Кондинской русловой ямы ($p = 1,00$), в остальных случаях распределение было статистически достоверным ($p < 0,05$ и $p < 0,001$).

Обсуждение результатов исследования

На выбор видами гидробионтов места обитания влияют многие экологические факторы: риск хищничества, возможность кормления, избирательность и доступность зон оптимальной температуры и кислородного режима и др. В естественных системах жертва часто взаимодействует с многочисленными хищниками, и результат, как правило, невозможно предсказать путем суммирования эффектов отдельных видов хищников [10]. Следует отметить, что наибольшая часть жертв и хищников полагается при кормлении на видимость объектов [5] и их активность [10]. Установлено [11], что интенсивность хищничества в период весеннего потепления вод значительно возрастает у окуневых рыб, что, в свою очередь, отражается и на распределении рыб в зонах с оптимальными значениями температуры. В период вскрытия льда и повышения температуры воды, массового развития зообентоса и зоопланктона для костистых рыб отмечено такое явление, как компенсирующий рост, который является фазой ускоренного роста особей в период наступления благоприятных условий после депрессии роста – зимовки. На участке р. Иртыш в районе ямы постоянны мощные восходящие потоки и суводи (воронки), приносящие с собой взвеси и частицы грунта. В период паводка или половодья эрозионные процессы в реке интенсифицируются, активизируются изменения русловой части реки и увели-

чивается количество продуктов эрозии грунта и взмучивание донных отложений. Таким образом, увеличивающийся перенос минеральных частиц в потоке реки оказывает значительное влияние на изменение водной экосистемы как реки в целом, так и отдельных макробьютотопов. Следует отметить, что в настоящее время нет теории, в полной мере описывающей пространственно-временную динамику твердых наносов в различных типах водоемов [12]. В свою очередь, в [13] показано, что при высокой мутности воды и, соответственно, низкой освещенности рыбы концентрируются у поверхности воды, а при высокой прозрачности – наоборот, уходят ко дну. В рамках нашего исследования основная доля (94,98 %) всех видов рыб была зарегистрирована в поверхностном пелагическом и 1-м пелагическом горизонтах водной толщи (от поверхности до 20 м), где солнечный свет проникает в водную толщу в большей степени, естественно снижая интенсивность в водных горизонтах по направлению от поверхности ко дну.

Карповые виды рыб на исследуемом участке реки преобладают в поверхностном и поверхностно-пелагическом горизонтах водной толщи. Здесь же концентрируется и наибольшее число хищных рыб – окуневых, сиговых. Несмотря на это, такое распределение мирных рыб является элементом их стратегии, увеличивающим выживаемость, поскольку достоверно установлено [1, 14], что затруднения при поиске и обнаружении объекта питания как для мирных, так и для хищных видов рыб могут возникать при повышенной мутности воды. Такие же сложности при поиске жертвы вызывает освещенность на значительных глубинах, значения которой намного ниже критических значений, необходимых для обнаружения объекта питания [1, 10, 15]. В исследовании [16] показано, что вода, окрашенная растворимым органическим веществом (визуально деградированная среда), вызывала увеличение дистанции обнаружения жертвы для щуки [16], ухудшение селективности выбора жертвы [5]. Такие же эффекты были вызваны и снижением освещенности [2]. В опытах с окуневыми рыбами (окунем и судаком) [17] было установлено, что данные виды рыб имеют различную сенсорную физиологию, т. е. повышение мутности водной среды в различной степени оказывала негативное воздействие на дистанцию обнаружения жертвы и активность ее поиска в целом при любой освещенности, что, в свою очередь, объясняет сходное распределение по горизонтам глубин хищников – окуневых и сиговых рыб. При снижении видимости объектов питания расстояние реакции, при котором хищник обнаруживает свою добычу, значительно увеличивается для группы жертв в сравнении с одиночной жертвой [17]. Следует отметить, что карповые рыбы в акватории ямы распределяются в виде определенных скоплений, что помогает им (и всем мирным рыбам) увеличивать дистанцию реакции хищника и в конечном итоге – выживать. Установлено также [18], что запах хищника действует как модуляторный стимул, усиливающий эффекты визуальных сигналов, которые вызывают ответ у жертвы в виде снижения интенсивности питания и, соответственно, перемещения. Судак активно выбирает мелкую жертву, что установлено в опытах и полевых исследованиях [19]. Показано, что такое поведение данного вида обеспечивает ему добычу жертвы для максимального потребления энергии в единицу времени. При этом судак предпочитает участки водоемов с невысокой скоростью течения и значительной глубиной [12]. Условия, близкие к таким, доступны судаку в нижних горизонтах русловой ямы, и, таким образом, вновь происходит нишевое разделение жертвы и хищника. Теория оптимального кормления показывает, что хищники выбирают жертву небольших размеров – в этом случае обеспечивается максимальный возврат энергии за время, потраченное на добычу пищи максимальный успех захвата (атаки) [19–21].

Общая тенденция к уменьшению численности всех видов рыб от поверхности ко дну также связана с уменьшением объема жизненного пространства вследствие клинообразного сужения русла, поскольку с увеличением плотности распределения различных животных ужесточается их борьба за жизненное пространство и кормовые ресурсы [22]. При увеличении плотности хищных видов рыб обостряется их агрессивное взаимодействие [22], вследствие чего представители окуневых и сиговых рыб по вертикали в яме распределены более равномерно в сравнении с мирными (карповыми) видами. При появлении дополнительного жизненного пространства рыбы активно осваивают эти участки, в результате чего увеличивается темп их роста [22].

Гетерогенность водной среды (включая освещенность и мутность), в свою очередь, является дополнительным фактором [3, 23], способствующим выживанию мирных видов в биоценозах с высокой численностью хищников. Такое взаимодействие видов («окно антихищничества») в лимнических водных экосистемах отражено во многих работах [5, 13, 23], для лотической водной экосистемы подобные работы единичны.

Заключение

Результаты работы отражают взаимодействие рыб при их распределении по горизонтали и вертикали в весенний период после вскрытия льда на особом участке реки, называемом русловой зимовальной ямой. Установлено, что все группы зарегистрированных рыб (карповые, окуневые, сиговые и нераспознанные) в численном отношении преимущественно распределены в поверхностном и 1-м пелагическом горизонтах водной толщи ямы, при этом пропорция распределения групп в вертикальном аспекте от поверхности ко дну различна: для карповых рыб разница составила более 190 раз, для окуневых более 27, для сиговых более 10, для нераспознанных почти 6 раз. Более равномерное распределение хищников позволяет снизить их агрессивное взаимодействие – внутривидовую и межвидовую конкуренцию. Механизм распределения рыб в системе хищник-жертва дает основания речной участок с особыми гетерогенными условиями водной среды, связанными с мощными восходящими потоками и воронками (сувоями), а также значительными глубинами назвать «окном антихищничества». В процентном отношении доля хищников в горизонтах водной толщи в направлении ко дну возрастает, а доля мирных рыб уменьшается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тарадина Д. Г., Павлов Д. С., Лундин А. И. Связь вертикального распределения молоди рыб при покатной миграции с их плавучестью и турбулентности потока // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 4. С. 532–538.
2. Lampert W. Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs // BMC Biology. 2005. Vol. 3. No. 10. P. 1–12.
3. Chivers D. P., Al-Batati F., Brown G. E., Ferrari Maud C. O. The effect of turbidity on recognition and generalization of predators and non-predators in aquatic ecosystems // Ecology and Evolution. 2013. No. 3 (2). P. 268–277. doi: 10.1002/ece3.454.
4. Clark C. W., Levy D. A. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window // American Naturalist. 1988. No. 131. P. 271–290.
5. Jacobsen L., Perrow M. R. Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds // Ecology of Freshwater Fish. 1998. No. 7. P. 78–86. doi: 10.1111/j.1600-0633.1998.tb00174.x.
6. Eklöv P., VanKooten T. Facilitation among piscivorous predators: effects of prey habitat use // Ecology. 2001. No. 82. P. 2486–2494. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2486:FAPPEO]2.0.CO;2.
7. Jeppesen E., Pekcan-Hekim Z., Lauridsen T. L., Søndergaard M., Jensen J. P. Habitat distribution of fish in late summer: changes along a nutrient gradient in Danish lakes // Ecology of Freshwater Fish. 2006. No. 15. P. 180–190. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00142.x.
8. Юданов К. И., Калихман И. Л., Теслер В. Д. Руководство по проведению гидроакустических съёмок. М.: ВНИРО, 1984. 1124 с.
9. 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. Vol. 46 (2). P. 227–234.
10. Jönsson M., Ranåker L., Anders Nilsson, P., Brönmark C. Prey-type-dependent foraging of young-of-the-year fish in turbid and humic environments // Ecology of Freshwater Fish. 2012. No. 21. P. 461–468. doi:10.1111/j.1600-0633.2012.00565.x.
11. Vehanen T., Lahti M. Movements and habitat use by pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in a hydropeaking reservoir // Ecology of Freshwater Fish. 2003. No. 12. P. 203–215. doi: 10.1034/j.1600-0633.2003.00026.x.
12. Алексеевский Н. И. Формирование и движение речных наносов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. 202 с.
13. Gliwicz M. Z., Slon J., Szynekarczyk 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. P. 823–839. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01530.
14. Mikheev V. N., Wanzenböck J., Pasternak A. F. Effects of predator-induced visual and olfactory cues on 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) foraging behavior // Ecology of Freshwater Fish. 2006. No. 15. P. 111–117. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00140.x.
15. Wishingrad V., Chivers D. P., Ferrari M. C. O. Relative Cost/Benefit trade-off between cover seeking and escape behaviour in an ancestral fish: The Importance of Structural Habitat Heterogeneity // Ethology. 2014. No. 120. P. 973–981. doi: 10.1111/eth.12269.
16. Jönsson M., Hylander S., Ranåker L., Nilsson P. A., Brönmark C. Foraging success of juvenile pike *Esox lucius* depends on visual conditions and prey pigmentation // Journal of Fish Biology. 2011. No. 79. P. 290–297. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03004.x.

17. Turesson H., Persson A., Brönmark C. Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice // Ecology of Freshwater Fish. 2002. No. 11. P. 223–233. doi: 10.1034/j.1600-0633.2002.00019.x.

18. Mehner T. Influence of spring warming on the predation rate of underyearling fish on *Daphnia* – a deterministic simulation approach // Freshwater Biology. 2000. No. 45. P. 253–263. doi: 10.1046/j.1365-2427.2000.00551.x.

19. 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. P. 293–300. doi: 10.1111/fwb.12703.

20. Einfalt L. M., Wahl D. H. Prey selection by juvenile walleye as influenced by prey morphology and behavior // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1997. No. 54. P. 2618–2626.

21. Van Landeghem M. M., Carey M. P., Wahl D. H. Turbidity-induced changes in emergent effects of multiple predators with different foraging strategies // Ecology of Freshwater Fish. 2011. No. 20. P. 279–286. doi: 10.1111/j.1600-0633.2011.00494.x.

22. Mous P. J., Van Densen W. L. T., Machiels M. A. M. Vertical distribution patterns of zooplanktivorous fish in a shallow, eutrophic lake, mediated by water transparency // Ecology of Freshwater Fish. 2004. No. 13. P. 61–69. doi: 10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x.

23. Hansen A. G., Beauchamp D. A. Latitudinal and photic effects on diel foraging and predation risk in freshwater pelagic ecosystems // Journal of Animal Ecology. 2015. No. 84. P. 532–544. doi: 10.1111/1365-2656.12295.

Статья поступила в редакцию 25.10.2017

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

Чемагин Андрей Александрович — Россия, 626152, Тобольск; Тобольская комплексная научная станция УрО РАН; канд. биол. наук; научный сотрудник группы экологии гидробионтов; ChemaginAA@yandex.ru.



A. A. Chemagin

DISTRIBUTION OF FISH IN THE PREDATOR-PREY SYSTEM IN THE RIVERBED DEPRESSION OF THE LOWER IRTYSH

Abstract. The article presents are features of the horizontal and vertical distribution of fish in the water area of the Kondinskaya riverbed depression in the lower reaches of the Irtysh River (Tyumen region, Russia). There have been considered horizons of the water column from the surface to the bottom: surface-pelagic horizon (< 10 m), 1st pelagic horizon (10-20 m), 2nd pelagic horizon (20-30 m), and bottom-pelagic horizon (> 30 m). Hydroacoustic survey was conducted using a software and hardware complex "AsCor" on board a small ship that moved in tacks (zigzags). The recorded information, including the GPS track, processed with special application software "AsCor". Taxonomic belonging to the families was determined remotely – by the type of the reflected sound. According to the data of echometric sensing, main part of fish population on the studied water area was presented by carp species (Cyprinidae) – 66.81%, perch species (Percidae) – 23.77%, cisco species (Coregonidae) – 5.60%, unrecognized species (sturgeon (Acipenseridae)), eelpout species (Lotidae), pike species (Esocidae) – 3.82% of the registered plurality of fish. All fish groups of the registered mass in terms of abundance have been distributed predominantly in the surface and 1-st pelagic horizons of the water column of the riverbed depression. The difference in the distribution of registered taxonomic fish groups in the vertical aspect from the surface to the bottom is different: in planktivorous fishes more than 190 times, in predatory fishes from 10 to 27 times. A more even distribution of predatory species reduces their aggressive interaction – interspecific and intraspecific competition. There has been revealed a tendency to decrease the percentage of planktivorous species (Cyprinidae) in each succeeding horizon in direction from the surface

to the bottom; for Percidae and Coregonidae species and a group of unrecognized fishes it was established, vice versa, in the direction from the bottom to the surface. Due to the wedge-shaped decrease of the living space in the riverbed, the general tendency of a decrease in the number of fish has been registered in the direction of deeper horizons. There has been noted the statistical reliability of differences in the vertical distribution for all registered fish groups. The features of the fish distribution in the predator-prey system on the Irtysh river section with heterogeneous conditions of the aquatic environment (intensive ascending currents and funnels, significant depth changes) characterize it as a "window of antipredation".

Key words: stream, river, riverbed depression, fish distribution, predator-prey system, hydroacoustic survey, window of "antipredation".

REFERENCES

1. Taradina D. G., Pavlov D. S., Lupandin A. I. Sviaz' vertikal'nogo raspredeleniia molodi ryb pri pokatnoi migratsii s ikh plavuchest'iu i turbulentnosti potoka [Connection between vertical distribution of the downstream-migrant fish fry with their buoyancy and stream turbulence]. *Voprosy ikhtiologii*, 1997, vol. 37, no. 4, pp. 532-538.
2. Lampert W. Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs. *BMC Biology*, 2005, vol. 3, no. 10, pp. 1-12.
3. Chivers D. P., Al-Batati F., Brown G. E., Ferrari Maud C. O. The effect of turbidity on recognition and generalization of predators and non-predators in aquatic ecosystems. *Ecology and Evolution*, 2013, no. 3(2), pp. 268-277. doi: 10.1002/ece3.454.
4. Clark C. W., Levy D. A. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *American Naturalist*, 1988, no. 131, pp. 271-290.
5. Jacobsen L., Perrow M. R. Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds. *Ecology of Freshwater Fish*, 1998, no. 7, pp. 78-86. doi: 10.1111/j.1600-0633.1998.tb00174.x.
6. Eklöv P., VanKooten T. Facilitation among piscivorous predators: effects of prey habitat use. *Ecology*, 2001, no. 82, pp. 2486-2494. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2486:FAPPEO]2.0.CO;2.
7. Jeppesen E., Pekcan-Hekim Z., Lauridsen T. L., Søndergaard M., Jensen J. P. Habitat distribution of fish in late summer: changes along a nutrient gradient in Danish lakes. *Ecology of Freshwater Fish*, 2006, no. 15, pp. 180-190. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00142.x.
8. Iudanov K. I., Kalikhman I. L., Tesler V. D. *Rukovodstvo po provedeniiu gidroakusticheskikh s'emok* [Manual on taking hydroacoustic surveys]. Moscow, VNIRO, 1984. 1124 p.
9. 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, vol. 46(2), pp. 227-234.
10. Jönsson M., Ranåker L., Anders Nilsson, P., Brönmark C. Prey-type-dependent foraging of young-of-the-year fish in turbid and humic environments. *Ecology of Freshwater Fish*, 2012, no. 21, pp. 461-468. doi:10.1111/j.1600-0633.2012.00565.x.
11. Vehanen T., Lahti M. Movements and habitat use by pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in a hydropeaking reservoir. *Ecology of Freshwater Fish*, 2003, no. 12, pp. 203-215. doi: 10.1034/j.1600-0633.2003.00026.x.
12. Alekseevskii N. I. *Formirovanie i dvizhenie rechnykh nanosov* [Developing and migration of the river sediments]. Moscow, Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1998. 202 p.
13. Gliwicz M. Z., Slon J., Szynekarczyk 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, pp. 823-839. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01530.
14. Mikheev V. N., Wanzenböck J. and Pasternak A. F. Effects of predator-induced visual and olfactory cues on 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) foraging behavior. *Ecology of Freshwater Fish*, 2006, no. 15, pp. 111-117. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00140.x.
15. Wishingrad V., Chivers D. P., Ferrari M. C. O. Relative Cost/Benefit trade-off between cover seeking and escape behaviour in an ancestral fish: The Importance of Structural Habitat Heterogeneity. *Ethology*, 2014, no. 120, pp. 973-981. doi: 10.1111/eth.12269.
16. Jönsson M., Hylander S., Ranåker L., Nilsson P. A., Brönmark C. Foraging success of juvenile pike *Esox lucius* depends on visual conditions and prey pigmentation. *Journal of Fish Biology*, 2011, no. 79, pp. 290-297. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03004.x.
17. Turesson H., Persson A., Brönmark C. Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecology of Freshwater Fish*, 2002, no. 11, pp. 223-233. doi: 10.1034/j.1600-0633.2002.00019.x.
18. Mehner T. Influence of spring warming on the predation rate of underyearling fish on *Daphnia* – a deterministic simulation approach. *Freshwater Biology*, 2000, no. 45, pp. 253-263. doi: 10.1046/j.1365-2427.2000.00551.x.

19. 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, pp. 293-300. doi: 10.1111/fwb.12703.

20. Einfalt L. M., Wahl D. H. Prey selection by juvenile walleye as influenced by prey morphology and behavior. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1997, no. 54, pp. 2618-2626.

21. Van Landeghem M. M., Carey M. P., Wahl D. H. Turbidity-induced changes in emergent effects of multiple predators with different foraging strategies. *Ecology of Freshwater Fish*, 2011, no. 20, pp. 279-286. doi: 10.1111/j.1600-0633.2011.00494.x.

22. Mous P. J., Van Densen W. L. T., Machiels M. A. M. Vertical distribution patterns of zooplanktivorous fish in a shallow, eutrophic lake, mediated by water transparency. *Ecology of Freshwater Fish*, 2004, no. 13, pp. 61-69. doi: 10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x.

23. Hansen A. G., Beauchamp D. A. Latitudinal and photic effects on diel foraging and predation risk in freshwater pelagic ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 2015, no. 84, pp. 532-544. doi: 10.1111/1365-2656.12295.

The article submitted to the editors 25.10.2017

INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

Chemagin Andrey Aleksandrovich — Russia, 626152, Tobolsk; Tobolsk Complex Scientific Station UD RAS; Candidate of Biology; Researcher of the Aquatic Ecology Group; ChemaginAA@yandex.ru.

